

红鼻鱼群体结构的数学建模与仿真可视化

柳玲飞¹, 周应祺^{1,2,3*}, 钱卫国^{1,2,3}, 赵媛¹, 王明⁴

(1. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306;

2. 上海海洋大学, 大洋生物资源开发和利用上海市高校重点实验室, 上海 201306;

3. 上海海洋大学, 大洋渔业资源可持续开发省部共建教育部重点实验室, 上海 201306;

4. 上海海洋大学信息学院, 上海 201306)

摘要: 探索通过数学模型和计算机仿真模拟的方法, 分析推测影响鱼群群体空间分布的主要因子。初步研究结果表明, 在视觉、游泳能力等诸因子中, 鱼类的视觉能力, 包括视距和视野对鱼群结构有重要影响, 其中最大视觉能力范围是主要因素。该实验结果为实验观察提供了启示。可视化仿真结果与红鼻鱼群体录像资料的对比验证结果表明, 采用 IBMs 理论建立数学模型, 进行模拟研究的方法可行, 仿真模拟的鱼群动态结果可以表现出与红鼻鱼群体实际运动相类似的分布状态。表明可视化仿真技术有助于对群体运动问题的探索和理解。

关键词: 数字仿真; 群体; 鱼类行为; 个体行为模型 (IBMs)

中图分类号: Q 958.12

文献标识码: A

鱼群是一种自组织群体, 没有固定的领导^[1-3], 但是群体往往呈现出运动方向有序、运动协调及集聚性等特征。这种自组织群体的典型特征及其在进化和生存方面的意义, 已引起科学家的广泛关注。对鸟类、昆虫、鱼群等自组织群体的观察研究结果表明, 群体中的每一个体在遵循简单的行为规则条件时, 就有可能出现有序协调的运动状态^[1-5]。例如, 为了避免碰撞, 个体间必须保持的最小距离; 群体中, 同类的相互吸引或排斥等, 这些自然的因素在群体行为中的影响和重要性等, 都是值得探索和研究的。为此, 科学家进行了大量实验和观察, 拍摄记录鱼群在长时间游泳运动过程中, 相互的位置。如阿伯丁海洋研究所对鲈的观察^[6]。

由于计算机技术的发展, 科学家在实地观察和实验研究的同时, 还利用计算机进行数学建模和仿真可视化研究。这种方法已成为一种重要的研究手段^[7-12]。通过考察模拟结果的相似程度, 推测和分析内在的机制, 筛选具有重要影响的因子。计算机建模和仿真为研究鱼群行为学开辟了新的途径。

Breder^[7] 首创利用数学模型研究鱼群动态结构的方法, 该方法不仅仅局限于鱼群, 还可广泛应用于有生命个体的社会行为研究。目前, 鱼类群体仿真研究多数是基于个体行为模型 (individual based models, IBMs) 理念^[13], 本研究亦将采用 IBMs 的概念, 将群体中的个体作为独立单元处理。同时将面积足够大的浅水体近似作为二维空间进行处理。同时参考 Aoki^[4] 及 Huth 等^[5] 的模型, 并遵循 Reynolds 模型中的排斥 - 平行 - 吸引规则^[8], 且将规避碰撞视为首要前提。

以实验观察的鱼群个体行为特征作为建模的条件, 包括与视觉能力有关的个体间的排斥 - 平行 - 吸引规则, 规避碰撞的最小距离原则, 鱼类视野、保标性和游泳速度等条件, 建立鱼群个体的二维空间模型, 进行仿真模拟。

对模型中的各项参数进行调试, 分析和探讨影响群体动态结构的主要因素。并将可视化仿真结果与红鼻鱼群体录像资料进行验证和对比, 了解数学模型和仿真技术对鱼群群体行为研究的价值。

收稿日期: 2010-08-22 修回日期: 2010-09-25

资助项目: 上海市教委科研创新重点项目 (09ZZ168); 上海市重点学科建设项目 (S03702); 骆肇尧科研基金 (G710100000707)

通讯作者: 周应祺, Tel: 021-61900307, E-mail: yqzhou@shou.edu.cn

1 材料与方

1.1 材料

选用个体较小、具有集群习性的红鼻鱼 (*Hemigrammus rhodostomus*) 作为试验鱼。3 月龄,共 40 条,体长: (2.9 ± 0.1) cm,体宽: (1.0 ± 0.1) cm,体重: (1.5 ± 0.05) g。

