



动物集群行为的机制和应用

刘小峰^{1*}, 陈果¹, 刘宇², 王希^{3,4}

1. 河海大学物联网工程学院, 常州 213022;

2. 北京师范大学珠海校区, 复杂系统国际科学中心, 珠海 519087;

3. 安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601;

4. 黄山生物多样性与短尾猴行为生态学国际联合研究中心, 合肥 230601

* 联系人, E-mail: xfliu@hhu.edu.cn

2023-02-22 收稿, 2023-05-29 修回, 2023-06-05 接受, 2023-06-06 网络版发表

国家重点研发计划(2018AAA0100803)、国家自然科学基金(62276090, 62203150)、江苏省重点研发计划(BK20192004B, BE2018004-04)、广东省林业科技创新工程项目(2020KJCX005)、北京师范大学珠海校区引进人才和科研启动基金(28705-310432106)和北京师范大学自然科学高等研究院交叉学科孵化项目资助

摘要 动物集群行为是指群体内个体在有或无领导者的情况下, 根据周围的局部或整体信息相互协调运动或做出相应的行为决策. 这是一个典型的具有涌现性质的复杂系统, 个体间的相互作用导致群体整体行为与所有单个个体行为的简单加和有相当大的差异. 几十年来, 动物的集群行为吸引了各领域研究人员的关注, 从统计物理学、生物学、神经科学、计算机科学和控制论等各个角度对该问题进行了研究, 取得了诸多重要的成果. 本文从集体决策、运动控制和神经学基础三个角度出发, 综述了动物集群行为的表层和底层实现过程. 这些研究和发现对集群运动的仿生应用有着广泛的启示意义和应用前景. 本文旨在为从事计算机和机器人行业的研究人员提供跨学科视角, 并为未来动物集群运动研究提供一些有潜力的方向和新思路.

关键词 集群行为, 集体决策, 集群模型, 神经基础, 多智能体系统, 仿生集群机器人

动物集群行为, 或动物群体的协调行为, 是一种迷人而复杂的现象, 几十年来一直吸引着研究人员的关注^[1,2]. 从鱼群的同步游动^[3]、蚂蚁的合作巢穴寻址, 到哺乳动物群大规模的迁徙^[4]等, 动物集群产生复杂的群体性活动. 集群行为的研究包括群体内信息的传递、决策过程、集群运动等. 了解驱动集群行为的机制和因素, 可以探究动物社会的进化和行为规律^[5], 进而为群体智能算法、集群机器人等的设计提供启发^[6,7]. 关于影响动物集群行为模式的知识也可以为濒危物种的保护提供帮助^[8].

集体决策开始于动物的集体感知, 个体依赖感官或者化学信息感知环境并与同类相互交流, 个体的交互逐渐形成群体层面的共识, 在感知环境与内部交流

的过程中, 个体差异在此产生作用并一定程度上影响集体决策. 由于复杂的生存需求、环境限制以及种群内部的空间约束, 不同群体可能产生不同的运动结构, 这也是集群行为的一种表现形式. 在信息交互、群体结构这些现象背后, 存在神经机制对动物行为的调控. 这些神经机制会影响动物在不同外界刺激下产生的集群行为, 并且集群行为也会对个体的神经反馈产生调节.

过去几十年, 研究者们对动物集群行为的机制以及仿生应用做了大量的研究, 对生物学、心理学、社会学、计算机学、机器人学都有诸多的启发与贡献. 本文回顾动物集群行为的相关文献, 以便: (1) 从集体决策、运动控制、神经基础三个方面探讨形成集群行

引用格式: 刘小峰, 陈果, 刘宇, 等. 动物集群行为的机制和应用. 科学通报, 2023, 68: 3063–3076

Liu X F, Chen G, Liu Y, et al. Animal collective behavior: Mechanisms and applications (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 3063–3076, doi: [10.1360/TB-2023-0165](https://doi.org/10.1360/TB-2023-0165)

为背后的理论模型和机制; (2) 将视野集中到计算机学和机器人学等方面, 讨论各类集群行为研究所衍生出的仿生应用, 包括优化算法的设计、促进多智能体技术的发展、人机交互的相关应用等, 探讨这些技术如何受到集群行为相关机制的启发, 并在跨学科的领域上提供帮助; (3) 讨论这些知识在计算机和机器人相关工作中的潜在应用, 并对未来动物集群行为相关研究进行展望。

1 机制与理论模型

几十年来, 研究者们对动物集群行为的理论模型进行了大量的研究, 目的是了解这一复杂现象的机制。集群行为探讨范围包括群体和个体: 在群体层面, 可以研究社会信息的传递模型, 以及不同运动控制方式的形成原因; 在个体层面, 可以研究异质性的个体如何影响集体决策, 神经机制中的个体如何对集群行为和社会学习产生行为上的调控。集体决策、运动控制和神经基础三者息息相关。图1展示了集群行为机制中集体决策、运动控制和神经基础三者之间的逻辑关系。集体决策研究动物个体之间的信息传递和协调, 个体之间的相互协调又产生特定的运动控制方式, 而不同的运动控制方式也形成不同的集体决策方式。对动物神经机制的研究能够解释动物如何调节自身行为以产生集体决策和不同的运动控制方式; 同时, 集体决策以及运动控制的持续作用也会影响和塑造动物独特的神经回路。

本节主要从集体决策、运动控制与神经学基础三个因素展开, 讨论集群行为背后的理论模型与机制。

1.1 集体决策

集群行为的产生要求动物集群在不同的处境中进行决策来保持凝聚力, 直到群体完成特定活动或开始新的活动^[1]。无论是同步移动、凝聚、分散, 或是确立领导者, 这些活动将由群体内部的集体决策产生, 个体的决策以及行为可能受到群体成员之间的行为或信号以及社会反应所调节。可以认为, 集体决策是动物形成集体行为最为关键也最为复杂的因素之一。通过社会信息的传递和集体处理, 成群结队的个体可以比孤立的伙伴做出更快和/或更准确的决定, 如鱼在河流中聚集或蜜蜂选择新的巢址, 决策的准确性也随着群体规模增大而提高^[9]。本节讨论群体如何相互作用并在社会层面传递信息、个体之间感知的差异性如何影响集



图1 (网络版彩色)动物集群行为机制之间的关系

Figure 1 (Color online) The relationship among animal collective behavior mechanisms

群的塑造, 以及相关的理论决策模型。

1.1.1 集体感知

动物的集体感知是动物集群集体收集、处理并根据感官信息做出决定的过程。这种行为在各类物种中普遍存在, 并经常导致复杂而精密的群居行为。集体感知由个体的简单行为产生, 通过局部通信和自组织得到加强。蚂蚁通过信息素这一机制能够在个体与群体之间联络, 从而在选择巢址和觅食方面展现高效的合作方式。在选择巢址时, 率先发现巢穴的蚂蚁会招募其他蚂蚁到候选地点并评估其质量^[10]。蜜蜂通过与偏爱某地的蜜蜂进行一系列摇摆舞来传达候选地的位置和质量, 蜜蜂觅食者通过摇摆舞行为将环境中的食物来源信息传达给它们的巢穴同伴, 这一过程包含了有关食物报酬、蜂群食物储存和环境食物可用性的信息, 在确保有效利用蜂群的食物来源方面起着重要作用。在遇到危险时, 蜜蜂会释放报警信息素, 以协调其他同类对威胁采取协同防御^[11]。

一些昆虫(蝗虫^[12]和蟑螂^[13]等)利用嗅觉和触觉作为通讯线索, 通过对同类的物理刺激的反应来传递信息。蚂蚁在蚁群和食物来源之间旅行时, 重复访问同一地点或路径的趋势称为空间忠诚度(spatial fidelity), 该个体属性使它们能够有效地觅取资源并维持蚁群的生存空间。在蚁群和蜂群中, 空间忠诚度和空间分类是对群体内相互作用产生强烈偏好的主要机制, 空间结构更紧密的群体有更强的社会群体结构^[14]。此外, 对空间忠诚度的进一步研究揭示了该机制在决定大黄蜂蜂群中灵活的任务分配动态方面具有预测性的作用^[15]。在群居物种中, 社会互动也产生动物复杂的集体决策。例如, 竞争和捕食、选择配偶伙伴、利于幼虫发育的环境等因素的限制, 使它们必须在满足自己的营养需求

