

动物个体等级排名算法

刘梦嘉 夏灿玮*

生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生命科学院 北京 100875

摘要: 等级是指个体的地位具有一定顺序的现象, 反映着动物种群的社会结构, 在动物的生存、繁殖及种群调节中具有重要意义。动物种群的等级结构包括线性与非线性两种情况。Landau (1951) 提出的线性指数 h (Landau's h) 可用于量化种群等级结构的线性程度, de Vries (1995) 又对该指数的计算方法进行了优化。个体间的等级差异影响自然选择和性选择的作用强度。然而在多数动物中, 个体等级在表型上的体现并不明显, 需要根据观测数据, 使用动物个体等级排名算法计算以确定。动物个体等级排名算法包括基于获胜概率排名的算法, 基于获胜频率和对手实力的 Clutton-Brock et al.'s index、David's score 算法、基于获胜次数的 I & SI、Elo-rating、Randomized Elo-rating 算法和基于图论的 ADAGIO 算法。本文介绍了这些算法的计算过程, 对各自的优缺点进行了点评, 并基于实际数据比较了不同算法给出的排名结果, 最后对实际应用中算法的选择给出了建议。此外, 本文还简要介绍了其他领域中排名算法的特点, 以期为算法的引入提供借鉴。

关键词: 等级结构; 争斗; 动物行为; 排名; 算法

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2025) 01-123-13

Animal Dominance Ranking Algorithms

LIU Meng-Jia XIA Can-Wei*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity and Ecological Engineering, College of Life Sciences,

Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: Dominance hierarchy refers to the phenomenon that the status of each individual in the animal population has a certain order, which not only reflects the social structure of the animal population, but also plays an important role in survival, reproduction and population regulation. The hierarchical structure of animal populations includes both linear and nonlinear cases. The linearity index h (Landau's h) proposed by Landau (1951) can be used to quantify the degree of linearity of hierarchical structure, and the calculation method of this index was improved by de Vries (1995). Rank differences between individuals affect the strength of natural selection and sexual selection. However, in most animals, individual rank is not obvious in phenotype, which needs to be calculated using the dominance ranking algorithm based on observational data.

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32170491);

* 通讯作者, E-mail: xiacanwei@bnu.edu.cn;

第一作者介绍 刘梦嘉, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物行为学; E-mail: 202321200073@mail.bnu.edu.cn.

收稿日期: 2024-04-03, 修回日期: 2024-10-07 DOI: 10.13859/j.cjz.202524071 CSTR: 32109.14.cjz.24071

Existing dominance ranking algorithms include algorithms based on the win probability, win frequency and opponent strength (such as Clutton-Brock et al.'s index, David's score), the number of wins (such as I & SI, Elo-rating, Randomized Elo-rating), and methods based on Graph Theory i.e., ADAGIO. Based on the field data, we discussed the correlation between these algorithms, and found that ADAGIO, Randomized Elo-rating, I & SI, and David's score were relatively similar (Fig. 3). The ranking results obtained by Elo-rating and Clutton-Brock et al.'s index are similar, but there are great differences between algorithms based on the win probability and other algorithms (Fig. 4). According to the characteristics of these algorithms and the relationship between algorithms, the recommended algorithm selection in different cases is summarized, so that researchers can choose the appropriate algorithm according to the practical situation. In addition, we briefly introduced the characteristics of ranking algorithms in other fields, to provide a reference for the introduction of new algorithms in animal behavior research.

Key words: Hierarchical structure; Fight; Animal behavior; Ranking; Algorithm

等级是指个体的地位具有一定顺序的现象 (Drews 1993), 这种现象广泛存在于昆虫 (Choe 1994)、鱼类 (Polačik et al. 2009)、爬行动物 (Bush et al. 2016)、鸟类 (Devost et al. 2016) 和哺乳动物 (Majolo et al. 2012)。在动物种群中, 等级的存在使得种群中地位较高的个体在食物资源获取、栖息场所利用及配偶选择中具有优先权, 是一种重要的内源性种群密度调节机制 (Wyune-Edwards 1962)。相对稳定的等级可以避免种群中过度的攻击行为和能量消耗, 有利于种群的保存和延续 (Drews 1993)。等级还是动物社群行为的基础, 例如在中华蜜蜂 (*Apis cerana*) 社群中, 蜂王的等级最高, 占据支配地位, 专职产卵, 工蜂的等级较蜂王低, 处于从属地位, 负责饲养幼蜂、采集食物和保卫蜂巢 (Radloff et al. 2010)。个体的等级受到自然选择及性选择的作用, 影响群体的演化 (Lamichhaney et al. 2016), 因此探究等级与表型的关联是行为学研究的热点, 例如鸟类羽毛颜色、斑块大小等表型特征与等级的关联就受到广泛关注 (Senar et al. 1998, Sánchez-Tójar et al. 2018a, Beltrão et al. 2021), 基于观测数据, 构建动物个体的等级则是上述研究的基础。在真社会性生物中, 不同等级的个体在表型上通常存在明显的差异 (Wilson 2008)。而其他多数动物的等级在表型上的

