

# 动物集体逃遁行为研究进展

朱婷<sup>①#</sup> 李洁<sup>①#</sup> 张健龙<sup>②</sup> 杜澄举<sup>①\*</sup> 王偲<sup>①\*</sup>

① 华南农业大学林学与风景园林学院 广州 510642;

② 西北农林科技大学林学院, 西部森林生物灾害治理国家林草局重点实验室 杨陵 712100

**摘要:** 集体逃遁行为是群居动物面对威胁时的一种复杂而迅速的群体反应, 对于动物的生存至关重要。在开阔空间中, 动物群体(如兽群、鸟群和鱼群)的运动受限较少, 集体逃遁的关键在于个体之间的协调一致。而在封闭空间中, 由于运动受限, 动物需要竞争有限的出口和逃生路径, 这往往导致个体表现出自私行为和从众行为, 进而出现“快即慢”效应(单出口)和“对称性破坏”现象(双出口), 降低了撤离效率。本综述重点探讨了不同动物类群在开阔和封闭空间中的集体逃遁行为和策略, 并分析了影响撤离效率的关键因素, 包括个体行为的一致性、群体规模、环境条件以及动物的生理特征。此外, 本文还讨论了动物逃遁行为研究的前沿领域, 并对未来的研究方向进行了展望, 旨在为理解这一复杂现象提供更深入的视角。

**关键词:** 集群行为; 逃遁; 撤离效率; “快即慢”效应; 影响因素

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2025) 03-463-12

## Advances in Animal Collective Escape Behavior

ZHU Ting<sup>①#</sup> LI Jie<sup>①#</sup> ZHANG Jian-Long<sup>②</sup> DU Cheng-Ju<sup>①\*</sup> WANG Cai<sup>①\*</sup>

① *College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642;* ② *National Key Laboratory for Prevention and Control of Western Forest Biological Disasters, National Forestry and Grassland Administration, College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China*

**Abstract:** Collective escape behavior is a complex and rapid response of group-living animals to threats, which is crucial for the survival of animals. In open spaces with limited obstacles, the movement of animal groups is less constrained, and the collective escape can occur in both two-dimensional (e.g., herds) and three-dimensional (e.g., bird flocks and fish schools) spaces. The success of collective escape largely relies on the coordination between individuals in the group. In addition, escaping efficiency can be affected by various factors such as group size and habitat types, depending on the species. In enclosed spaces, movement is restricted, and animals must compete for limited exits and escape routes, often leading to selfish and herd behaviors. Therefore, blocking and clogging may be observed when groups of animals attempt to escape from

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31772515);

\* 通讯作者, E-mail: 463957526@qq.com, wangcai@scau.edu.cn;

# 共同第一作者 朱婷, 女, 硕士研究生; 研究方向: 森林保护; E-mail: zft@stu.scau.edu.cn;

李洁, 女, 硕士研究生; 研究方向: 森林保护; E-mail: sum-merjie@outlook.com.

收稿日期: 2024-08-01, 修回日期: 2025-03-03 DOI: 10.13859/j.cjz.202524179 CSTR: 32109.14.cjz.24179

an exit, resulting in the “faster is slower” effect. Such an effect can be reduced by wider exits and higher levels of coordination. Interestingly, some types of obstacles near the exit may also reduce blocking and increase evacuation efficiency. Even when there are more exits, individuals in the group may follow their predecessors and preferentially use one of the exits over the other ones, leading to the “symmetry breaking” phenomenon. Although collective escape is common and crucial for group-living animals including humans, very few studies have focused on the molecular mechanisms of this behavior. In addition, virtual simulation technology and bionics of collective escape are prospected.

**Key words:** Collective behavior; Escape; Evacuation efficiency; “Faster is slower” effect; Influence factor

动物的集群行为指多个动物个体聚集在一起, 通过协调自身的运动或行为决策, 以达到某种目的。这种协调依赖于个体根据周围同伴提供的局部或整体信息来进行调整(刘小峰等 2023)。这种复杂且迷人的行为现象在动物界中广泛存在。例如, 蚂蚁和蜜蜂等社会性昆虫共同筑巢和觅食(Franks et al. 1997)、鱼群内的个体同步游动(Herbert-Read et al. 2013)、一些候鸟集体往返于越冬地和繁殖地(马志军 2009)、欧洲野牛(*Bison bonasus*)的大规模群体觅食和移动(Ramos et al. 2015)。研究动物群体中的个体协调运动和共同决策的机制涉及生物学、物理学、统计学和计算机科学等多学科、多领域的交叉, 近年来受到学界的高度关注。例如, 意大利物理学家乔治·帕里西(Giorgio Parisi)因其创新性地利用统计物理学研究方法揭示了包括鱼群和鸟群在内的复杂群体的集体运动特征和信息传递过程, 获得了 2021 年诺贝尔物理学奖。此外, *Science* 杂志也将集体运动的基本原理列为“全球最前沿的 125 个科学问题”之一。

动物的集体逃遁是一种十分特殊的集群行为。不同于一般情境下平和有序的集群行为(如迁徙、觅食和休息), 集体逃遁是群居动物在面对威胁时所表现出的一种应激行为(如集体疏散和躲避捕食者攻击等)。在恐慌情绪下, 动物群体的运动具有高度的不确定性和随机性(Garcimartín et al. 2014, 陈娜 2022)。值得注意的是, 几乎所有生物都会在其生命历程中面临多种多样需要逃跑的紧急情况。从昆虫、鸟

类到哺乳动物, 不同的群居动物类群进化出复杂多样的集体逃遁行为和策略, 以维持种群的生存和延续(Altshuler et al. 2005, Larrieu et al. 2023)。近 20 年来, 动物的集体逃遁行为得到了越来越多的关注, 涌现了较多的相关研究。本文综述了不同动物类群丰富多样的集体逃遁行为及其特点。目前, 所有动物集体逃遁行为的研究都可分为开阔空间和封闭空间两种情境, 由于两者具有截然不同的特点, 本文分别对其进行了归纳总结。此外, 动物群体逃遁的神经和分子机制、虚拟仿真和仿生学具有重要的理论意义和应用价值, 但目前相关研究仍然较少, 本文也对这些方面进行了展望。