饲养于普通玻璃水族缸 (100 cm × 50 cm × 50 cm),水位高 40 cm,pH 6.8,温度 24.5 °C,内壁贴有白色不透明纸膜。为便于计算,计算时统一使用体长 BL 作为长度单位。

1.2 方法

每天定时拍摄 20 min 鱼群录像,持续拍摄 21 d。所用摄像机为 Sony HDR-SR10 高清摄录机,228 万像素;采用 2 支平行的 100 W 的长形日光灯照明来减少阴影,以确保鱼群处于均匀白光背景下拍摄;需保证拍摄环境中无振动、无视觉、无噪音和无气味等干扰。

1.3 数学模型

行为反应规则 首先,将个体间避免碰撞设为首要条件,个体间距离必须保持不小于最小邻鱼距离 (nearest neighbour distance, NND)。当邻鱼逼近时,按距离的远近采取相应的行为反应和行动。

其次,根据鱼体视觉能力范围 r 的划分来定义鱼体反应方式。由于在实验观察中,发现在一些个体数量不多、密度不是很高的群体中,少量个体的游泳方向往往呈现随机性。因此,本文在 Reynolds^[8] 研究的基础上,增加了无反应中性距离。在模型中,将鱼体视觉能力范围 r 划分为五个距离 (图 1)。其中, r_s 为强烈排斥距离。按避免碰撞原则,该距离相当于最小距离 NND,邻鱼 j 处于本鱼 i 的排斥区域内,本鱼 i 将以背离邻鱼 j 方向迅速离开; r_n 为无反应的中性距离,邻鱼 j 处于本鱼 i 的无反应中性区域内,本鱼 i 将以群体平均速度前进,并且在方向上具有较大的随机性; r_z 根据鱼类具有保持和跟随目标运动的习性^[14],设立的相互平行运动的保标距离,邻鱼 j 处于本鱼 i 的平行保标区域内,本鱼 i 将以保标速度 v_{fol} 前进,方向不变; r_a 为相互吸引靠拢距离,该距离在鱼个体的视觉范围内,因鱼类个体的聚集行为,相互有靠近的倾向。即当邻鱼 j 处于本鱼 i 的吸引区域内,本鱼 i 将朝邻鱼 j 的方

向前进; r_l 为无反应距离,邻鱼 j 已在本鱼 i 的视觉能力范围之外,不对本鱼 i 造成影响。

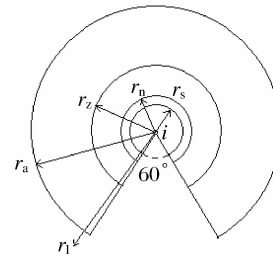


图 1 鱼类视觉能力范围示意图

i 点为鱼体所在位置; r_s 为强烈排斥距离; r_n 为无反应中性距离; r_z 为平行保标距离; r_a 为相互吸引靠拢距离; r_l 为无反应距离; 视觉盲区 60° 。

Fig. 1 Schematic diagram of the scope of visual ability of fish

i is where the own fish located; r_s repulsive-reaction distance; r_n distance with a neutral reaction; r_z parallel-orientation distance; r_a attractive-reaction distance; r_l no response distance; 60° of visual blind zone.

建立模型 根据 Aoki^[4]、Huth 等^[5] 提出的鱼类群体规则,并基于 IBMs 模型^[13],建立一个在矩形有限二维空间内的鱼群运动的模型。

图 2 表示出本鱼 i 和邻鱼 j 的位置坐标及速度方向。根据初始时刻 t_n ,本鱼 i 的位置及速度和本鱼 i 视觉能力范围内的邻鱼 j 的位置和速度,使用公式 (1-4) 求出经过时间间隔 Δt 后 t_{n+1} 时刻,本鱼 i 的位置以及速度;使用公式 (5) 计算本鱼 i 和邻鱼 j 的距离 $D_{ij}(t_n)$ 。