和跟随群体之间进行权衡^[16]。基于视觉的感知和信息交互在鱼类和鸟类群体中广泛存在,它们依靠视觉保持群体内部的凝聚力,并在前进中保持方向。视觉的覆盖范围决定了个体之间的互动范围,通过改变个体互动范围的半径可以产生不同类型的集体行为^[17]。较大的视觉盲区会使大群体分解成多个小范围群体^[18],具有高视觉覆盖率和敏锐度的物种,会增加个体与他人互动的空间量,更易形成大规模的群体^[19]。最近,一个纯粹的基于视觉的群体模型^[20]也解释了视觉机制在形成集体运动方面的主导性。动物的集体感知机制揭示了大规模集体行为背后的内部信息流动以及社会规则相关的机制,对自组织机器人、优化算法等领域的研究有重大的启发。

1.1.2 异质性个体对集体的影响

动物通过与其他个体的信息和行为协调来获得潜在利益,包括增加交配机会、提高觅食效率、降低捕食风险和减少能量消耗等。这些好处是通过个人层面的行为实现的。集体决策研究的另一个关键目标是理解和预测集群模式如何从个体的行为和社会互动中产生。个体可以试图通过产生独特的运动和行为来影响其他个体,个体采用的运动规则的变化可以使某些个体对群体的轨迹产生影响^[17,21]。这类理论中每个个体的运动在空间和时间上都需要明确的模型,这些模型将群体成员表现为具有一系列行为和能力的更复杂的个体,如感知和响应环境线索的能力或相互交流的能力。

在许多情况下,群体中个体特征的分布可能是多模态的,而不是单模态的。在一些哺乳动物种群内部,社会等级往往是影响集体决策的关键因素。成年的雌性成员往往处于队伍的最前方,这一方面是因为哺乳期的雌性需要更多的捕食机会,另一方面也因为她们具备更丰富的经验和知识,能够成为更好的领导者。在藏酋猴的集群运动中,当参与者比例低于50%时,群内成员根据参与者的社会等级或友好关系决定是否加入集群运动(选择性模仿)^[22]。此外,拥有更多雌性的藏酋猴群体可以更快实现集体决策^[23]。类似的现象在狒狒^[24]、野牛^[25]等身上也已被证实。除了社会等级外,个体的性格也会影响集体决策。行为较为胆大的三刺鱼在集体运动时拥有较强的领导能力,它们位于群体的前方,且获得较多的觅食机会^[26]。基于个体的复杂特性情况,Jolles等人^[27]提出了一个量化个体异质性的通用框架,从生物力学、生物能量学、认知方面对个体

异质性进行分类,揭示了这类异质性如何对群体形成、群体功能和环境变化产生影响,系统地解释和预测了其在不同物种、环境和性状的集体行为中的作用。从异质性个体产生的角度探究得知,在集体决策过程中,个体的行为被社会结构、领导力、运动动力学和群体的整体表现所左右,个体受到各种因素的影响,从而产生不同的收益偏好,这导致了个体异质性的产生。MacGregor等人^[28]研究了三刺鱼在有序与无序状态时的个体运动状况,一个群体中的不同个体可能对同一地点有不同的偏好路线,而在小的空间尺度上,个体也会表现出不同的偏好方向。该研究表明,个体根据群体的秩序面临不同的利益或成本。面对不同的收益偏好,个体会权衡自身利益与伙伴关系,产生合作或竞争的行为。Davis等人^[29]将群体觅食决策过程中的个体行为与群体偏好联系起来,讨论了觅食决策的成本和收益在群体成员之间的差异,分析了个体为达成共识所付出的代价,并运用最佳觅食理论和边际价值定理预测动物的群体觅食决策。这些研究进一步揭示了个体行为与群体偏好之间的关联。

对个体异质性的探究更加倾向于实地考察,而精细化的数据收集和记录依赖于先进的追踪技术来记录个体特征如探索、运动能力和交际能力^[30]。如果不能从实际中获取准确的信息,研究者就有可能忽视连接局部和整体模式的机制过程,并通过对个体异质性的不准确模型得出错误的结论。因此,确保数据的准确性和可靠性对于准确理解个体异质性的作用至关重要。

1.1.3 决策模型

韦伯定律(Weber's Law)被认为是社会互动最基本的规则之一。该定律表明,个体对外界刺激的感知取决于外界刺激的相对差异大小。换句话说,外界产生的较大的相对刺激能促使个体决策的改变,进而推进群体层面的决策变化。韦伯定律的有效性在鱼类^[31]、昆虫^[32]等物种中得到了证明。但是,韦伯定律只限于孤立决策的情况。证据积累模型(evidence accumulation model)作为韦伯定律的一个决策模型,在蚂蚁的信息素决策中被广泛研究^[33]。贝叶斯决策模型将该决策情况推广至多数选项^[31,34,35],个体在考虑到关于环境的个人信息和通过观察其他动物的行为收集到各类相关的社会信息后,对可能的最佳行为进行贝叶斯估计。该模型利用其他个体的行为所提供的信息来改进对世界结构的估计。除了贝叶斯决策之外,集体决策还被认为存在一个概率匹配的阶段,个体的决策可以通过概率估

计来获得,在不确定的情况下,动物可以使用概率性策略进行决策^[34]。在这个阶段,个体选择的行为概率等于通过贝叶斯估计获得的概率;当群体处在嘈杂的环境中,个体获得的所有信息的不确定性普遍偏高,这种情况下,社会信息的相对重要性增加,个体更倾向于“跟随邻居的选择”这一简单的启发式方法^[36]。Sridhar等人^[37]对果蝇、沙漠蝗虫和幼年斑马鱼的实验提出一种大脑的决策模型,模拟了生物体在面临多尺度决策信息时的决策过程。该模型假设大脑会反复将多选决定分解为一系列时空上的二选决定,这一研究弥合了生物体复杂决策和二元决策之间的联系。

1.2 运动控制

动物集群受到环境、集体决策、社会结构的影响而形成不同的运动控制方式,进而塑造不同的集群运动行为,不同的运动控制方式也会产生不同的集体决策模式。表1列举了动物集群的运动控制方式,包括领导者-跟随者、自组织以及两者结合的分层混合结构。

1.2.1 领导者-追随者

领导力的形成与个体异质性息息相关。个体知识经验的积累和性格差异都会导致领导者的出现,领导力在塑造动物集群运动的动态中发挥着关键作用。领导者可以向群体提供方向性的提示或指导,帮助协调运动并避免冲突或障碍。领导者还可以促进信息在群体中的流动,使群体成员能够对他们的运动做出更明智的决定^[38]。反过来,动物集群运动的不同动力学结构也会影响领导力的出现和维持。例如,涉及高度社会互动或合作的群体可能更有利于领导力的出现。同样,涉及高度不确定性或复杂性的群体可能需要更多的领导力来促进集群运动过程。深入了解领导力在群体中的作用有助于揭示动物社会结构和集群行为的基本原理。

单个或多个领导者的领导-追随者模型,被认为与动物社会中的社会等级制度和结构化的动物社会密切相关。等级制度的一般优点在于通过将决策过程限制在等级制上层的少数个体身上,可以快速做出集体反应,减少信息流的传递。然而,这种模式也不利于群体成员之间的信息交流和汇集^[39]。成群的归巢鸽在头顶盘旋,速度快的鸽子更易成为领导者^[40]。在大多数哺乳动物群体中,个体更愿意跟随那些比自己更具社会支配力、更具有导航经验的个体。Wang等人^[41]在藏酋猴(*Macaca thibetana*)群体中研究发现,所有藏酋猴成年

个体均能成功发起集群运动,但个体间的集群运动成功发起频次存在显著差异,友好行为(如社会性理毛、架桥行为)能够增加个体对集群运动的领导力。该研究提出了一个亲和力-领导力模型来模拟藏酋猴集群运动中领导力的形成过程。Strandburg-Peshkin等人^[42]为集群运动的领导力提出一个通用性的研究框架,并阐明了领导力在群体中的动态影响关系。该框架将领导力的研究分为多个步骤:首先是研究个体对其他个体施加影响的情况,包括研究在给定团体决策中谁影响谁,以及这些影响的潜在强度。其次,研究个体对团体层面结果的总体贡献,这些类型的影响可以在重复的事件中进行综合评估,以量化每个个体在多个团体决策中(或在连续运动的情况下,在不同时间)对群体的影响程度,称之为总影响。最后,理解领导力的一个关键是确定个体对群体中其他个体的影响是否随时间或决策事件而变化,被称为影响力的一致性。这些研究对于揭示领导力的形成和变化机制以及动物集群的群体维持具有重要意义。