## 1 动物集体逃遁行为的特点

### 1.1 平和与危险情境下动物集群行为的差异

在平和的环境中, 群居动物遵守一定的社会规则, 表现出较高的一致性和有序性, 同时也具有复杂性和两面性。从生态功能看, 营集群生活能为个体带来收益。例如, 个体可从自身所处群体中获得更多的资源信息, 提高觅食成功率, 降低个体用于觅食所产生的能量消耗(Creel et al. 1995, Couzin et al. 2003, Wright et al. 2006)。此外, 作为典型的集群行为类型之一, 集体警戒已被证实可降低个体的被捕食风险, 增加个体的生存机率(Roberts 1996, Pays et al. 2012)。然而, 集群生活也可能为个体的生存与繁衍带来不利。首先, 个体间对食物及配偶的竞争可能随之加剧; 其次, 高密度的群体生活也增加了群体内部病原体传播的风险

(Thompson et al. 1985, Boyko et al. 2004, Jakob 2004)。因此, 动物集群的规模和个体间的互动始终处于动态平衡中, 且可根据外界环境和动物自身状态进行灵活调整。然而, 这种调整往往是一个相对缓慢有序的过程 (Qian et al. 2024)。在紧急情境下, 群体处于危险迅速逼近的紧张氛围中, 需要立即做出决策和反应。与一般情境下的集群行为类似, 集体逃遁对个体各有利弊。一方面, 集体逃遁可能通过稀释效应增加个体存活的机会, 并为逃遁的个体提供信息, 减少单独决策带来的风险和机会成本 (Bateman et al. 2015, 张健龙等 2022)。另一方面, 虽然个体与群体的共同目的都是逃生, 但单独的个体可能本能地倾向于提高自身的生存机会, 增加自身的逃跑速度 (比群体中的其他个体更快) 或竞争有限的逃跑资源 (如利于逃跑的位置、路径和出口等), 从而破坏群体的一致性, 降低集体逃遁的效率 (Shiwakoti et al. 2011, 陈娜 2022)。

## 1.2 个体行为一致性对集体撤离效率的影响

在面对威胁或紧急情况时, 不同动物类群的群体行为具有高度的复杂性和多样性, 而集体撤离效率 (动物群体迅速且有效地撤离危险区域的能力) 则是重要的评价指标 (Couzin et al. 2005)。个体行为是否与群体行为一致是影响集体撤离效率的重要因素。较高的个体行为一致性意味着更容易形成同步的群体行为, 减少群体内部个体间的行为冲突, 从而提高集体撤离效率。例如, 将个体的速度标准差控制在一定的区间范围内, 不仅可使小鼠 (*Mus musculus*) 群体不易在出口处发生堵塞, 亦可使群体以整体速度较低但效率相对较高的方式更快完成群体疏散 (Oh et al. 2017)。然而, 在某些情况下, 高一一致性也可能对集体撤离效率产生负面影响。如在有限的逃生空间内, 高一一致性意味着个体会倾向于使用相同的逃生路线, 导致这些逃生路线过于饱和, 而其余逃生空间未能充分利用 (Helbing et al. 2000)。此外, 高度的一致性也可能导致非理性的“羊群效应”, 此时个体

未经思考地跟随前序个体, 倘若领导者的判断失误, 则会导致群体陷入更危险的境地 (Couzin et al. 2005, Sumpter 2006)。即使在此过程中存在“个体觉醒”, 也可能无法改变群体的撤离方向 (颜向农等 2011, 陈娜 2022)。

## 2 开放空间动物集体逃遁行为及影响因素

开放空间 (open space) 通常是指在自然或人工环境下, 没有阻碍物 (如山体、树林、建筑物等) 的, 可容许动物通过各种方式 (如奔跑、飞行、游动等) 自由移动的空间 (Fischer et al. 2007)。该空间具有更大的自由度和运动范围, 允许动物群体进行高度协调的集体移动。由于不同动物类群的生理构造及生存环境不同, 其对开放空间的利用方式也有所不同。本文将地面上群居动物的逃跑视为二维平面上的逃遁行为, 而将鸟群及水生生物群体的逃跑视为三维空间中的逃遁行为。

### 2.1 二维空间集体逃遁

在二维空间的集体逃遁过程中, 没有其他障碍物遮挡视野或占用逃生路线, 可能给动物提供一定的“安全感”。因此, 当发现有危险靠近时, 群体通常不会立刻逃离, 而是当危险程度超出自身承受能力, 或当逃跑起始距离 (即捕食者与猎物之间的临界距离, 低于该距离猎物即开始逃跑) 达到临界点时, 动物群体才会集体选择逃离危险 (Ydenberg et al. 1986, Eason et al. 2006)。影响二维空间群体逃遁的因素主要包括危险的严重程度和动物群体的规模。如当观察者接近蒙古野驴 (*Equus hemionus*) 群时, 使用的交通工具越大, 速度越快, 野驴的逃跑起始距离越长 (毕俊怀等 2008)。在群体规模较小时 (< 5 只), 逃跑的兵蟹 (*Mictyris guinotae*) 通常会避免进入或绕开沙滩上的浅水区域; 而规模较大的兵蟹群体 (> 15 只) 更可能直接涉过浅水区域以应对紧急情况 (Murakami et al. 2014)。然而, 曾治高等 (1998) 报道, 较大的羚牛 (*Budorcas taxicolor*)

群可能分群沿不同方向逃离危险，以便更好地藏匿于密林之中，而当群体较小（ $< 10$  只）时则一般不分群逃跑。其他因素也会对群体逃遁行为产生影响。例如，一些动物因频繁与人类互动而习惯于人类的接近，从而使其逃逸行为发生变化。比如，生活在野生动物园中的马鹿（*Cervus elaphus*）群的逃跑起始距离不受群体数量与性别等因素影响（丛少波等 2017）。

## 2.2 三维空间集体逃遁

三维空间中的集体逃逸主要涉及鸟群和水生生物。与二维空间不同，鸟类和水生生物的运动轨迹不仅限于平面，而是更加复杂多变，空间利用率也更高。因此，尽管三维空间的集体逃逸行为在某些方面与二维平面相似，但也展现出独特的特征。

**2.2.1 鸟群** 在鸟群中，个体面对威胁时的应激反应能够触发邻近同伴产生协调一致的响应，并迅速地在群体中以类似波的形式传播，激发群体逃跑行为（Beauchamp 2012）。有趣的是，当捕食者以中等速度靠近鸟群时，鸟群能够感知到威胁，从而更容易形成“波浪事件”（wave event，鸟群飞行过程中肉眼可见的一个或多个由光学明暗带组成的脉冲），这种行为使得鸟群能够更好地协同飞行，提高其生存几率；然而，当捕食者以高速接近时，鸟群的恐慌反应更可能触发“闪光扩张”（flash expansion，受惊的鸟群突然由中心向四周径向移动），以迅速逃离危险（Procaccini et al. 2011, Storms et al. 2019）。一般而言，群体规模、季节和生境类型等因素对鸟群集体逃遁存在影响。例如，Ardila-Villamizar 等（2022）观察了栖息在哥伦比亚的 15 种不同鸟类群体，发现较大的群体对外界干扰的容忍度越高，逃跑起始距离也更短。此外，Møller 等（2013）报道，在经历寒冷的冬季后，鸟群的能量储备较低，因此它们的逃跑会更加谨慎，以避免不必要的能量消耗；同时，由于生活在城市的鸟群对人类干扰的容忍度更高，它们的逃跑起始距离较生活在乡村的同类更短。与栖息在河流中的群