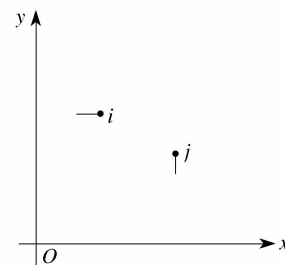


图 2 本鱼 i 和邻鱼 j 的位置坐标及速度方向

圆点表示鱼头,鱼头位置即为该鱼的位置坐标;线段表示鱼体;鱼体指向鱼头的方向即为该鱼速度方向。

Fig. 2 Coordinates and velocity direction of individuals, own fish i and neighbour j

Dot means head of fish, it presenting the coordinates of the fish; line means body of fish, the line from bar to dot presents the velocity direction of the fish.

$$\begin{aligned} X_i(t_{n+1}) &= X_i(t_n) + \Delta t \times \\ &V_i(t_{n+1}) \times \cos \alpha_i(t_{n+1}) \end{aligned} \quad (1)$$

$$\begin{aligned} Y_i(t_{n+1}) &= Y_i(t_n) + \Delta t \times \\ &V_i(t_{n+1}) \times \sin \alpha_i(t_{n+1}) \end{aligned} \quad (2)$$

$$\operatorname{tg} \alpha_i(t_{n+1}) = \frac{Y_i(t_{n+1}) - Y_i(t_n)}{X_i(t_{n+1}) - X_i(t_n)} \quad (3)$$

$$t_{n+1} = t_n + \Delta t \quad (4)$$

$$D_{ij}(t_n) = \sqrt{[X_j(t_n) - X_i(t_n)]^2 + [Y_j(t_n) - Y_i(t_n)]^2} \quad (5)$$

本鱼 i 的速度主要由其视觉能力范围内,邻居鱼的平均速度 $V_a(t_n)$ 和邻居鱼 j 对其影响的速度 \vec{V}_m 决定,当本鱼 i 与缸壁距离 D_b 小于最小距离 δ 时,还需考虑缸壁会影响和造成鱼类个体运动速度降低的现象,类似对个体产生一反向速度 \vec{V}_b ,使用公式(6)获得。

$$\vec{V}_i(t_{n+1}) = \vec{V}_a(t_n) + \vec{V}_m(t_n) + \vec{V}_b(t_n) \quad (6)$$

式(6)中,群体平均速度 $V_a(t_n)$ 取最大视觉能力范围内的邻居鱼 j 的平均速度,用公式(7)计算;邻居鱼 j 对本鱼 i 的影响速度 $V_m(t_n)$ 使用公式(8)计算; \vec{V}_b 表示缸壁对个体的影响用反向速度,即与个体的位置 $\vec{C}_i(t_n)$ 对应的缸壁上的位置 $\vec{B}_i(t_n)$ 对其的排斥作用,促使速度降低,可使用公式(9)计算。

$$\vec{V}_A(t_n) = \frac{1}{N} \sum_{j \neq i}^N \vec{V}_j \quad (7)$$

$$\vec{V}_m(t_n) = \begin{cases} \frac{1}{e^{D_{ij}}} V_i(t_n), & \operatorname{arctg} \left(\frac{Y_i(t_n) - Y_j(t_n)}{X_i(t_n) - X_j(t_n)} \right) \\ \text{当 } D_{ij} = r_s \text{ 时;} \\ 0 \\ \text{当 } D_{ij} = r_n \text{ 或 } r_z \text{ 或 } r_l \text{ 时} \\ e^{D_{ij}} V_i(t_n), & \operatorname{arctg} \left(-\frac{Y_i(t_n) - Y_j(t_n)}{X_i(t_n) - X_j(t_n)} \right) \\ \text{当 } D_{ij} = r_a \text{ 时.} \end{cases} \quad (8)$$

$$\vec{V}_b = \frac{\vec{C}_i(t_n) - \vec{B}_i(t_n)}{|\vec{C}_i(t_n) - \vec{B}_i(t_n)|} \cdot e^{-d_b} \quad \text{当 } D_b \leq \delta \text{ 时} \quad (9)$$

考虑到鱼类个体改变运动方向时,转向的角速度受一定限制的实际情况,假设 Δt 内最大转角

为 θ ,则当 $\vec{V}_i(t_n)$ 和 $\vec{V}_i(t_{n+1})$ 的角度差 γ 小于 θ 时, t_{n+1} 时刻速度取 $\vec{V}_i(t_{n+1})$;当 $\vec{V}_i(t_n)$ 和 $\vec{V}_i(t_{n+1})$ 的角度差 γ 大于或等于 θ 时, t_{n+1} 时刻速度取 $(\vec{V}_i(t_n) + \theta)$;为了体现鱼群运动方向上带有随机性,令 $\vec{V}_i(t_{n+1})$ 服从标准偏差 $\sigma = 0.1$ 正态分布。至此,本鱼 i 得到新的速度。