1.2.2 自组织

集群现象是从大量的个体成分或子系统之间的相互作用中出现自组织的协调现象。基于计算机的群体智能系统(computer-based swarm intelligence systems)是一类研究自组织现象的理论模型。它们是由简单的个体组成的系统,通过简单的内部相互作用规则来模拟复杂的群体现象。这类模型能够从物理、数学层面展示与计算自组织的实现过程。表2列举了常见的自组织模型以及它们的相互作用规则。最初的自组织模型是Boids模型,1987年由Reynolds^[43]提出。该模型提出群体相互作用的三种规则:体积排斥、速度对齐、聚集倾向。Boids模型能够通过简单的三个局部规则模拟出复杂的实际自组织现象,因此该模型被广泛研究,并产生许多变体。比较有影响力的一些变体包含:(1) 1995年,由Vicsek提出的Vicsek模型^[44]。自驱动粒子们为了避免碰撞,其速度的方向由其周围邻居运动的平均方向(加上一定的噪声等因素)决定。该模型可以重现许多自驱动粒子运动的统计特征。(2) Couzin模型^[17]是一个更真实描述动物运动的模型,在Boids模型的基础规则上,为规则添加优先级,同时考虑个体的视线范围、转向极限、随机噪声干扰等,从而能够模拟更加丰富的集群运动现象。(3) 一种更抽象地描述粒子之间速度相互影响的模型为Cucker-Smale模型^[45]。该模型假设群体中每个粒子的运动都受到其他粒子的速度和位

表 1 动物集群的运动控制方式及特征

Table 1 Motor control models and characteristics of animal collectives

运动控制方式	主要特征
领导者-追随者	有特定的领导者指导集群的运动
自组织	依靠个体间局部规则形成集群运动
分层混合结构	兼顾领导者和自组织的特点, 呈现局部领导、全局自组织的运动方式

置的影响, 从而形成了一个偏微分方程系统, 可以用来描述粒子的集体行为随时间的演变. (4) D'Orsogna等人^[46]运用统计物理学的基本原理, 建立了自驱动粒子的群体模型, 通过成对的吸引力和排斥力相互作用, 来推断群体系统的几何形状和稳定性形成条件. 这些模型揭示了动物集群自组织现象的基本规则, 并能够模拟自然界形成的各种生物集群结构.

在自然界中, 吸引力、排斥力是构成动物集群自组织现象的主要机制之一. 基于局部吸引规则的模型能够模拟出鸟群整体的集群、无序和移动对齐行为^[47]; 基于吸引力、排斥力的模型, 可以推断出许多自组织群体(鱼群、鸟群、昆虫等)中个体的行为^[48,49]. 自组织的群体在运动过程中偏向于一个特定的方向, 并且少数的个体就能对整个群体产生影响, 而不需要任何主动的信号或关于领导者身份的明确信息.

除了吸引力和排斥力这对基本的作用规则之外, 还有许多其他的作用机制被研究并证明对形成自组织群体至关重要. 其中之一是对齐. 斑马鱼在动态的速度调节除了与相对位置有关的吸引和排斥作用以外, 在转向时还包含一个对齐行为^[50]. 鸽群的盘旋行为采用间歇性交互(对齐)机制, 不需要时刻都进行群内信息传递^[51]. 群体的数量也能影响自组织形式^[52]. 在大规模的鸟群中, 个体固定与6~7个邻居交互而不是范围内所有邻居互动^[53]. 这种信息传递结构的稳定性在包含内聚力、排列力和排斥力的自驱动粒子模型中得到了证实^[54]. 另外, 群体数量的增加还可能导致群体转向率下降^[55]. 一种完全随机的自驱动粒子模型^[56]解释了在排列不整齐的蝗虫群体中, 可能存在潜在的小规模的个体互动, 个体的移动更加随机, 以使群体更容易找到(并保持)高度一致的状态. 速度控制机制对自组织的影响在鸟群中也得到了证实. 飞行的鸟群中存在一个速度控制机制, 小的速度偏差经常出现, 但在群体层面往往可以忽略, 而大的速度偏差受到空气动力学和群居结构影响, 会被严格抑制^[57].

1.2.3 分层混合结构

在许多群居动物中, 社会偏好会导致有社会联系的个体在空间上的联合, 并影响群体的凝聚力. 这种群体内部的组织不仅受到基本物理规则(吸引、排斥和/或排列)的影响, 还需结合信息汇集和社会偏好而实现, 从而形成具有较高群体适应性的集群^[58]. 也就是说, 由一个或几个信息更灵通的个体通过纯粹的局部感知和互动来形成共识, 这样的群体通常呈现一种局部领导、全局自组织的运动形式. 自然界的迁徙群体经常显示出层次化的空间配置, 如大象、狒狒、斑马等的线状配置^[59,60], 以及大雁和其他鸟群的V形配置^[61]. 这类种群中, 个体避免直接在邻居前方或后方, 而是优先占据相对于邻居的侧面或对角线位置^[62]. 同样, 对空中鸟群的观察显示出对个体避开其最近邻居的运动路径^[53]. 这种配置的优势除了水/空气动力学的优势, 或避免由速度变化引起的碰撞外, 另一部分原因是大规模的群体可能导致信息传递的延迟, 个体需要最大限度地依赖群体中的知情成员, 通过相互聚集来保持对捕食者的防御. 因此, 每个个体倾向于扩大自身的视觉范围, 以确保自身成为局部范围内的领导者之一. 当鸟群突然转向或进行之字形运动时, 个体会跟随最先做出该行为的领导者^[63]. 这种现象在分布式多智能体系统中的隐性领导算法已被证明可以实现决策共识^[64]. 最新研究发现一种时空交替的分层领导结构, Gómez-Nava等人^[65]研究了羊群的自发行为, 发现在每个运动事件中羊群表现出时间上的领导者, 引导羊群形成队列. 他们通过实验和数据驱动模型证明, 群体成员通过随机过程交替扮演领导者和追随者的角色. Garland等人^[66]结合复杂的群体任务分配研究了影响群体结构的各种复杂因素, 考虑了个体和群体的动态, 将群体结构、个体信息和社会互动规则作为产生分层群体结构的因素, 提出了一个混合形式的领导力数学模型, 探讨了领导力对分层结构出现的影响.

2 神经学基础

对集体决策和运动控制的讨论揭示了复杂的集群行为如何从调节个体之间的局部互动的简单规则中产生, 但并未明确说明这些规则是如何被真实动物实施的, 因为这些规则的实施涉及到个体的感知能力. 动物的感官与神经反应能够从底层解释动物表现出的各种行为.

动物感官受到外界的刺激产生感觉, 大脑又将感

表2 自组织模型的相互作用规则

Table 2 Interaction rules for self-organization models

自组织模型	粒子之间的相互作用规则
Boids模型	排斥、对齐、聚集
Vicsek模型	速度的方向由其周围邻居运动的平均方向(加上一定的噪声等因素)决定
Couzin模型	排斥、对齐、聚集; 规则优先级; 视线范围; 转向极限; 随机噪声
Cucker-Smale模型	用函数描述粒子之间的相互作用强度

觉转化形成适应性的运动。大脑对外界的感知包括两个重要阶段^[67]：编码阶段和解码阶段。在编码阶段，外界环境中的声音、颜色、光线等刺激通过感官传入大脑中枢，激活处理相应感觉刺激的神经元元件。这些刺激会被编码在相应神经元的电活动中，例如特定运动方向、空间朝向或特定位置。解码阶段是指这些神经元的电信号经过神经系统的层级传递，被下游神经元抽提信息，最终转化为大脑对外界刺激的感知。基于这些感知，动物做出最终的决策，并产生特定的行为。例如，哺乳动物的海马体中能够产生对目标方向的表述，在导航时绘制自我定位图，产生目标定向导航^[68,69]。

有关动物个体运动和感知的神经基础已经有了大量研究。本节将重点讨论动物的群体行为是否也受到神经机制的调控。

2.1 集体感知和运动的神经基础

动物的感官系统在不断受到外部环境刺激的同时，也在促进和塑造动物集群行为中发挥着至关重要的作用。例如，在小鼠群体内部，超声波的发声行为作为一种社会交流信号，仅对群体内部的互动伙伴产生影响。小鼠的听觉系统会对这种信号进行编码，并通过社会信息的持续交流产生反馈回路，指导个体进行独特的行动^[70]。同样地，对斑马鱼视觉感知系统的研究也揭示了神经机制与鱼群社会性运动之间的紧密联系。斑马鱼的下丘脑中存在一种介导社会吸引力的神经元回路，对同类的吸引起着显著的触发作用。斑马鱼的视觉器官能够从视网膜深入大脑，使其能够检测并接近附近的同种动物^[71]。此外，研究发现，斑马鱼中的一类神经肽——甲状旁腺激素2(parathyroid hormone 2, PTH2)的激素水平也与周围同类的数量相关。斑马鱼通过一种叫作侧线的感觉器官感知附近水流的细微变化，能够感知是否有同类在附近，从而促进和抑制PTH2激素的