体相比，湖泊中的绿头鸭（*Anas platyrhynchos*）对接近中的威胁具有更长的逃跑起始距离，这可能是由于绿头鸭在湖泊中视野较为开阔，能够更早地察觉到危险，逃跑起始距离也随之增加（Mayer et al. 2019）。有趣的是，尽管大棕鸫（*Turdus fuscater*）和红领带鸫（*Zonotrichia capensis*）体型差异甚大，但它们在城市区域的逃跑起始距离却并无显著差异，这可能是由于两者面临相似的捕食风险和干扰因素（Ardila-Villamizar et al. 2022）。

**2.2.2 水生生物** 在正常情况下，鱼群中的个体在游动过程中能根据相邻成员的运动调整个体间距及游动角度（Partridge 1982）。在集体逃遁中，个体也倾向于遵守这样的社会规则，如在鲱鱼（*Clupea harengus*）群逃遁时，个体会根据邻近成员的行为调整自身行动，其逃跑路线会尽量与相邻个体一致，避免个体间的碰撞，提高群体逃遁的协调性（Domenici et al. 1997）。群体规模大小对鱼类集体逃遁的影响因物种而异。例如，蓝绿光鳃鱼（*Chromis viridis*）的群体逃遁反应时长与群体规模无关，但较大群体的逃跑起始距离较短（Bacchus et al. 2024）。有趣的是，中等规模（12 ~ 20 尾）的三刺鱼（*Gasterosteus aculeatus*）群在遭遇天敌时，更可能做出从浅水区逃向深水区的决策，这可能是因为相较于较小（2 只）和较大（29 只）的群体而言，中等规模群体内的个体能更有效地传递信息和协调反应（Ward et al. 2019）。与其他物种类似，当捕食者危险程度较高时，鱼群的逃跑反应越强烈，如虎鲸（*Orcinus orca*）的叫声会引起鲱鱼较为激烈的集体逃遁反应（如集体下潜）（Rieucan et al. 2016）。此外，水体介质的物理性质可能影响鱼类的游动速度。较低的水体温度会导致鱼类的肌肉糖原利用不充分，而过高的温度则导致水体溶氧水平降低，也会影响鱼类的有氧代谢，从而降低运动水平和群体凝聚力（Penghan et al. 2014），扰乱鱼群逃遁的一致性（Colchen et al. 2017）。水体的浑浊度也会影响鱼群评估风险的能力，如三刺鱼

群在面对突然出现的鸟类捕食者时, 由于水体浑浊视线受阻, 出现延迟逃跑的现象 (Sohel et al. 2015)。

除了鱼类, 蛙类幼体(蝌蚪)也是研究水生生物集体逃遁行为的主要对象。例如, 有研究发现种群密度高的古巴树蛙 (*Osteopilus septentrionalis*) 蝌蚪即使面对轻微触碰(如观察者用手触碰水面)也不会散开 (Bateman et al. 2015)。这种行为可能与群体内部信息交流的增强、稀释效应以及能量节省策略密切相关。在高密度群体中, 蝌蚪可能通过频繁的接触感知其他个体的反应, 从而增强个体的安全感和群体的稳定性 (Bateman et al. 2015)。此外, 稀释效应可能降低个体被捕食的风险, 使蝌蚪更倾向于在轻微干扰下保持集群, 并节省分散逃跑带来的能量损失 (Krause et al. 2010, Bateman et al. 2015)。尽管很多无脊椎动物(如昆虫、甲壳纲动物等)也在水中集群生活, 但它们的集体逃遁行为尚未报道, 未来应予以关注, 并可与脊椎动物进行比较研究。

### 3 封闭空间的动物集体逃遁行为及影响因素

封闭空间 (enclosed space) 通常是指由通道、洞穴、腔室等结构完全或部分围合起来的空间, 与外部环境存在着物理意义上的隔离。虽然这类环境常有一个或多个出口, 但整体上具有一定的封闭性。目前, 封闭空间条件下的动物集体逃遁行为研究主要包括单出口、双出口、无出口及管道四种情况。相较于开放空间, 封闭空间中的动物更可能产生“窘迫感”以及“无路可逃”的不安全感, 应激状态下的群体行为可能会更加复杂多变, 个体行为对集体逃遁的影响更加显著。

#### 3.1 集体逃遁的“多眼”效应和“快即慢”效应

一般而言, 群体数量的上升可导致群体对于环境的感知能力增强, 能够通过“多眼”效应来获取更多的逃生资源信息 (Lazarus 1979)。

例如, 在能见度为零的烟雾模拟室中, 人群发现出口的概率随着个体数量的增加而增加 (Isobe et al. 2004)。然而, 大多数动物个体在面对危险时, 会表现出一定程度的应激反应。当群体中的个体单纯地依靠求生本能试图更快地远离危险, 或竞争封闭空间中有限的逃跑路径和出口等资源, 就可能造成个体间的踩踏、拥挤和堵塞, 造成所谓的“快即慢”效应 (“faster is slower” effect) (Helbing et al. 2000)。例如, Garcimartín 等 (2014) 报道人群越想要快速逃脱, 反而会导致在出口处拥挤, 逃生时间反而越长 (图 1a); 水池实验中的小鼠个体争相流向出口位置, 导致过多的个体堵塞在出口处, 因而群体逃生时间变长, 撤离效率降低 (Saloma et al. 2015)。在一些极端情况下, 集体逃遁的踩踏和挤压甚至导致一些个体受伤, 而这些受伤的个体又会进一步加重堵塞, 形成恶性循环。加强刺激通常会加剧动物的恐慌程度, 使得“快即慢”效应更为明显。例如, 在烟雾刺激下, 惊慌失措的小鼠群体会更努力地挤向出口, 从而在出口处发生堵塞, 随着刺激水平的增加, 群体成功逃逸所需的时间也随之增加 (Lin et al. 2017)。此外, 个体间的速度差异 (即个体速度不一致的程度) 也是影响群体撤离效率的一个关键因素。降低小鼠个体间的速度标准差, 可以减少个体平均疏散时间, 在一定程度上降低“快即慢”效应 (Oh et al. 2017)。