模型可视化 采用鱼体长度 (body length, BL) 作为长度单位,以减少体长对运动速度的影响,增加不同尺度的个体间的可比性。

根据所建数学模型,利用 OpenGL 和 C++ 语言模拟群体运动。

为了探讨最大视觉能力范围等对鱼群结构的影响,在数学模型中加入了随机系数,以保持一定程度的混沌状态,避免运行过程呈现异常有序的现象。具体参数见表 1。

模拟中,鱼体长 $l = 1$ BL。模拟的空间设为矩形 (100 × 50 BL);模拟群体的个体数量可任意选择,本仿真模拟时,选择模拟 40 条鱼的群体;模拟初始状态为鱼随机分布于矩形左下角,所有个体集中在 5 BL × 10 BL 空间里。鱼个体初始速度为 2.44 BL/s;初始方向在 $\left(\frac{\pi}{7}, \frac{\pi}{5}\right)$,服从正态分布 $\sigma = 0.1$;鱼视野范围 β 为 $\frac{5\pi}{6}$ 。0.1 s 内最大转角

取 $\frac{5\pi}{9}$ 。

2 结果

2.1 红鼻鱼实验结果

实验室环境下拍摄的结果显示,在鱼缸中,红鼻鱼群呈现随机而又有序的运动,个体间距均匀,个体速度大小及运动方向相似。图 3-a 为某时刻红鼻鱼群截图;并截取 3 min 录像,分析红鼻鱼群中个体速度大小分布及路径曲率分布(图 4)。实测资料显示,个体速度大小大致分布于 0.348 至 9.050 BL/s,其中 40% 速度大小分布于 3 至 4 BL/s。最大速度通常出现在中间加速部分,最小速度易出现在贴近缸壁转弯时。平均个体速度为 3.9 BL/s,出现频率最高的速度 3.6 BL/s 为保标速度。路径曲率大致分布于 -3 至 3,其中 81.3% 路径曲率分布于 -0.5 至 0.5,体现了鱼群方向一致的特征。

表 1 模型参数
Tab.1 Model parameters

参数 parameters	符号 symbol	值 value	注释 notes
初始时间 the new time step	t_0	0	
时间间隔 decision step	Δt	0.1	s
仿真次数 total time step	n	1 800	
任意时刻 time	t_n		
任意下一时刻 the next time step	t_{n+1}		
体长 body length	l	1	BL
个体数 number of individuals	m	40	
初始位置坐标 initial position vector	(x_0, y_0)	$(0, 0) \sim (5, 10)$	服从正态分布
本鱼 i 初始速度大小 speed of the i -th individual	$v_i(t_0)$	2.4	BL/s
本鱼 i 初始速度方向 velocity direction of the i -th individuals	α_i	$\pi/6$	
邻居鱼 j 初始速度大小 speed of the j -th individual	$v_j(t_0)$	2.44	BL/s
邻居鱼 j 初始速度方向 velocity direction of the j -th individuals	α_j	$(\pi/7, \pi/5)$	服从正态分布
保标速度 following speed	v_{fol}	3.2	BL/s
最大速度 maximum speed	v_{max}	6.4	BL/s
最大视觉能力范围 the visual ability of fish	r	4.0 ~ 20	BL
最小邻鱼距离 nearest neighbour distance	NND	1.2	BL
强烈排斥距离 repulsive-reaction distance	r_s	$(0, 1.2]$	BL
无反应中性距离 distance without a neutral reaction	r_n	$(1.2, 1.4]$	BL
平行保标距离 parallel-orientation distance	r_z	$(1.4, 2.5]$	BL
相互吸引靠拢距离 attractive-reaction distance	r_a	$(2.5, 5]$	BL
无反应距离 no response distance	r_l	$(5, +\infty)$	BL
视野范围 field of vision	β	$5\pi/6$	
最大转角 maximum turning angle in 0.1 s	θ	$5\pi/9$	
最小距离 minimum distance	δ	1.0	BL