释放^[72]。这表明动物的神经反应与社会环境之间存在密切联系。动物的气味感知系统也可以提供附近其他个体的年龄和性别的线索，这些信息可以触发本能行为。在大脑中，杏仁核是一种杏仁状结构，可以将气味信号传递至下丘脑。大脑信息素感应回路中细胞功能的变化与对社会威胁的行为反应变化联系起来^[73]。动物的感知神经系统在促进和塑造其社会行为的形成过程中起着重要的作用。

动物的集群行为也受到基因和大脑结构的影响。有研究发现斑马鱼基因的突变改变了动物对视觉刺激的个体行为反应，并因此改变了群体的行为^[74]。具有*scn11ab*基因突变的斑马鱼幼虫比没有这种突变的同伴更倾向于保持较大的距离；相比之下，具有*disc1*基因突变的斑马鱼幼虫则更倾向于紧密聚集在一起。这项研究从基因层面揭示了动物群体的集群运动现象。在猕猴的大脑回路中，神经区域的大小反映了它们不同的社会地位，与社会认知有关的区域，例如颞中上沟和前额叶前额皮质，也被发现与群体规模和社会地位相关^[75]。老鼠群体中，前额叶皮层脑细胞会激起本已外向的老鼠更加亲近另一只老鼠，表明这种神经回路既能感知又能指导社交行为^[76]。

2.2 社会学习的神经基础

动物的学习和记忆能力是其适应环境和社会的重要基础，而动物的大脑结构和神经调节系统在这些认知过程中发挥着关键作用^[77]。动物不仅可以通过直接经验学习，还可以通过观察模仿他人学习。社会学习(social learning)可能是产生文化差异和集群行为的源泉。社会学习涉及多个大脑区域，如颞顶交界处、前额叶皮层、杏仁核等^[78,79]，这些区域可以对他人的行为、目标、意图和情感进行编码和理解^[80]。社会学习还可以影响动物对气味、声音、视觉等感官刺激的反应，从而改变其偏好和本能。神经科学家对人脑的研究表明，直接学习和社会学习是独立进行的，并且它们是在大脑中不同但相互作用的区域中进行的^[81]。直接学习在称为腹内侧前额叶皮层的区域表示，而社会学习则在称为前扣带回皮层的区域表示。Jiang等人^[82]提出了一个计算框架，通过将实时分布式学习任务与功能磁共振成像、计算模型和社会网络分析相结合，揭示了网络结构如何影响人脑社会学习的过程。对人脑的社会学习行为的研究为理解动物在集群中的行为、学习和适应环境的能力提供了重要线索。

不同的动物种类在社会学习方面表现出不同的特点和能力。研究发现, 老鼠的交配行为能够改变大脑中内侧杏仁核的活动模式^[83]。老鼠的交配经历会增强其大脑对异性气味的反应, 并提高动物区分雄性和雌性的能力。该研究认为, 老鼠大脑活动的模式不仅受到本能的激活, 还受到社会学习经验的调控, 并持续地变化。这表明社会学习可以帮助塑造动物的本能行为。最近的研究发现, 大黄蜂通过观察向其他蜜蜂学习, 并在大黄蜂群体中看到了一种行为趋势的传播和维持现象^[84]。该发现表明, 社会学习也对昆虫群体内部行为的演变产生影响。同时, 从蜜蜂的摇摆舞中也发现了复杂的社会学习行为^[85]。蜜蜂的摇摆舞可以通过学习得到改善, 并作为群体的文化进行传播。蜜蜂的这种学习行为也表明了社会学习对于种群差异的塑造, 蜜蜂从摇摆舞中获取社会线索, 对这些线索的编码方式会伴随它们一生。蜜蜂种群内部也因其独特的线索编码方式, 塑造了种群独特的“摇摆舞”, 该现象揭示了社会学习与文化差异之间的关系。

对小鼠脑部星形胶质细胞的研究发现了导致学习和记忆缺陷的机制^[86]。小鼠在被社会孤立期间, 大脑区域中被称为海马体的星形胶质细胞抑制了回路功能和记忆形成。而社交互动对小鼠的星形胶质细胞有益, 能够促进电路功能和记忆的形成。该研究也从神经机制上揭示了动物产生社会行为的必然性。

目前的神经基础研究有助于解释动物的集群运动与社会行为。对动物的各类神经机制的研究能够更好地理解动物产生集群行为的原因, 同时为设计仿生应用提供指导, 例如多智能体通信协议的设计和仿生集群机器人感知系统的设计等。在某些动物的高等认知层面, 包括自我意识、社会情感等方面的研究, 能够对集群行为产生更深入的神经机制解释, 但也是一项极具挑战性的工作。

3 仿生应用

近年来, 人们对了解动物集群行为的基本机制和利用这些知识进行仿生应用设计的兴趣越来越浓厚。这种应用研究是一个跨学科的课题, 涉及生物学、计算机科学和工程学等多个领域。本文从计算机技术和算法与动物集群行为研究的交叉点出发, 探讨了动物集群行为的仿生应用研究现状, 并从两个关键领域综述了一些生物启发的系统被用来解决工程问题: (1) 基于集体决策行为的仿生算法, 如仿生优化算法、多智

能体系统的协作算法等; (2) 基于动物集群运动的仿生机器人应用, 包括机器人、无人机群的编队设计和动物-机器人的交互应用。动物的集群行为机制在各领域的部分应用如图2所示。

3.1 群体智能

自然界中的生物群体通过个体自主决策和简单信息交互, 经过演化, 使整个群体宏观上“涌现”出自组织性、协作性、稳定性以及对环境的适应性, 这种特征被称为群体智能^[87]。群体智能源于对蚂蚁、蜜蜂等昆虫的集群行为的研究。1992年, Dorigo等人^[88]首次提出了蚁群算法(ant colony optimization); 1995年, Kennedy等人^[89]结合鸟群的运动模式提出粒子群优化算法(particle swarm optimization); 此后, 群体智能研究发展迅速, 并与计算机科学、机器人学、运筹学等多个领域产生了交叉与融合。

3.1.1 群体智能优化算法

群体智能应用于优化算法, 其源于对模拟社会性动物各种群体行为的研究。这类算法的核心思想是通过群体中个体之间的信息交互和协作来寻找最优解^[90]。这类群体智能优化算法的优势在于参数较少, 收敛速度快, 并能解决复杂场景的多目标问题。在计算机科学和运筹学等领域, 群体智能优化算法已经发展成为独立的研究领域, 提供了许多解决复杂优化问题、图像处理和神经网络训练等方法。群体智能优化算法包括仿生算法和非仿生算法, 其中, 仿生算法还包括仿生行为算法和仿生过程算法^[87]。群体智能优化算法的仿生行为算法则是从动物群体的行为中寻找启发并设计相应的算法。现阶段, 已经提出了包括蜂群算法^[91]、狼群算法^[92]、鱼群算法^[93]等数十种基于动物群体行为的仿生算法, 使群体智能优化算法更加丰富。在面具体的优化问题时, 结合不同的方法可以获得更高的准确率和效率。Demidova和Gorchakov^[5]提出了一种基于鱼群集体行为的混合算法, 作为其他基于种群的算法的一种计算成本低廉的替代方法, 该算法被证明能有效提高鱼群搜索的准确性。

3.1.2 多智能体协作系统

群体智能在多智能体系统领域也有诸多启发和应用。多智能体系统(multi-agent system)是由若干个具备计算能力和交互能力的智能体, 通过相互协作而能完成复杂任务的一类分布式系统。多智能体系统是机器人科学和计算机科学的交叉, 既能对复杂系统进行建