#### 3.2 单出口下的动物集体逃遁行为及影响因素

**3.2.1 哺乳动物** 单出口下哺乳动物的集体逃遁普遍存在“快即慢”效应。通常, 改变出口位置或宽度等因素能够提高逃生效率。例如, 随着出口宽度的增加, 逃跑的小鼠在出口处形成高密度群体的持续时间变短, 总撤离时间也缩短 (Zhang et al. 2018)。加宽畜棚出口宽度也能有效缩短逃遁羊群通过的时间, 提高撤离效率 (Garcimartín et al. 2015)。值得注意的是, 出口情况与刺激强度等影响集体逃遁的因素可能存在一定的交互作用。例如, Zhang 等 (2017) 报道只有当小鼠群通过狭窄出口 (宽度 2 cm)

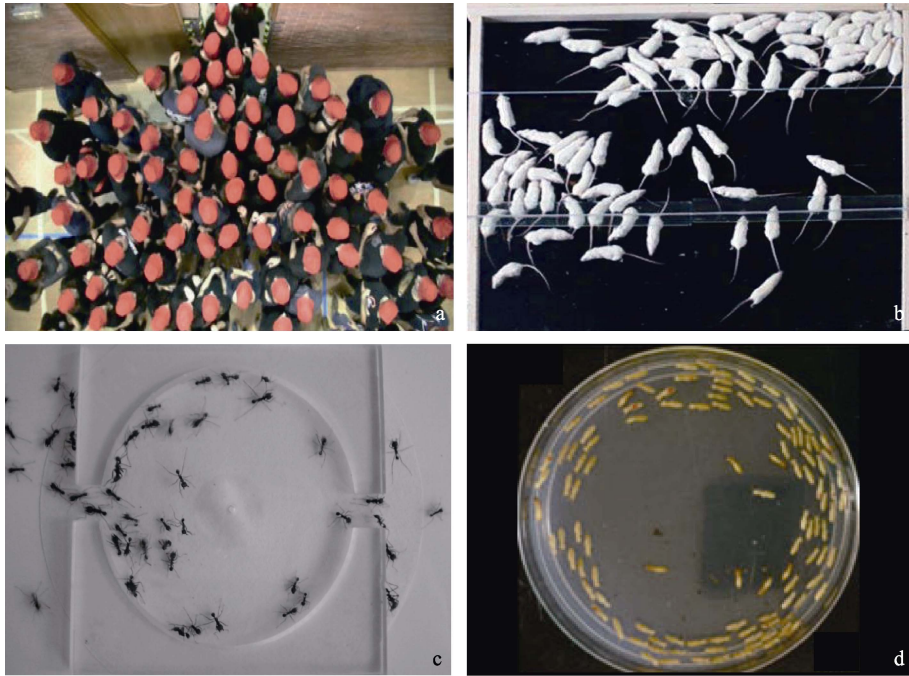


图 1 不同动物类群在密闭空间中的群体逃遁行为

Fig. 1 Collective escape behaviors of different animal groups in confined spaces

a. 人群在出口处出现堵塞, 表现“快即慢”效应 (Garcimartin et al. 2014); b. 利用角落出口逃跑的小鼠 (*Mus musculus*) 群 (Zhang et al. 2019); c. 古巴切叶蚁 (*Atta insularis*) 群在双出口条件下出现“对称性破坏”现象 (Altshuler et al. 2005); d. 台湾乳白蚁 (*Coptotermes formosanus*) 在圆形容器中形成单向的逃遁队列 (Wang et al. 2016a)。

a. Human groups are blocked at the exit, showing a “faster is slower” effect (Garcimartin et al. 2014); b. Escape Mice group using corner exits (Zhang et al. 2019); c. The “symmetry breaking” of Cuban Leaf-cutter Ant colonies under double-exit conditions (Altshuler et al. 2005); d. Termites form unidirectional escape flow in circular containers (Wang et al. 2016a).

时, 疏散时间随刺激水平增加; 而当鼠群通过宽出口 (宽度 4 cm) 时, 疏散时间与刺激水平不再显著相关。此外, 在较低刺激水平下, 小鼠群通过位于侧壁中间的狭窄出口 (可供 2 只小鼠通过) 时的平均流量较大, 而当出口宽度增大时 (可供 4 只小鼠通过), 小鼠群通过位于角落的出口平均流量较大, 逃生效率也较高 (图 1b); 但在高刺激水平下, 不同位置和宽度的出口对小鼠撤离效率的影响减弱 (Zhang et al. 2019)。有趣的是, 与人们的直觉相反, 在出口处设置适当的障碍物可以调整群体中个体的移动方向, 减少出口处存在冲突的个体数量, 从而在一定程度上有利于群体的逃生。例如, Zhao 等 (2020) 研究了存在单一柱状、双柱状、

横向板状障碍及无障碍的四种情况下逃跑人群的撤离时间, 结果表明双柱状和横向板状能够对人群进行分流, 缩短人均及群体撤离时间。但这一效应也可能受到障碍物布局的影响, 如使用棒状障碍物在距离出口 4 cm 处对小鼠群体进行分流, 撤离时间相较于无障碍物情况下可减少 36%, 在出口处发生堵塞的可能性也随之降低; 然而, 当障碍物设置在距离出口 4 ~ 10 cm 处时, 小鼠群体撤离时间较无障碍情况反而增加了 26% (Lin et al. 2017)。