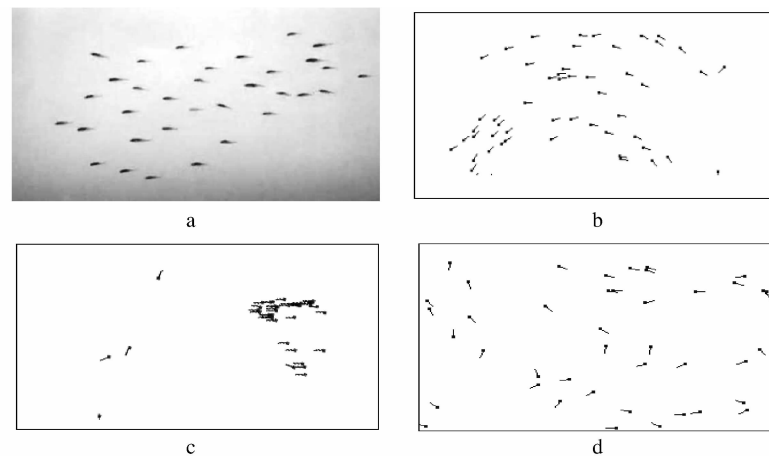


图 3 红鼻鱼的集群

a. 实验室环境下拍摄的红鼻鱼群体; b. 模拟状态 $r=10$ 时的鱼群; c. 模拟状态 $r=4$ 时的鱼群; d. 模拟状态 $r=20$ 时的鱼群。

Fig.3 Schooling of *H. rhodostomus*

a. the school of *Hemigrammus rhodostomus* in lab; b. the simulative fish school with $r=10$; c. the simulative fish school with $r=4$; d. the simulative fish school with $r=20$.

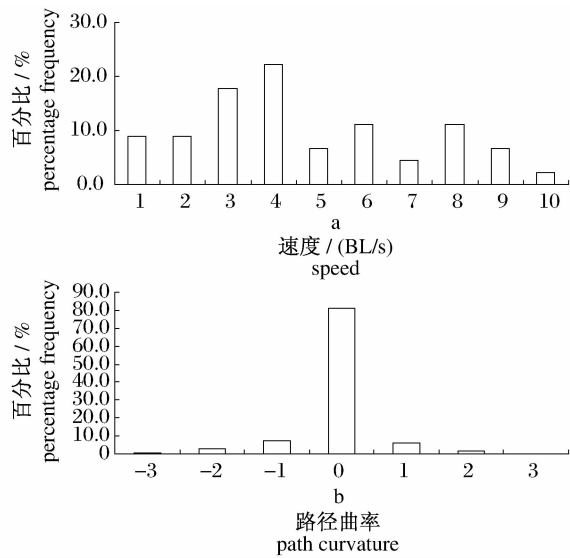


图4 实验室环境下拍摄的红鼻鱼群的特征

a. 速度大小分布; b. 路径曲率分布。

Fig. 4 Characteristics of the school of *H. rhodostomus* in lab

a. distribution of speed; b. distribution of path curvature.

2.2 模拟结果

根据数学模型及表 1 中的参数,通过改变最大视觉能力范围 r 的取值(从 4 ~ 20 BL),分别模拟了 17 种情况,其中每种情况分别模拟 1 800 个步长,且重复 5 次,并统计分析模拟鱼群中个体速度大小分布及个体路径曲率分布。

如图 5 所示,整体上来看,当 r 值较小(4 ~ 7)时,个体速度较小,路径曲率变化不稳定,模拟开始时容易出现小群密集群体或孤立个体(图 3-c),经过一段时间,群体容易混乱;当 r 值为 10 左右时,个体速度约为 3.9 BL/s,路径曲率较稳定,此时,易出现均匀群体(图 3-b),即群体内个体间距、速度大小及运动方向相似,与实验室拍摄红鼻鱼群相似;当 r 较大(18 ~ 20)时,个体速度较大,路径曲率变化非常不稳定,容易形成松散、轻度混乱的大群体(图 3-d)。为此,得出利用数学模型及仿真研究鱼群行为具有一定可行性,最大视觉能力范围对群体结构有重要影响,实验室拍摄红鼻鱼群的最大视觉能力范围为 8 ~ 15 BL。