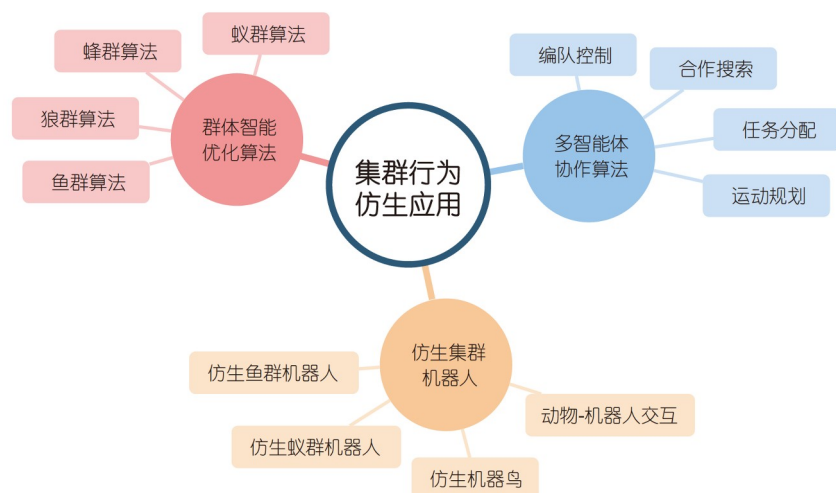


图 2 (网络版彩色)动物集群行为的仿生应用

Figure 2 (Color online) Biomimetic applications of animal collective behavior

模,设计自组织的通信网络,也能够为集群机器人设计路径规划、任务分配、协同搜索等算法。多智能体协作系统的设计包括控制结构的设计以及通信方式的设计。

动物的集群运动为智能体的运动模型提供了诸多研究基础与启发。其中,运动模型包括领导者-跟随者结构和自组织的分布式结构。领导-跟随者的控制结构早已不局限于单领导者的简单控制结构。面对自然界丰富的集群运动现象,研究者们开发出了各种领导者-跟随者的控制结构,包括虚拟领导者结构^[94]、从鸽群中启发得到的分层领导-跟随结构^[95]、从羊群启发得到的交替领导者结构^[65]等。动物集群运动的自组织模型、Boids模型中的“分离,同步,聚集”三个基本规则确立了多智能体系统运动模型的基础。以Boids模型、Vicsek模型、Couzin模型等自组织模型为基础,也能够设计智能体的控制算法以及避障算法。Rubenstein等人^[96]基于自组织的基本规则,提出了具有千个机器人群的复杂二维形状的可编程自组织系统,该系统对大规模分布式系统的可变性和错误特征具有高度鲁棒性。

通信结构的设计源于全局行为在局部互动中产生的互动关系,以实现自组织性。共识主动性(stigmergy)是自然界中生物群体中的一个核心概念,其灵感来自幼虫的筑巢行为,它定义了自组织个体的信息协调机制^[97]。在动物群体中,共识主动性可以被视为一种间接或隐性的通信机制,为缺乏记忆和通信能力的简单个体提供了一种有效的合作机制。例如,蚁群交流时的信

息素机制被广泛用于多智能体系统的通信协议与协调机制的设计^[98]。对鱼群的感知器官——侧线的研究,并设计相应的仿生人工侧线,则能为水下多智能体系统通信和信息处理提供帮助^[99]。这些研究为多智能体系统中的通信结构和信息交互提供了有益的启示。

受动物集群运动的启发,研究人员已经开发出能够以协调的方式移动和相互作用的多智能体协同算法,能够应用于多机器人场景下的许多任务,这些简单的任务是许多复杂的多智能体应用的基本模块。在现阶段,对于集中式和分布式的多智能体算法均有大量的研究,这些算法对于水下(autonomous underwater vehicles, AUVs)、陆地(unmanned ground vehicles, UGVs)以及空中(unmanned aerial vehicles, UAVs)的多机器人场景均有实际应用^[100]。图3总结了目前多智能体协作算法的分类和应用场景。

3.2 仿生集群机器人

动物集体运动的另一个仿生应用领域是机器人领域。集群机器人的灵感来源于动物群体的自组织行为,例如社交昆虫、鱼类或鸟群,它们通过简单的本地交互规则实现了涌现性的集群行为(emergent collective behavior)^[101],以实现共同的目标。

动物的集群运动能为仿生集群机器人的动力学结构提供启发和研究基础。例如,针对自然界常见动物的V形排列运动模式进行了节能机理的研究,从物理角度证明了该动力学的节能性能^[102]。该研究不仅提升了对

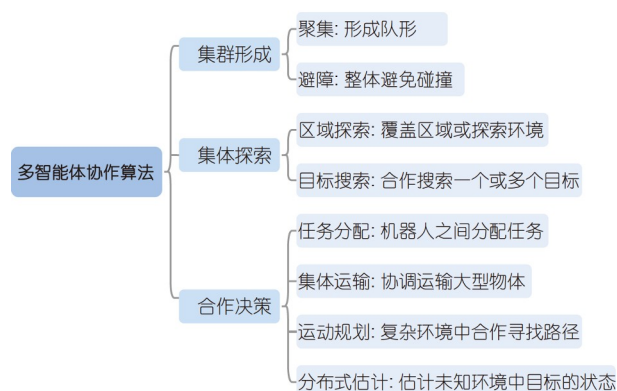


图 3 (网络版彩色)多智能体协作算法的分类

Figure 3 (Color online) Classification of multi-agent collaboration algorithms

集群自然现象的理解, 也为机器人集群运动的动力学结构提供了应用基础. 在无人机集群作战方面, 有研究人员设计了仿生蚁群、狼群、鸽群的生物间拓扑和交流机制, 提出了一种融合架构来提高仿生无人机集群的协调能力^[103]. 针对水动力和水下的集群控制的研究, 也能够设计节能的水下机器人的动力学控制算法^[104].

在仿生集群机器人的早期研究中, Bonabeau等人^[105]开发的“蚂蚁机器人”能够通过使用基于化学信息素交换的简单规则来解决复杂的任务, 如觅食和筑巢. Halloy等人^[106]开发了一个类似蟑螂的机器人, 与蟑螂互动, 可以详细研究它们的聚集行为. Werfel等人^[107]以白蚁为灵感开发了仿生集群系统, 通过观察白蚁筑巢的方式, 采用共识主动性的概念来实现机器人之间的交流, 机器人观察彼此对环境的变化并采取相应的行动. 该系统实现包含了1024个微型机器人仿生集群系统. 2021年, Berlinger等人^[108]又进一步开发出一类仿生鱼群机器人. 这种机器人可以像真实的鱼群一样同步运动, 无须任何外部控制. 每个仿生鱼机器人不依赖GPS和Wi-Fi等通信信号, 仅仅使用局部的自组织规则和三维视觉感知, 便创建了一个在水下具有高度自治性和灵活性的集群系统. 这些仿生集群机器人的设计和开发为该领域的发展作出了巨大的贡献.

目前, 在机器人领域与生物学领域交叉的一个新的研究方向是建立动物-机器人混合社会, 研究动物按照社会行为的原则相互作用和调节. 这些混合社会是动态系统^[109], 所交互的机器人不再是引发动物特定反应的简单机器. 在混合社会中, 机器人可以唤起行为反

应, 根据动物的行为调整行为^[109]. 这种应用在理解动物行为特征和保护动物方面发挥着重要作用. 机器人可以用来研究行为适应性, 因为与真实动物相比, 机器人更容易在环境中调整和控制它们的位置, 从而进行更加标准化和可重复的实验设计. 这种新的行为生态学调查范式, 将机器人技术与伦理学融合在一起, 也被称为“伦理机器人(ethorobotics)”^[110,111]. Wang等人^[112]将机器人鸽子首次应用于鸽子集群行为研究中, 验证了机器鸽引入的方向操纵的控制变量可以影响鸽群中的方向选择, 为机器人-动物的交互应用提供了一个很好的例子.

基于动物集群行为的仿生应用在促进我们对动物行为的理解和解决广泛的工程问题方面有着巨大的前景. 该领域的持续研究可能会带来新的见解和技术, 对机器人和自主系统、动物保护和生态开发等领域产生重大影响.

4 总结和展望

本文综述了动物集群行为机制的复杂性, 以及它在理解动物社会的进化和行为、动物社会动态方面的重要性. 本文从动物的集体决策、运动控制和神经学机制方面, 以及从群体和个体层面, 全面地探讨了影响集群行为的理论机制. 另外, 本文还回顾了动物集群行为的仿生应用, 包括优化算法、多智能体系统算法和仿生集群机器人, 指出集群行为在保护和管理方面, 以及在开发自主系统和机器人方面的实际应用. 本文旨在通过对动物集群行为和应用的介绍, 为从事计算机行业和机器人行业的研究者们提供一个跨学科的视野, 同时抛砖引玉, 对未来动物集群行为研究的发展提出一些看法.