**3.2.2 节肢动物** 与哺乳动物类似, 节肢动物群体的集体逃遁也存在“快即慢”效应。例如, Soria 等 (2012) 发现, 缪斯弓背蚁 (*Camponotus mus*) 群的逃生速度随着驱避剂浓度的升高而

加快；当驱避剂浓度超过 75% 时，蚁群会出现“快即慢”效应，导致群体逃生时长增加。然而，也有研究表明，节肢动物会采取一些行为策略来缓解出口处的拥挤程度。与哺乳动物相比，节肢动物个体微小，即使身体发生一定程度地压缩也不会受伤。因此，个体能够通过相互挤压甚至堆叠的方式以较高的密度通过出口。如 Sobhani 等（2014）发现当潮虫（woodlouse）群体密度较低时（ $< 2.5$  只/cm<sup>2</sup>），强光刺激下逃跑的潮虫会从出口有序通过，个体无相互推搡的行为；然而，随着密度持续增加（ $> 2.5$  只/cm<sup>2</sup>），潮虫个体会通过互相挤压和改变身位等方式，使出口处的流量加倍，提高群体逃生的效率。此外，一些节肢动物会主动避免在出口处形成高密度拥挤。如台湾乳白蚁（*Coptotermes formosanus*）工蚁在单出口容器逃生过程中会分散在容器的边缘，列队逃遁以寻找出口，避免在出口附近形成明显的堵塞（张健龙等 2022）。与哺乳动物类似，出口位置也能影响节肢动物群体的逃生效率。当出口位于角落时，阿根廷蚁（*Linepithema humile*）群可以直接从出口跑出，而不会在转角处发生激烈碰撞（蚂蚁与壁的碰撞及转向导致的个体间碰撞）；与从位于侧壁中间的出口撤离相比，蚁群的平均撤离时长可缩短 58%（Shiwakoti et al. 2011）。类似现象也在台湾乳白蚁中被观察到（张健龙等 2022）。此外，在出口设置适当的障碍物也可以促进节肢动物群体的逃跑效率。例如，与无障碍情况相比，在出口附近设置的障碍物能增加阿根廷蚁通过出口的逃跑速度，有效缩短疏散时间（Shiwakoti et al. 2013）。

**3.2.3 鱼类** 在游动过程中，鱼类更倾向于根据相邻成员的运动方向及速度来调整自身的运动行为（Schaerf et al. 2017）。这种行为有助于减小个体间的摩擦，从而保持群体运动的一致性，从而提高群体的适应性和生存能力。例如霓虹脂鲤（*Paracheirodon innesi*）鱼群在撤离封闭空间时，当出口宽度大于 1.5 cm 时，通过出口的个体始终与相邻个体保持一定的距离，

因此在出口处不容易形成堵塞，只有当出口宽度降至 1.5 cm 以下时，出口处的鱼群密度才会显著增加并引起堵塞（Larrieu et al. 2023）。

### 3.3 双出口下的动物集体逃遁行为及影响因素

**3.3.1 哺乳动物** 在恐慌状态下，当动物逃离有两个对称出口的密闭空间时，群体中的个体可能表现出明显的从众倾向，导致其中一个出口流量过饱和而发生拥挤，而另一个出口则未被充分利用，即为“对称性破坏”现象（“symmetry breaking” phenomenon）（Helbing et al. 2000）。如 Saloma 等（2015）报道溺水实验中的小鼠群更偏向于选择左边的出口进行逃生，未能充分利用两个出口。然而，人类的自我意识更为强烈，危机情况下可能会对群体中的其他个体产生“不信任感”，更倾向于通过自我思考或凭借直觉去寻找最适合逃生的出口，而不是盲目从众（Haghani et al. 2019）。例如，Chen 等（2020）发现，人们可能不会选择距离最近的楼梯撤离危险，而是选择更远但比较熟悉或经常使用的楼梯逃生。此外，人类倾向于根据出口排队长度、排队速度等因素综合判断，选择最节省时间的逃生路线（Bode et al. 2015）。例如，两个出口处均未出现拥挤时，人们往往会选择离自己最近的出口，而当距离最近的出口过于拥挤甚至堵塞时，人们也会选择距离较远但人群密度较小的出口，从而避免长时间等待（Fang et al. 2010）。

**3.3.2 昆虫** 昆虫也存在“对称性破坏”现象。如 Altshuler 等（2005）报道，在无驱避剂情况下，古巴切叶蚁（*Atta insularis*）选择两个对称出口离开的概率大致相同；而受到驱避剂刺激的个体更倾向于使用其中一个出口（图 1c）。两个出口的相对位置也会影响群体逃生的效率。如两个出口的间距越大，日本弓背蚁（*C. japonicus*）群的逃生效率越高；当出口位于容器两端（间隔 6 cm）时日本弓背蚁的撤离效率达到最大（Wang et al. 2016b）。此外，两个出口的宽度不同，群体撤离的效率也可能有所不同。如当蚂蚁通过两个宽度不同的出口逃生时，

从每个出口逃离的个体数与其宽度成正比 (Ji et al. 2018)。有趣的是, 一些蚂蚁主要通过信息素分享位置信息。此时, 蚂蚁数量与信息素浓度可能对“对称性破坏”造成干扰。如当入侵红火蚁 (*Solenopsis invicta*) 的个体数量较少时, 信息素浓度水平较低, 便于个体识别位置, 因此偏向于使用一个出口逃生的破坏现象仍然存在; 但随着蚂蚁数量的增加 (> 40 只), 信息素浓度随之上升, “对称性破坏”现象则呈现出减弱的趋势 (Li et al. 2014)。

### 3.4 管道和无出口容器中的动物集体逃遁行为

白蚁是一种喜好生活在黑暗潮湿环境的昆虫, 它们会在地下建造泥管式或泥被式的通道, 与外部环境相隔绝。由于白蚁的视觉功能已极度退化, 因此表现出一些特殊的群体行为以逃离危险。如当泥管被破坏后, 黑翅土白蚁 (*Odontotermes formosanus*) 的逃遁过程可划分为三个阶段: 短暂的起始 (在泥管裂口附近徘徊) 和个体逃逸 (单个白蚁向下移动) 阶段, 以及持续时间较长的单向逃逸阶段 (成群白蚁集体形成队列向下移动) (Xiong et al. 2018)。在没有出口的情况下, 受惊的台湾乳白蚁会迅速移动到容器的边缘, 并沿着容器的侧壁列队移动, 形成首尾相接的逃逸流 (escaping flow)。这种逃逸流往往可以持续较长时间, 为细致观察白蚁的逃遁行为和个体间相互作用提供了机会。有趣的是, 几乎所有台湾乳白蚁工蚁都顺着逃逸流中的方向运动, 而兵蚁更可能在逃逸流中逆向移动或在逃逸流外围活动 (图 1d), 这可能与不同白蚁品级的生物学功能有关 (在群体逃遁中, 兵蚁主要起到警戒和保卫的作用) (Wang et al. 2016a)。

## 4 总结与展望

集体逃遁行为是动物群体在长期进化过程中形成的一种应对危险的反应机制, 不仅提高了个体的生存几率, 也对种群的生存和繁衍有重要意义。不同动物类群的群体逃遁行为存在一些差异, 这可能与动物的生存环境、生理特