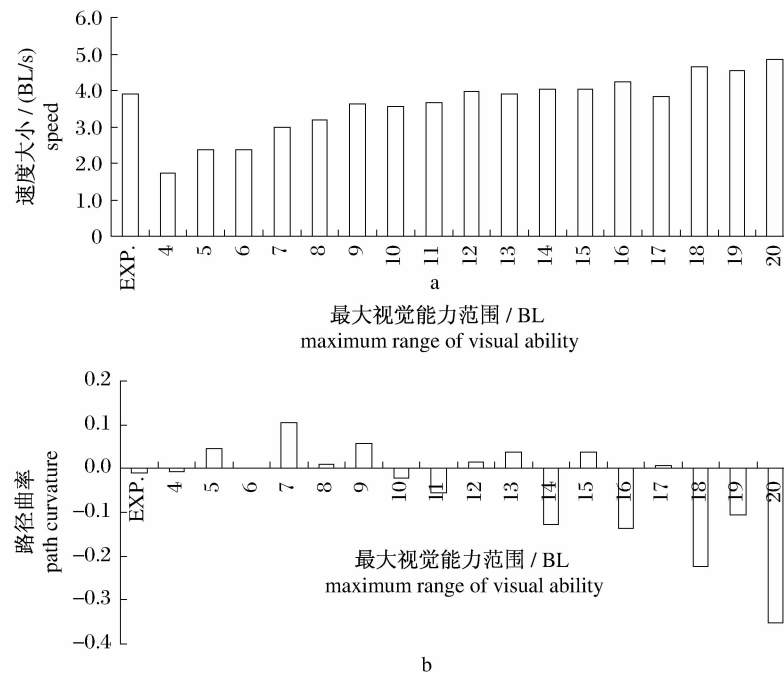


图5 实验室拍摄红鼻鱼群与各种最大视觉能力范围下的模拟鱼群的特征对比

EXP. 表示实验室拍摄红鼻鱼群的特征; a. 速度大小; b. 路径曲率。

Fig. 5 Comparison of characteristics of the school of *H. rhodostomus* in lab and the simulative fish school with different maximum ranges of visual ability

EXP. indicates characteristics of the school of *H. rhodostomus* in lab; a. distribution of speed; b. distribution of path curvature.

3 讨论

3.1 利用数学模型及仿真研究鱼群群体行为的可行性

在鱼类群体仿真研究中,许多模型采用基于个体行为模型(individual based models, IBMs)理念^[13],同时参考 Aoki^[4]及 Huth 等^[5]的模型,并遵循 Reynolds 模型中的排斥-平行-吸引规则,且将规避碰撞设为首要前提^[8]。这已成为通常的途径。

20 世纪以来,计算机技术迅速发展,促使鱼群仿真研究向纵深发展,在模型中考虑更多的因素。在鱼群模型中加入各种生物学或非生物学的因素。例如,在有掠食者攻击情况下,鱼群中呈现的集体逃逸或个别紧急逃逸行为^[16];挪威学者考虑鲱鱼产卵群体中,性腺成熟度对行为的影响^[12];考虑水下光照强度和能见度对群体行为的影响^[12,17];金枪鱼洄游模型中考虑饵料分布^[18];日本学者还研究鱼群对障碍物或渔具的各种反应^[11,19-20]。模拟仿真研究已向人工智能和复杂物理模型发展。

另一方面看,由于鱼群群体行为是一种复杂的大系统,涉及的因素可以达到千万级。目前还没有一种数学模型能包含所有因素,表达或适应各种鱼类的群体行为。只有通过建立包含主要因素的模型,反映鱼群群体主要特征,获得最好的近似结果。

3.2 采用主要因素的模型探究红鼻鱼群机制

本文目的是论证采用主要因素的模型来研究群体空间结构的可行性,探究红鼻鱼群机制,验证最大视觉能力范围对群体行为的影响,个体行为受周围邻居鱼的影响。本研究中,根据鱼体视觉能力范围 r 的划分来定义鱼体反应方式。由于在实验观察中,发现在一些个体数量不多、密度不是很高的群体中,少量个体的游泳方向往往呈现很大的随机性,因此,本文在 Reynolds 研究的基础上,增加了无反应中性距离,反映这种现象,使模型得到优化。