动物集群行为的研究已有数十年的发展历程, 现在的研究者们能够依赖先进的计算机以及运动测量技术, 获取更高分辨率的运动数据. 例如, 无人机记录和计算机视觉技术, 可以用于自动跟踪自由漫游动物的地理坐标位置和身体姿势, 同时重建周围景观的详细三维模型^[113]. Joo等人^[114]对近10年间动物的运动生态学框架的研究论文进行了调研, 结果发现, 随着统计方法和软件工具的发展, 以及GPS设备和加速度计的使用, 研究者们能够获得更高分辨率的时空运动数据, 推动着该领域的发展. 然而, 当前面临的一个关键挑战是, 对于动物集群运动的研究需要不断趋向于引入复杂个体因素的相互作用, 多重外部因素叠加影响的研究. 数

据的全面化、精细化则要求研究者们不仅仅将集群运动的研究局限于动物和环境的关系,还需要将运动机制的探究与物种的进化、动物个体特异性的相关理论与数据结合,为运动机制提供更全面的解释。

另一个关键的挑战是各学科之间的研究者们需要跨学科合作。本文对动物集群行为机制的研究也表明,动物集群行为机制是复杂且相互关联的,跨学科的研究有助于更好理解动物集群行为的原理。对动物集群行为的研究需要多方人员的共同努力,包括生态学、生物学、神经科学、物理学、统计学和地理科学等的研究人员。

研究者们也需要致力于建立一个开放的数据处理与分析平台,以促进对动物的各个方面有更完整的理解。研究者们对于运动数据的追踪和分析已经有成熟的科学软件支持,而将研究代码开源不仅能够减轻研究者的负担,也能够增强研究者们之间的合作性和透明性。研究者可以更便捷地在前人研究的基础上,结合新的数据以及分析技术,提供新的见解和发现,从而更好地推动该领域的发展。

综上所述,本文探讨的各类机制与仿生方法均显示出巨大的潜力,可以推进我们对动物集群行为的理解,并为工程问题开发新的解决方案。

致谢 感谢中山大学生态学院刘阳教授、中国人民大学环境学院孟秀祥教授对本文内容的支持与建议。

参考文献

- Petit O, Bon R. Decision-making processes: The case of collective movements. *Behav Processes*, 2010, 84: 635–647
- Káptalan E, Szabó L, Szász C, et al. Collective behavior—A general survey. *J Comput Sci Contr Syst*, 2011, 4: 53–60
- Shelton D S, Shelton S G, Daniel D K, et al. Collective behavior in wild zebrafish. *Zebrafish*, 2020, 17: 243–252
- Berdahl A M, Kao A B, Flack A, et al. Collective animal navigation and migratory culture: From theoretical models to empirical evidence. *Phil Trans R Soc B*, 2018, 373: 20170009
- Demidova L A, Gorchakov A V. Research and study of the hybrid algorithms based on the collective behavior of fish schools and classical optimization methods. *Algorithms*, 2020, 13: 85
- Rossi F, Bandyopadhyay S, Wolf M, et al. Review of multi-agent algorithms for collective behavior: A structural taxonomy. *IFAC-PapersOnLine*, 2018, 51: 112–117
- Romano D, Donati E, Benelli G, et al. A review on animal–robot interaction: From bio-hybrid organisms to mixed societies. *Biol Cybern*, 2019, 113: 201–225
- Mann R P, Garnett R. The entropic basis of collective behaviour. *J R Soc Interface*, 2015, 12: 20150037
- Kao A B, Couzin I D. Decision accuracy in complex environments is often maximized by small group sizes. *Proc R Soc B*, 2014, 281: 20133305
- Parker C A C, Hong Zhang C A C. Biologically inspired collective comparisons by robotic swarms. *Int J Robotics Res*, 2011, 30: 524–535
- Millor J, Pham-Delegue M, Deneubourg J L, et al. Self-organized defensive behavior in honeybees. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 12611–12615
- Anstey M L, Rogers S M, Ott S R, et al. Serotonin mediates behavioral gregarization underlying swarm formation in desert locusts. *Science*, 2009, 323: 627–630
- Lihoreau M, Rivault C. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Anim Behav*, 2008, 75: 1965–1972
- Mersch D P, Crespi A, Keller L. Tracking individuals shows spatial fidelity is a key regulator of ant social organization. *Science*, 2013, 340: 1090–1093
- Crall J D, Gravish N, Mountcastle A M, et al. Spatial fidelity of workers predicts collective response to disturbance in a social insect. *Nat Commun*, 2018, 9: 1201
- Lihoreau M, Buhl J, Charleston M A, et al. Nutritional ecology beyond the individual: A conceptual framework for integrating nutrition and social interactions. *Ecol Lett*, 2015, 18: 273–286
- Couzin I D, Krause J, James R, et al. Collective memory and spatial sorting in animal groups. *J Theor Biol*, 2002, 218: 1–11
- Romey W L, Vidal J M. Sum of heterogeneous blind zones predict movements of simulated groups. *Ecol Model*, 2013, 258: 9–15
- Pita D, Collignon B, Halloy J, et al. Collective behaviour in vertebrates: A sensory perspective. *R Soc open sci*, 2016, 3: 160377
- Bastien R, Romanczuk P. A model of collective behavior based purely on vision. *Sci Adv*, 2020, 6: eaay0792
- Conradt L, Krause J, Couzin I D, et al. “Leading According to Need” in self-organizing groups. *Am Natist*, 2009, 173: 304–312
- Wang X, Sun L, Li J, et al. Collective movement in the Tibetan macaques (*Macaca thibetana*): Early joiners write the rule of the game. *PLoS One*,

- 2015, 10: e0127459
- 23 Fratellone G P, Li J H, Sheeran L K, et al. Social connectivity among female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) increases the speed of collective movements. *Primates*, 2019, 60: 183–189
 - 24 Rowell T E. Female reproduction cycles and social behavior in primates. In: Lehrman D S, Hinde R A, Shaw E, eds. *Advances in the Study of Behavior*. New York: Academic Press, 1972. 69–105
 - 25 Ramos A, Petit O, Longour P, et al. Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Anim Behav*, 2015, 109: 149–160
 - 26 Fu X, Fu C, Fan J, et al. Personality on collective moving characteristics and food competitiveness ability of qingbo (*Spinibarbus sinensis*) (in Chinese). *Acta Hydr Sin*, 2022, 46: 838–846 [付翔, 付成, 樊捷, 等. 个性对中华倒刺鲃群体运动特征和食物占有能力的影响. *水生生物学报*, 2022, 46: 838–846]
 - 27 Jolles J W, King A J, Killen S S. The role of individual heterogeneity in collective animal behaviour. *Trends Ecol Evol*, 2020, 35: 278–291
 - 28 MacGregor H E A, Herbert-Read J E, Ioannou C C. Information can explain the dynamics of group order in animal collective behaviour. *Nat Commun*, 2020, 11: 2737
 - 29 Davis G H, Crofoot M C, Farine D R. Using optimal foraging theory to infer how groups make collective decisions. *Trends Ecol Evol*, 2022, 37: 942–952
 - 30 Dell A I, Bender J A, Branson K, et al. Automated image-based tracking and its application in ecology. *Trends Ecol Evol*, 2014, 29: 417–428
 - 31 Arganda S, Pérez-Escudero A, de Polavieja G G. A common rule for decision making in animal collectives across species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 20508–20513
 - 32 Smith B H, Getz W M. Nonpheromonal olfactory processing in insects. *Annu Rev Entomol*, 1994, 39: 351–375
 - 33 Ayalon O, Sternklar Y, Fonio E, et al. Sequential decision-making in ants and implications to the evidence accumulation decision model. *Front Appl Math Stat*, 2021, 7: 672773
 - 34 Perez-Escudero A, de Polavieja G G. Collective animal behavior from Bayesian estimation and probability matching. *PLoS Comput Biol*, 2011, 7: e1002282
 - 35 Pérez-Escudero A, Miller N, Hartnett A T, et al. Estimation models describe well collective decisions among three options. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: E3466–3467
 - 36 Mann R P. Collective decision-making by rational agents with differing preferences. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2020, 117: 10388–10396
 - 37 Sridhar V H, Li L, Gorbonos D, et al. The geometry of decision-making in individuals and collectives. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2021, 118
 - 38 Couzin I D, Krause J, Franks N R, et al. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 2005, 433: 513–516
 - 39 Mookherjee D. Decentralization, hierarchies, and incentives: A mechanism design perspective. *J Economic Literature*, 2006, 44: 367–390
 - 40 Herbert-Read J. Collective behaviour: Leadership and learning in flocks. *Curr Biol*, 2015, 25: R1127–R1129
 - 41 Wang X, Sun L, Sheeran L K, et al. Social rank versus affiliation: Which is more closely related to leadership of group movements in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*)? *Am J Primatol*, 2016, 78: 816–824
 - 42 Strandburg-Peshkin A, Papageorgiou D, Crofoot M C, et al. Inferring influence and leadership in moving animal groups. *Phil Trans R Soc B*, 2018, 373: 20170006
 - 43 Reynolds C W. Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. In: 14th Annual Conference on Computer Graphics and Interactive Techniques. New York, Association for Computing Machinery, 1987
 - 44 Vicsek T, Czirók A, Ben-Jacob E, et al. Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Phys Rev Lett*, 1995, 75: 1226–1229
 - 45 Cucker F, Smale S. Emergent behavior in flocks. *IEEE Trans Automat Contr*, 2007, 52: 852–862
 - 46 D’Orsogna M R, Chuang Y L, Bertozzi A L, et al. Self-propelled particles with soft-core interactions: Patterns, stability, and collapse. *Phys Rev Lett*, 2006, 96: 104302
 - 47 Tunstrom K, Katz Y, Ioannou C C, et al. Collective states, multistability and transitional behavior in schooling fish. *PLoS Comput Biol*, 2013, 9: e1002915
 - 48 Strömbom D. Collective motion from local attraction. *J Theor Biol*, 2011, 283: 145–151
 - 49 Dieck Kattas G, Xu X K, Small M. Dynamical modeling of collective behavior from pigeon flight data: flock cohesion and dispersion. *PLoS Comput Biol*, 2012, 8: e1002449
 - 50 Zienkiewicz A K, Ladu F, Barton D A W, et al. Data-driven modelling of social forces and collective behaviour in zebrafish. *J Theor Biol*, 2018, 443: 39–51
 - 51 Chen D, Liu X, Xu B, et al. Intermittence and connectivity of interactions in pigeon flock flights. *Sci Rep*, 2017, 7: 10452
 - 52 Liu X, Jiang A, Xu N. Dynamical modelling collective behavior through adaptation to topological neighbors. In: 2016 8th International Conference on Wireless Communications & Signal Processing (WCSP). IEEE, 2016
 - 53 Ballerini M, Cabibbo N, Candelier R, et al. Interaction ruling animal collective behavior depends on topological rather than metric distance:

- Evidence from a field study. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 1232–1237
- 54 Ren J, Sun W, Manocha D, et al. Stable information transfer network facilitates the emergence of collective behavior of bird flocks. *Phys Rev E*, 2018, 98: 052309
- 55 Yates C A, Erban R, Escudero C, et al. Inherent noise can facilitate coherence in collective swarm motion. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 5464–5469
- 56 Bode N W F, Franks D W, Jamie Wood A. Making noise: Emergent stochasticity in collective motion. *J Theor Biol*, 2010, 267: 292–299
- 57 Cavagna A, Culla A, Feng X, et al. Marginal speed confinement resolves the conflict between correlation and control in collective behaviour. *Nat Commun*, 2022, 13: 2315
- 58 Huepe C. Sheep lead the way. *Nat Phys*, 2022, 18: 1402–1403
- 59 King A J, Cowlishaw G. Leaders, followers, and group decision-making. *Commun Integr Biol*, 2009, 2: 147–150
- 60 Krueger K, Flauger B, Farmer K, et al. Movement initiation in groups of feral horses. *Behav Proc*, 2014, 103: 91–101
- 61 Portugal S J, Hubel T Y, Fritz J, et al. Upwash exploitation and downwash avoidance by flap phasing in ibis formation flight. *Nature*, 2014, 505: 399–402
- 62 Grünbaum D, Viscido S, Parrish J K. Extracting interactive control algorithms from group dynamics of schooling fish. In: Kumar V, Leonard N, Morse A S, eds. Cooperative Control: A Post-Workshop Volume 2003 Block Island Workshop on Cooperative Control. Berlin: Springer, 2005. 103–117
- 63 Zhang H T, Chen Z, Vicsek T, et al. Route-dependent switch between hierarchical and egalitarian strategies in pigeon flocks. *Sci Rep*, 2014, 4: 5805
- 64 Yu C H, Werfel J K, Nagpal R. Collective decision-making in multi-agent systems by implicit leadership. In: 9th International Conference on Autonomous Agents and Multiagent Systems, Toronto, Canada 2010. International Foundation for Autonomous Agents and Multiagent Systems, 2010
- 65 Gómez-Nava L, Bon R, Peruani F. Intermittent collective motion in sheep results from alternating the role of leader and follower. *Nat Phys*, 2022, 18: 1494–1501
- 66 Garland J, Berdahl A M, Sun J, et al. Anatomy of leadership in collective behaviour. *Chaos*, 2018, 28: 075308
- 67 Yu X, Gu Y. Probing sensory readout via combined choice-correlation measures and microstimulation perturbation. *Neuron*, 2018, 100: 715–727. e5
- 68 Sarel A, Finkelstein A, Las L, et al. Vectorial representation of spatial goals in the hippocampus of bats. *Science*, 2017, 355: 176–180
- 69 Høydal Ø A, Skytøen E R, Andersson S O, et al. Object-vector coding in the medial entorhinal cortex. *Nature*, 2019, 568: 400–404
- 70 Sangiamo D T, Warren M R, Neunuebel J P. Ultrasonic signals associated with different types of social behavior of mice. *Nat Neurosci*, 2020, 23: 411–422
- 71 Kappel J M, Förster D, Slangewal K, et al. Visual recognition of social signals by a tectothalamic neural circuit. *Nature*, 2022, 608: 146–152
- 72 Anneser L, Alcantara I C, Gemmer A, et al. The neuropeptide Pth2 dynamically senses others via mechanosensation. *Nature*, 2020, 588: 653–657
- 73 Wang J, Karbasi P, Wang L, et al. A layered, hybrid machine learning analytic workflow for mouse risk assessment behavior. *Eneuro*, 2023, 10: ENEURO.0335-22.2022
- 74 Harpaz R, Aspiras A C, Chambule S, et al. Collective behavior emerges from genetically controlled simple behavioral motifs in zebrafish. *Sci Adv*, 2021, 7: eabi7460
- 75 Noonan M P, Sallet J, Mars R B, et al. A neural circuit covarying with social hierarchy in macaques. *PLoS Biol*, 2014, 12: e1001940
- 76 Mague S D, Talbot A, Blount C, et al. Brain-wide electrical dynamics encode individual appetitive social behavior. *Neuron*, 2022, 110: 1728–1741. e7
- 77 Frankland P W, Josselyn S A, Köhler S. The neurobiological foundation of memory retrieval. *Nat Neurosci*, 2019, 22: 1576–1585
- 78 Laube I, Kamphuis S, Dicke P W, et al. Cortical processing of head- and eye-gaze cues guiding joint social attention. *NeuroImage*, 2011, 54: 1643–1653
- 79 Gordon I, Eilbott J A, Feldman R, et al. Social, reward, and attention brain networks are involved when online bids for joint attention are met with congruent versus incongruent responses. *Soc Neurosci*, 2013, 8: 544–554
- 80 Gariépy J F Â, Watson K K, Du E, et al. Social learning in humans and other animals. *Front Neurosci*, 2014, 8: 58
- 81 Zhang L, Gläscher J. A brain network supporting social influences in human decision-making. *Sci Adv*, 2020, 6: eabb4159
- 82 Jiang Y, Mi Q, Zhu L. Neurocomputational mechanism of real-time distributed learning on social networks. *Nat Neurosci*, 2023, doi: 10.1038/s41593-023-01258-y
- 83 Li Y, Mathis A, Grewe B F, et al. Neuronal representation of social information in the medial amygdala of awake behaving mice. *Cell*, 2017, 171: 1176–1190. e17
- 84 Bridges A D, MaBouDi H, Procenko O, et al. Bumblebees acquire alternative puzzle-box solutions via social learning. *PLoS Biol*, 2023, 21:

- e3002019,
- 85 Dong S, Lin T, Nieh J C, et al. Social signal learning of the waggle dance in honey bees. *Science*, 2023, 379: 1015–1018
 - 86 Cheng Y T, Woo J, Luna-Figueroa E, et al. Social deprivation induces astrocytic TRPA1-GABA suppression of hippocampal circuits. *Neuron*, 2023, 111: 1301–1315.e5
 - 87 Chen J R, Wang J J, Hou X W, et al. Advance into ocean: From bionic monomer to swarm intelligence (in Chinese). *Acta Electron Sin*, 2021, 49: 2458–2467 [陈健瑞, 王景璟, 侯向往, 等. 挺进深蓝: 从单体仿生到群体智能. *电子学报*, 2021, 49: 2458–2467]
 - 88 Dorigo M, Birattari M, Stutzle T. Ant colony optimization. *IEEE Comput Intell Mag*, 2006, 1: 28–39
 - 89 Kennedy J, Eberhart R. Particle swarm optimization. In: *ICNN'95-International Conference on Neural Networks*, Perth, WA, Australia 1995. IEEE, 1995
 - 90 Kennedy J. *Swarm Intelligence*. Boston, MA: Springer, 2006
 - 91 Akbari R, Mohammadi A, Ziarati K. A novel bee swarm optimization algorithm for numerical function optimization. *Commun Nonlinear Sci Numer Simul*, 2010, 15: 3142–3155
 - 92 Liu C G, Yan X H, Liu C Y, et al. The wolf colony algorithm and its application. *Chin J Electron*, 2011, 20: 212–216
 - 93 Bastos Filho C J, de Lima Neto F B, Lins A J, et al. A novel search algorithm based on fish school behavior. In: *2008 IEEE International Conference on Systems, Man and Cybernetics*, Singapore 2008. IEEE, 2008
 - 94 Su H, Wang X, Lin Z. Flocking of multi-agents with a virtual leader. *IEEE Trans Automat Contr*, 2009, 54: 293–307
 - 95 Qiu H X, Duan H B, Fan Y M, et al. Pigeon flock interaction pattern switching model and its synchronization analysis (in Chinese). *CAAI Trans Intell Syst*, 2020, 15: 334–343 [邱华鑫, 段海滨, 范彦铭, 等. 鸽群交互模式切换模型及其同步性分析. *智能系统学报*, 2020, 15: 334–343]
 - 96 Rubenstein M, Cornejo A, Nagpal R. Programmable self-assembly in a thousand-robot swarm. *Science*, 2014, 345: 795–799
 - 97 Theraulaz G, Bonabeau E. A brief history of stigmergy. *Artif Life*, 1999, 5: 97–116
 - 98 Hadeli , Valckenaers P, Kollingbaum M, et al. Multi-agent coordination and control using stigmergy. *Comput Industry*, 2004, 53: 75–96
 - 99 Hu Q, Liu Y, Zhao Z Y, et al. Research advances of biomimetic artificial lateral line detection technology for unmanned underwater swarm (in Chinese). *J Unmanned Undersea Syst*, 2019, 27: 114–122 [胡桥, 刘钰, 赵振轶, 等. 水下无人集群仿生人工侧线探测技术研究进展. *水下无人系统学报*, 2019, 27: 114–122]
 - 100 Brambilla M, Ferrante E, Birattari M, et al. Swarm robotics: A review from the swarm engineering perspective. *Swarm Intell*, 2013, 7: 1–41
 - 101 Sneyd J, Theraula G, Bonabeau E, et al. *Self-organization in Biological Systems*. Princeton: Princeton University Press, 2001
 - 102 Zhang L, Ao L, Pei Z Y. Energy saving mechanism of hydrodynamic collective behavior of multiple flexible beams in V formation (in Chinese). *Chin J Theor App Mech*, 2022, 54: 1706–1719 [张磊, 敖雷, 裴志勇. 多个柔性梁V型集群行为节能机理研究. *力学学报*, 2022, 54: 1706–1719]
 - 103 Zeng Z M, Dong C, Zhu X J, et al. Bionic UAV architecture for fast swarm fusion (in Chinese). *Telecommun Sci*, 2022, 38: 17–27 [曾子鸣, 董超, 朱小军, 等. 面向群体快速融合的仿生无人机集群架构. *电信科学*, 2022, 38: 17–27]
 - 104 Zhao Q Q, Zhang L C, Liu L, et al. Review on energy-saving key technologies of underwater bionic robot swarm (in Chinese). *J Northwestern Polytech Univ*, 2022, 40: 576–583 [赵莽莽, 张立川, 刘禄, 等. 水下仿生机器人集群节能关键技术综述. *西北工业大学学报*, 2022, 40: 576–583]
 - 105 Bonabeau E, Theraulaz G, Deneubourg J L, et al. Self-organization in social insects. *Trends Ecol Evol*, 1997, 12: 188–193
 - 106 Halloy J, Sempo G, Caprari G, et al. Social integration of robots into groups of cockroaches to control self-organized choices. *Science*, 2007, 318: 1155–1158
 - 107 Werfel J, Petersen K, Nagpal R. Designing collective behavior in a termite-inspired robot construction team. *Science*, 2014, 343: 754–758
 - 108 Berlinger F, Gauci M, Nagpal R. Implicit coordination for 3D underwater collective behaviors in a fish-inspired robot swarm. *Sci Robot*, 2021, 6: eabd8668
 - 109 Halloy J, Mondada F, Kernbach S, et al. Towards bio-hybrid systems made of social animals and robots. In: *Biomimetic and Biohybrid Systems*, London 2013. Berlin: Springer, 2013
 - 110 Partan S R, Otovic P, Price V L, et al. Assessing display variability in wild brown anoles *Anolis sagrei* using a mechanical lizard model. *Curr Zoology*, 2011, 57: 140–152
 - 111 Romano D, Benelli G, Stefanini C. Escape and surveillance asymmetries in locusts exposed to a Guinea fowl-mimicking robot predator. *Sci Rep*, 2017, 7: 12825
 - 112 Wang H, Wu J, Fang K, et al. Application of robo-pigeon in ethological studies of bird flocks. *J Integr Neurosci*, 2020, 19: 443–448
 - 113 Tuia D, Kellenberger B, Beery S, et al. Perspectives in machine learning for wildlife conservation. *Nat Commun*, 2022, 13: 792
 - 114 Joo R, Picardi S, Boone M E, et al. Recent trends in movement ecology of animals and human mobility. *Mov Ecol*, 2022, 10: 26

Summary for “动物集群行为的机制和应用”

Animal collective behavior: Mechanisms and applications

Xiaofeng Liu^{1*}, Guo Chen¹, Yu Liu² & Xi Wang^{3,4}¹ College of IoT Engineering, Hohai University, Changzhou 213022, China;² International Academic Center of Complex Systems, Beijing Normal University, Zhuhai 519087, China;³ School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China;⁴ International Collaborative Research Center for Huangshan Biodiversity and Tibetan Macaque Behavioral Ecology, Hefei 230601, China* Corresponding author, E-mail: xfliu@hhu.edu.cn

Collective behavior is a complex and fascinating phenomenon that has intrigued researchers for decades. The study of collective behavior encompasses various aspects such as information transfer, decision-making processes, locomotion, and group synchronization. In the past decades, researchers have investigated the mechanisms and bionic applications of animal collective behavior, which have inspired and contributed to various fields such as biology, psychology, sociology, computer science, and robotics. In this review, we aim to: (1) Explore the theoretical models and mechanisms underlying swarm behavior from the perspectives of collective decision-making, motor control and neural basis; (2) examine how these mechanisms are applied to computer science and robotics; and (3) suggest how new techniques can be used to further investigate the potential directions of animal collective behavior.

This review proposes that collective decision-making originates from the collective perception of animals. Individuals utilize sensory or chemical information to perceive their environment and establish communication with their peers. Through interactions among individuals, a consensus is gradually reached at the group level. During the process of perceiving the environment and engaging in internal communication, individual differences play a role and exert influence on collective decision-making to some extent. The presence of complex survival needs, environmental constraints, and physical limitations within animal populations can lead to the emergence of diverse movement structures, which serve as manifestations of collective behavior. Beneath the phenomena of information interactions and movement structures, there exist neural mechanisms that regulate animal behavior. The research scope of collective behavior encompasses the study of individuals and groups. At the individual level, we can investigate how heterogeneous individuals impact collective decision-making and how neural mechanisms within individuals govern the regulation of behavior related to collective behavior and social learning. Collective decision-making focuses on the transmission of information and coordination among individual animals. The mutual coordination among individual animals gives rise to specific motor control methods, and different motor control methods contribute to distinct collective decision modes. The study of animal neural mechanisms provides an explanation of how animals regulate their behavior to engage in collective decision-making and adopt different motor control styles. Concurrently, collective decision-making and the ongoing influence of motor control can provide feedback and shape the unique neural circuits of animals. By exploring these interconnected aspects, we can enhance our understanding of the intricate dynamics of collective behavior and the underlying neural mechanisms that govern it.

This review also explores various biomimetic applications derived from collective behavior research, including the design of biomimetic optimization algorithms, multi-agent cooperative algorithms, and the application of bionic swarm robots. Furthermore, the review provides valuable insights for the future development of swarm behavior research. It suggests that the study of collective behavior can leverage advanced equipment and data analysis techniques to delve into more intricate mechanisms. The progress of research is also reliant on interdisciplinary collaboration among researchers. Additionally, fostering an open data analysis and processing platform can facilitate further advancements in the field. In conclusion, the study of animal collective behavior is a complex and multidimensional discipline with the potential to bring substantial benefits to various areas of research.

collective behavior, collective decision-making, neural basis, flock models, multi-agent systems, bionic robot swarmdoi: [10.1360/TB-2023-0165](https://doi.org/10.1360/TB-2023-0165)