征和进化历史有关。如鸟类和鱼类的群体逃遁行为常发生在开阔空间, 群体在逃遁的过程中有较大的自由度, 此时个体的一致性和协调性是影响逃遁行为的关键因素。相较而言, 哺乳动物的群体逃遁行为往往局限于二维空间和封闭空间。在逃遁过程中, 个体间的堆叠和挤压可能会导致伤害。此外, 哺乳动物在逃遁时表现出的恐惧、焦虑等情绪, 可能增加群体逃生的不确定性, 降低撤离的效率 (Blanchard et al. 1989, Davis et al. 2010)。虽然昆虫的生理结构相对简单, 但它们的逃遁策略和效率往往并不逊色于高等脊椎动物。例如, 一些真社会性昆虫有巨大的群体数量和组织严密的社会结构, 常在管道和巢穴等封闭空间中活动, 可能已经进化出了行之有效的策略以应对堵塞等群体逃遁过程中常出现的问题。此外, 昆虫体型较小, 攀爬能力强, 具有坚实的外骨骼, 可能比哺乳动物更能够承受逃遁过程中的高密度堆叠和相互挤压。尽管近年来越来越多的研究关注不同动物类群的集体逃遁行为, 但仍有许多不解之谜。未来, 可从以下三个方面深入开展研究。

(1) 阐明集体逃遁行为的认知和神经机制: 除了本能行为以外, 学习和认知可能提高动物的撤离效率。目前, 这方面的研究主要集中于少数哺乳动物。例如, 人类能够根据过往经验选择熟悉的逃生出口 (Haghani et al. 2017, Chen et al. 2020)。Saloma 等 (2015) 也报道, 经过训练的小鼠能更好地识别逃生路线和出口, 在疏散过程中出现自组织排队现象, 从而提高逃生效率, 且这种排队行为的记忆可持续 6 周之久。大量的研究表明, 包括昆虫在内的其他生物也具有复杂的认知和学习能力 (Matsumoto et al. 2000, Giurfa 2007, Guerrieri et al. 2010, Wen et al. 2024), 可能影响群体逃遁的决策和行为, 未来值得进一步深入研究。动物逃遁行为的神经机制也是非常前沿的研究领域, 目前仅有少数几项研究关注了与个体逃跑行为相关的神经回路 (Xu et al. 2021, Wu et al. 2023)。例如, Xu 等 (2021) 将幼年斑马

鱼 (*Danio rerio*) 的防御性逃跑反应区分为“逃”和“跑”两个阶段，并鉴定了控制“逃”“跑”序列运动行为产生的神经环路。在群体水平上，值得进一步研究哪些神经回路介导了逃遁个体间的相互作用（竞争与协同）。

(2) 通过虚拟仿真技术和深度学习进一步探索动物集体逃遁的特点：研究真实动物群体的逃遁行为，可能对动物造成一定伤害，因此存在伦理问题。群体虚拟仿真技术是一种利用计算机图形技术和仿真软件模拟现实世界现象和行为的方法(王瑾等 2019)。Reynolds(1987)提出了一种简单的鸟类群体模型，该模型能够在无碰撞的情况下实现群体聚集。然而，由于当时的硬件限制，模型未能包含群体运动过程中的其他变量。随着技术的不断更新，研究者们设计了更为复杂的动物群体逃遁实验，为仿真虚拟模型提供了大量实验数据，如虚拟鸟群为了避免碰撞，会根据邻近个体的行为调整飞行速度，并在面临捕食者威胁时迅速聚集以避免危险 (Motsch et al. 2011, Hoetzlein 2024)。使用此类仿真模型进行实验可减少现实中动物实验的风险性和不确定性，避免自主意识带来的偏差。但动物集体逃遁过程中仍存在许多无法量化的因素，更涉及多个学科的交叉融合，例如心理学、认知学和社会学等。随着近年来深度学习技术的快速发展，预计能更好地识别和模拟动物群体逃遁过程中存在的模式和特点，解析影响撤离效率的环境和生物因素，为深入理解集体逃遁的物理机制提供新的机遇。

(3) 进一步开展仿生学研究，造福人类社会：研究一些动物高效的集体逃遁行为可能提高人群的撤离效率。例如，杨欣亚等 (2023) 基于白蚁沿容器边缘逃遁的行为，发明了一种低可见度条件下的疏散逃生装置，人群能够在低可见度情况下（如室内浓烟弥漫）依靠触觉沿墙壁形成单向、分散的逃跑队列，避免碰撞和堵塞。此外，动物群体行为的智能算法有助于解决无人机群在面对外界侵扰时自主避险的问题。例如，于月平等 (2020) 基于鸟群逃遁

行为研发了仿生智能算法，使得受到游隼 (*Falco peregrinus*) 干扰的无人机能够迅速传递危险信息，并带领其他无人机快速转向，提高机群的灵活性。Berlinger 等 (2021) 研发了基于鱼群智能算法的水下微型机器人。当部分机器人发现危险信号后，能够迅速切换至“警报”状态，并以 LED 闪烁信号召集其他个体，触发群体应激反应。甚至 Rubenstein 等 (2014) 设计的可编程集群机器人可以仅使用局部信息进行协作（只能与附近直径约为其三倍的成员交流信息），一定程度上模拟了现实情况下个体在群体中获取信息的方式。相信在不远的未来，动物群体逃遁行为的研究将进一步启发和指导群体智能算法的发展，增强无人机群的避险能力和系统的稳定性，设计出更具有自适应能力的无人机集群。

## 参 考 文 献

- Altshuler E, Ramos O, Núñez Y, et al. 2005. Symmetry breaking in escaping ants. *The American Naturalist*, 166(6): 643–649.
- Ardila-Villamizar M, Alarcón-Nieto G, Maldonado-Chaparro A A. 2022. Fear in urban landscapes: conspecific flock size drives escape decisions in tropical birds. *Royal Society Open Science*, 9(11): 221344.
- Bacchus M D, Domenici P, Killen S S, et al. 2024. Kinematic performance declines as group size increases during escape responses in a schooling coral reef fish. *Frontiers in Fish Science*, 1: 1294259.
- Bateman P W, Fleming P A. 2015. Body size and group size of Cuban tree frog (*Osteopilus septentrionalis*) tadpoles influence their escape behaviour. *Acta Ethologica*, 18(2): 161–166.
- Beauchamp G. 2012. Flock size and density influence speed of escape waves in semipalmated sandpipers. *Animal Behaviour*, 83(4): 1125–1129.
- Berlinger F, Gauci M, Nagpal R. 2021. Implicit coordination for 3D underwater collective behaviors in a fish-inspired robot swarm. *Science Robotics*, 6(50): eabd8668.
- Blanchard R J, Blanchard D C. 1989. Antipredator defensive behaviors in a visible burrow system. *Journal of Comparative*