在模型中,将鱼体视觉能力范围 r 划分为五个距离:强烈排斥距离 r_s ,该距离相当于最小邻鱼距离 NND(nearest neighbour distance),按避免碰撞原则,排斥距离令个体保持一定间距;无反应的中性距离 r_n ,令个体在方向上具有较大的随机性;

相互平行运动距离 r_z ,根据鱼类具有保持和跟随目标运动的习性设定的保标距离,使得个体保持一定间距及调节个体运动方向的一致性;相互吸引靠拢距离 r_a ,该距离在鱼个体的视觉范围内,因距离较远,相互有靠近的倾向,使得保持群体整体性及前进性,避免出现孤立个体;无反应距离 r_l ,最大视觉能力范围内无邻居鱼。模拟结果表明,鱼群的形成、维持及运动是这五种机制共同作用的结果,缺一不可。不同种类群体的各行为反应范围不同,这是群体对其生活模式或生活环境适应的结果。本文所观察的红鼻鱼群,生活在接近自然条件的实验鱼缸中,定时喂食,也不存在捕食者或其他外界刺激,因此,群体结构稳定均匀。然而,大洋中的鱼类为了觅食或产卵,必须时刻保持前进。当群体周围没有庇护时,它们主要依赖同伴间的相互作用。为了生存,该类群体必须具有高度凝聚的能力。

3.3 最大视觉能力范围对群体结构的影响

很多研究和实验观察表明,视觉是鱼类最重要的感知能力,视觉能力在鱼群的形成及维持中起关键作用^[14,21-22]。本文通过改变最大视觉能力范围 r ,探究该因素对群体的影响程度。改变最大视觉能力范围即意味着单位时间内群体信息交换量的不同。

Aoki^[4]研究表明排斥距离及吸引距离的选择对群体结构有影响,提出群体视觉能力范围在 10 BL 左右。Huth 等^[5]、Tsumoto 等^[11]认为,群体内信息交换量过小时,模拟鱼群容易出现呆滞或混乱;信息交换量过大时,群体也容易混乱;信息交换量适中时,模拟鱼群可体现出真实鱼群的特征,即群体强烈凝聚和运动方向高度一致。本文对红鼻鱼群仿真的结果与此结论一致。

本文模拟的结果如图 5,当 r 值较小(4~7)时,个体速度较小,路径曲率变化不稳定,此时,个体受到邻居的影响较单一、范围小,因此,模拟开始时容易出现小群密集群体或孤立个体(图 3-c),经过一段时间,群体容易混乱。

当 r 值为 10 左右时,个体速度约为 3.9 BL/s,路径曲率较稳定,此时,易出现均匀群体(图 3-b),即群体内个体间距、速度大小及运动方向相似。实验室环境下拍摄的红鼻鱼群中,个体中有 40% 的速度大小分布于 3 至 4 BL/s。最大速度通常出现在中间加速部分,最小速度易出现在贴

近缸壁转弯时。平均个体速度为 3.9 BL/s, 81.3% 路径曲率分布于 -0.5 至 0.5。因此,最大视觉能力范围取 8~15 BL 时,模拟鱼群较符合实际红鼻鱼群的特征。

当 r 较大(18~20)时,个体速度较大,路径曲率变化非常不稳定,此时,个体受到邻居的影响较扩散,因此容易形成松散、轻度混乱的大群体(图 3-d)。

因此,得出最大视觉能力范围对群体结构有重要的影响。

本模拟仿真研究的成果给出启示,在没有外来掠食者或其他干扰刺激时,即仅仅是群体中的个体间相互影响时,则进一步的实验观察可以针对不同视觉范围或能见度条件的影响。

综上所述,通过考察模拟结果的相似程度,推测和分析内在的机制,筛选具有重要影响的因子。计算机建模和仿真,为研究鱼群行为学开辟了新的途径,并弥补了实验观察中鱼群行为量化困难的不足。

参考文献:

- [1] Hirosato N. Self organizing dynamic model of fish schooling[J]. Journal of Theoretical Biology, 1994, 171:123-136.
- [2] Iain D C, Krause J, Simon A L, *et al.* Effective leadership and decision-making in animal groups on the move[J]. Nature, 2005, 433(7025):513-516.
- [3] Jacques G, Christian J, Guy T. Key behavioral factors in a self-organized fish school model[J]. Annales Zoologici Fennici, 2008, 45:415-428.
- [4] Aoki I. A simulation study on the schooling mechanism in fish[J]. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 1982, 48(8):1081-1088.
- [5] Huth A, Wissel C. The simulation of fish schools in comparison with experimental data[J]. Ecological Modelling, 1994, 75:135-145.
- [6] Weihs D. Hydrodynamics of fish schooling[J]. Nature, 1973:241-291.
- [7] Breder C M. Studies on social groupings in fish[J]. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1959, 117:397-481.
- [8] Reynolds C W. Flocks, herds, and schools: a distributed behavioral model[J]. Computer Graphics, 1987, 21(4):25-34.
- [9] Inada Y, Kawachi K. Order and flexibility in the motion of fish schools[J]. Journal of Theoretical Biology, 2002, 214:371-387.
- [10] Tamon O, Shohei K, Atsuko M, *et al.* A simulation study on the form of fish schooling for escape from predator[J]. Forma, 2003, 18:119-131.
- [11] Tsutomu T, Yutaka M, Jun I, *et al.* Mathematical model of fish schooling behaviour in a set-net[J]. ICES Journal of Marine Science, 2004, 61:1214-1223.
- [12] Rune V, Georg S. Emerging school structures and collective dynamics in spawning herring: A simulation study[J]. Ecological Modelling, 2008, 214:125-140.
- [13] Grimm V. Individual-based models[J]. Ecological Models, 1959, 198:115-126.
- [14] Partridge B L. The structure and function of fish schools[J]. Scientific American, 1982, 245:90-99.
- [15] Krause J, Tegeder R W. The mechanism of aggregation behaviour in fish shoals: individuals minimize approach time to neighbours[J]. Animal Behaviour, 1994, 48:353-359.
- [16] Zheng M, Kashimori Y, Hoshino O, *et al.* Behavior pattern(innate action) of individuals in fish schools generating efficient collective evasion from predation[J]. Journal of Theoretical Biology, 2005, 235(2):153-67.
- [17] Tien J H, Levin S A, Rubenstein D I. Dynamics of fish shoals: identifying key decision rules[J]. Evolutionary Ecology Research, 2004, 6:555-565.
- [18] Sabine S. Models for tuna school formation[J]. Mathematical Biosciences, 1999, 156:167-190.
- [19] Nakamine H, Sannomiya N. Effect of autonomous decentralization mechanism in fish behaviour[J]. Transactions of Institute of Systems, Control and Information Engineers, 1995, 8:350-356.
- [20] Nakamine H, Sannomiya N. A simulation study on fish behaviour affected by obstacles[C]. Proceedings of the American Control Conference, Philadelphia, 1998, 24-26.
- [21] Pitcher T J, Partridge B L. Fish school density and volume[J]. Mar Biol, 1979, 54:383-394.
- [22] Partridge B L. Internal dynamics and the interrelations of fish in schools[J]. Journal of Comparative Physiology A, 1981, 144(3):313-325.

Modeling and simulation on schooling structure of *Hemigrammus bleheri*

LIU Ling-fei¹, ZHOU Ying-qi^{1,2,3*}, QIAN Wei-guo^{1,2,3}, ZHAO Yuan¹, WANG Ming⁴

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

2. The Key Laboratory of Shanghai Education Commission for Oceanic Fisheries Resources Exploitation, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

3. The Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;

4. College of Information Technology, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China)

Abstract: This paper presents the methods for exploring fish schooling behavior by means of mathematical modeling and computer simulation, to explore and find out the major factors which have speculated influence on the space distribution of individuals in fish school. Preliminary findings indicated that among the factors of visibility and swimming ability etc., the visual ability of fish, including sighting distance and perspective is the factor having stronger influence on the school structure, which provides some revelations or indications to the fish behaviour experiments design and observation. The comparison between the simulation and video records of *Hemigrammus bleheri* shows that the model based on IBMs theory is feasible, and the simulation results are similar to the actual movement of fish school, which indicates that the visual simulation technology helps better exploration and understanding on fish group motion.

Key words: digital simulation; fish school; fish behavior; individual based models (IBMs)

Corresponding author: ZHOU Ying-qi. E-mail: yqzhou@shou.edu.cn