- Psychology, 103(1): 70–82.
- Bode N W F, Kemloh Wagoum A U, Codling E A. 2015. Information use by humans during dynamic route choice in virtual crowd evacuations. *Royal Society Open Science*, 2(1): 140410.
- Boyko A R, Gibson R M, Lucas J R, et al. 2004. How predation risk affects the temporal dynamics of avian leks: greater sage grouse versus golden eagles. *The American Naturalist*, 163(1): 154–165.
- Chen A, He J, Liang M, et al. 2020. Crowd response considering herd effect and exit familiarity under emergent occasions: a case study of an evacuation drill experiment. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 556: 124654.
- Colchen T, Teletchea F, Fontaine P, et al. 2017. Temperature modifies activity, inter-individual relationships and group structure in a fish. *Current Zoology*, 63(2): 175–183.
- Couzin I D, Krause J. 2003. Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32(1): 1–75.
- Couzin I D, Krause J, Franks N R, et al. 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature*, 433(7025): 513–516.
- Creel S, Creel N M. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 50(5): 1325–1339.
- Davis M, Walker D L, Miles L, et al. 2010. Phasic vs sustained fear in rats and humans: role of the extended amygdala in fear vs anxiety. *Neuropsychopharmacology*, 35(1): 105–135.
- Domenici P, Batty R S. 1997. Escape behaviour of solitary herring (*Clupea harengus*) and comparisons with schooling individuals. *Marine Biology*, 128(1): 29–38.
- Eason P K, Sherman P T, Rankin O, et al. 2006. Factors affecting flight initiation distance in American robins. *Journal of Wildlife Management*, 70(6): 1796–1800.
- Fang Z, Song W, Zhang J, et al. 2010. Experiment and modeling of exit-selecting behaviors during a building evacuation. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 389(4): 815–824.
- Fischer J, Lindenmayer D B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 16(3): 265–280.
- Franks N R, Deneubourg J L. 1997. Self-organizing nest construction in ants: individual worker behaviour and the nest's dynamics. *Animal Behaviour*, 54(4): 779–796.
- Garcimartín A, Pastor J M, Ferrer L M, et al. 2015. Flow and clogging of a sheep herd passing through a bottleneck. *Physical Review E*, 91(2): 022808.
- Garcimartín A, Zuriguel I, Pastor J M, et al. 2014. Experimental evidence of the “faster is slower” effect. *Transportation Research Procedia*, 2: 760–767.
- Giurfa M. 2007. Behavioral and neural analysis of associative learning in the honeybee: a taste from the magic well. *Journal of Comparative Physiology A*, 193(8): 801–824.
- Guerrieri F J, D’Ettorre P. 2010. Associative learning in ants: Conditioning of the *maxilla-labium* extension response in *Camponotus aethiops*. *Journal of Insect Physiology*, 56(1): 88–92.
- Haghani M, Sarvi M. 2017. Following the crowd or avoiding it? Empirical investigation of imitative behaviour in emergency escape of human crowds. *Animal Behaviour*, 124: 47–56.
- Haghani M, Sarvi M. 2019. ‘Herding’ in direction choice-making during collective escape of crowds: How likely is it and what moderates it? *Safety Science*, 115: 362–375.
- Helbing D, Farkas I, Vicsek T. 2000. Simulating dynamical features of escape panic. *Nature*, 407(6803): 487–490.
- Herbert-Read J E, Krause S, Morrell L J, et al. 2013. The role of individuality in collective group movement. *Proceedings of the Royal Society B*, 280(1752): 20122564.
- Hoetzlein R C. 2024. Flock2: A model for orientation-based social flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 593: 111880.
- Isobe M, Helbing D, Nagatani T. 2004. Experiment, theory, and simulation of the evacuation of a room without visibility. *Physical Review E*, 69(6): 066132.
- Jakob E M. 2004. Individual decisions and group dynamics: why pholcid spiders join and leave groups. *Animal Behaviour*, 68(1): 9–20.
- Ji Q, Xin C, Tang S X, et al. 2018. Symmetry associated with symmetry break: revisiting ants and humans escaping from multiple-exit rooms. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 492: 941–947.
- Krause J, Ruxton G. 2010. Important topics in group living. *Social*

- Behaviour: Genes, Ecology and Evolution, 203–225.
- Larrieu R, Moreau P, Graff C, et al. 2023. Fish evacuate smoothly respecting a social bubble. *Scientific Reports*, 13(1): 10414.
- Lazarus J. 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive quelea. *Animal Behaviour*, 27: 855–865.
- Li G, Huan D, Roehner B, et al. 2014. Symmetry breaking on density in escaping ants: experiment and alarm pheromone model. *PLoS One*, 9(12): e114517.
- Lin P, Ma J, Liu T Y, et al. 2017. An experimental study of the impact of an obstacle on the escape efficiency by using mice under high competition. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 482: 228–242.
- Matsumoto Y, Mizunami M. 2000. Olfactory learning in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Experimental Biology*, 203(17): 2581–2588.
- Mayer M, Natusch D, Frank S. 2019. Water body type and group size affect the flight initiation distance of European waterbirds. *PLoS One*, 14(7): e0219845.
- Møller A P, Grim T, Ibáñez-Álamo J D, et al. 2013. Change in flight initiation distance between urban and rural habitats following a cold winter. *Behavioral Ecology*, 24(5): 1211–1217.
- Motsch S, Tadmor E. 2011. A new model for self-organized dynamics and its flocking behavior. *Journal of Statistical Physics*, 144(5): 923–947.
- Murakami H, Tomaru T, Nishiyama Y, et al. 2014. Emergent runaway into an avoidance area in a swarm of soldier crabs. *PLoS One*, 9(5): e97870.
- Oh H, Park J. 2017. Main factor causing “faster-is-slower” phenomenon during evacuation: rodent experiment and simulation. *Scientific Reports*, 7: 13724.
- Partridge B L. 1982. The structure and function of fish schools. *Scientific American*, 246(6): 114–123.
- Pays O, Fortin D, Gassani J, et al. 2012. Group dynamics and landscape features constrain the exploration of herds in fusion-fission societies: the case of European roe deer. *PLoS One*, 7(3): e34678.
- Penghan L Y, Cao Z D, Fu S J. 2014. Effect of temperature and dissolved oxygen on swimming performance in crucian carp. *Aquatic Biology*, 21(1): 57–65.
- Procaccini A, Orlandi A, Cavagna A, et al. 2011. Propagating waves in starling, *Sturnus vulgaris*, flocks under predation. *Animal Behaviour*, 82(4): 759–765.
- Qian C Y, Wen C, Guo X L, et al. 2024. Gregariousness in lepidopteran larvae. *Insect Science*, 31(5): 1353–1364.
- Ramos A, Petit O, Longour P, et al. 2015. Collective decision making during group movements in European bison, *Bison bonasus*. *Animal Behaviour*, 109: 149–160.
- Reynolds C W. 1987. Flocks, herds and schools: a distributed behavioral model // *Proceedings of the 14th Annual Conference on Computer Graphics and Interactive Techniques*. New York: Association for Computing Machinery, 25–34.
- Rieucou G, Sivle L D, Olav Handegard N. 2016. Herring perform stronger collective evasive reactions when previously exposed to killer whales calls. *Behavioral Ecology*, 27(2): 538–544.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51(5): 1077–1086.
- Rubenstein M, Cornejo A, Nagpal R. 2014. Programmable self-assembly in a thousand-robot swarm. *Science*, 345(6198): 795–799.
- Saloma C, Perez G J, Gavile C A, et al. 2015. Prior individual training and self-organized queuing during group emergency escape of mice from water pool. *PLoS One*, 10(2): e0118508.
- Schaerf T M, Dillingham P W, Ward A J W. 2017. The effects of external cues on individual and collective behavior of shoaling fish. *Science Advances*, 3(6): e1603201.
- Shiwakoti N, Sarvi M, Rose G, et al. 2011. Animal dynamics based approach for modeling pedestrian crowd egress under panic conditions. *Transportation Research Part B: Methodological*, 45(9): 1433–1449.
- Shiwakoti N, Sarvi M. 2013. Enhancing the panic escape of crowd through architectural design. *Transportation Research Part C: Emerging Technologies*, 37: 260–267.
- Sobhani A, Sarvi M, Duives D, et al. 2014. Exploring the relationship of exit flow and jam density in panic scenarios using animal dynamics. *Transportation Research Procedia*, 2: 745–751.
- Sohel S, Lindström K. 2015. Algal turbidity reduces risk assessment ability of the three-spined stickleback. *Ethology*, 121(6):

- 548–555.
- Soria S A, Josens R, Parisi D R. 2012. Experimental evidence of the “Faster is Slower” effect in the evacuation of ants. *Safety Science*, 50(7): 1584–1588.
- Storms R F, Carere C, Zoratto F, et al. 2019. Complex patterns of collective escape in starling flocks under predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1): 10.
- Sumpter D J T. 2006. The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 361(1465): 5–22.
- Thompson D B A, Lendrem D W. 1985. Gulls and plovers: host vigilance, kleptoparasite success and a model of kleptoparasite detection. *Animal Behaviour*, 33(4): 1318–1324.
- Wang C, Henderson G, Gautam B K, et al. 2016a. Panic escape polyethism in worker and soldier *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Science*, 23(2): 305–312.
- Wang S, Cao S, Wang Q, et al. 2016b. Effect of exit locations on ants escaping a two-exit room stressed with repellent. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 457: 239–254.
- Ward A J W, Webster M M. 2019. Mid-sized groups perform best in a collective decision task in sticklebacks. *Biology Letters*, 15(10): 20190335.
- Wen C, Lu Y, Solvi C, et al. 2024. Does bumblebee preference of continuous over interrupted strings in string-pulling tasks indicate means-end comprehension? *eLife*, 13: RP97018.
- Wright D, Ward A W, Croft D P, et al. 2006. Social organization, grouping, and domestication in fish. *Zebrafish*, 3(2): 141–155.
- Wu K, Wang D, Wang Y, et al. 2023. Distinct circuits in anterior cingulate cortex encode safety assessment and mediate flexibility of fear reactions. *Neuron*, 111(22): 3650–3667.
- Xiong H P, Chen X, Wen Y Z, et al. 2018. Escaping and repairing behaviors of the termite *Odontotermes formosanus* (Blattodea: Termitidae) in response to disturbance. *PeerJ*, 6: e4513.
- Xu L, Guan N, Huang C X, et al. 2021. A neuronal circuit that generates the temporal motor sequence for the defensive response in zebrafish larvae. *Current Biology*, 31(15): 3343–3357.
- Ydenberg R C, Dill L M. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press, 16: 229–249.
- Zhang T, Huang S S, Zhang X L, et al. 2019. Effect of exit location on flow of mice under emergency condition. *Chinese Physics B*, 28(1): 010505.
- Zhang T, Zhang X, Huang S, et al. 2018. Collective behavior of mice passing through an exit under panic. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 496: 233–242.
- Zhang Y C, Ma J, Si Y L, et al. 2017. Required width of exit to avoid the faster-is-slower effect in highly competitive evacuation. *Chinese Physics B*, 26(8): 084504.
- Zhao Y, Lu T, Fu L, et al. 2020. Experimental verification of escape efficiency enhancement by the presence of obstacles. *Safety Science*, 122: 104517.
- 毕俊怀, 胡德夫, 丁英, 等. 2008. 蒙古野驴的警戒防御行为. *兽类学报*, 28(1): 28–32.
- 陈娜. 2022. 特大城市人群集聚踩踏事件的智慧应急管理研究——以韩国首尔梨泰院踩踏事故为例. *中国应急管理科学*, (12): 87–97.
- 从少波, 梁涛, 肖丽蓉, 等. 2017. 新疆天山野生动物园自由散放马鹿 (*Cervus elaphus*) 的逃跑起始距离. *野生动物学报*, 38(4): 556–560.
- 刘小峰, 陈果, 刘宇, 等. 2023. 动物集群行为的机制和应用. *科学通报*, 68(23): 3063–3076.
- 马志军. 2009. 鸟类迁徙的研究方法和研究进展. *生物学通报*, 44(3): 5–9.
- 王瑾, 刘婷婷, 刘箴, 等. 2019. 动物群体逃生行为实验和群体虚拟仿真研究综述. *计算机辅助设计与图形学学报*, 31(2): 218–228.
- 颜向农, 肖国清, 李思慧. 2011. 火灾疏散中羊群效应的理论探析与模拟研究. *中国安全生产科学技术*, 7(4): 46–51.
- 杨欣亚, 王偲, 朱婷, 等. 2023. 一种低可见度下的仿生室内逃生指引装置. CN 219997816 U. 2023.11.10.
- 于月平, 段海滨, 范彦铭, 等. 2020. 仿欧椋鸟大规模超机动行为的无人机集群转弯控制. *机器人*, 42(4): 385–393.
- 曾治高, 宋延龄. 1998. 羚牛防御行为的观察. *兽类学报*, 18(1): 8–14.
- 张健龙, 靳正雅, 温秀军, 等. 2022. 容器形状和出口位置对台湾乳白蚁逃遁行为的影响 (英文). *昆虫学报*, 65(9): 1153–1165.