体现并不是一目了然的, 需要通过观测个体的行为, 使用动物个体等级排名算法计算以确定。

然而, 对动物的个体进行等级排名存在一些难点。个体间的等级关系往往不是线性的, 常存在金字塔形 (存在等级相同的个体) 与环形 (如个体 a 的等级比 b 高, b 的等级比 c 高, 而 c 的等级比 a 高) 的非线性情况 (Landau 1951)。对于这种非线性的情况, 如何以线性形式尽可能真实地反映个体间的等级, 是动物等级排名算法必须解决的问题。其次, 受限于人力、物力条件, 在实际研究中常常难以观测到个体间所有争斗行为, 数据的缺失会对排名的准确程度造成影响 (David 1988, Schmid et al. 2013)。最后, 种群中个体的出生、死亡、迁入、迁出及个体的不同发育阶段会导致个体间的等级随时间发生改变, 如何量化等级的动态变化也是一个重要的问题 (Cheney et al. 2004, Haunhorst et al. 2017)。基于上述难点, 有多种动物个体等级的排名算法被提出, 这些方法通过降低逆序对、进行先验估计和随时间更新排名, 以期解决非线性关系、观测不完善、排名动态的变化。本文将对这些算法的提出和发展进行梳理, 并基于野外观测的数据探讨排名算法之间的关联, 以期为动物个体间等级的衡量提供方法上的支撑。

1 等级结构与线性指数

个体间等级形成的基础是个体间的支配-从属关系，这种关系通常由个体间争斗的结果决定 (Drews 1993)。等级结构由所有个体的等级汇总形成，包括线性与非线性两种情况 (Landau 1951)。线性的等级结构是指种群中所有个体都可以按等级由高到低从第一名到最后一名排名，任意两个个体的等级都是可比较的，且比较结果可传递；非线性的等级结构则包括金字塔形 (有些个体的等级相同) 与环形 (比较结果不可传递) 两种情况 (图 1)。

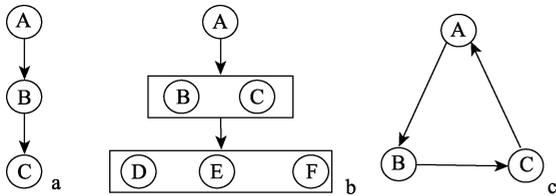


图 1 个体间的等级拓扑结构图

Fig. 1 Dominance structure

a. 线性等级; b. “金字塔形”非线性等级; c. “环形”非线性等级。
a. Linear dominance structure; b. “Pyramid” nonlinear dominance structure; c. “Cycle” nonlinear dominance structure.

当等级结构是线性的或近似线性的，对个体按等级由高到低进行线性排名才是有意义的。因此，在对个体进行等级排名前，需要先评估等级结构的线性程度。Landau (1951) 提出的线性指数 h (Landau's h) 通过计算种群的实际情况相较于完全非线性偏离的程度，量化等级结构的线性程度。de Vries (1995) 在此基础上额外考虑了数据缺失 (部分个体之间未观测到争斗) 和战绩持平 (在争斗中彼此战胜对方的次数相等) 两种情况，优化了该指数的计算方式。

1.1 线性指数 h

在个体数为 n 的种群中，对于两个不同的个体 i 和 j ，如果 i 战胜 j 的次数多于 j 战胜 i 的次数，则称“ i 支配 j ”。使用矩阵 S 表示个体间的支配-从属关系，矩阵中的每个元素 S_{ij}

取值为 1 或 0，对应 i 支配 j 或 j 支配 i ，即

$$S_{ij} = \begin{cases} 1, & i \text{ 支配 } j \\ 0, & j \text{ 支配 } i \end{cases} \quad (1)$$

矩阵 S 的对角线元素 (S_{ii}) 定义为 0。定义向量 $V = (v_1, v_2, \dots, v_n)$ ，向量 V 的每个分量表示矩阵 S 每一行的和，即

$$v_i = \sum_{j=1}^n S_{ij} \quad (2)$$

因此， v_i 就表示受个体 i 支配的个体数量。在个体数为 n 的种群中，共存在 $n(n-1)/2$ 对支配-从属关系，因此向量 V 的所有分量之和为

$$\sum_{i=1}^n v_i = n(n-1)/2, \text{ 向量 } V \text{ 的所有分量 } v_1,$$

v_2, \dots, v_n 的均值为 $(n-1)/2$ 。在具有线性等级结构的种群中，所有个体都能以“个体 1 支配个体 2，个体 2 支配个体 3，...，个体 $n-1$ 支配个体 n ”的形式进行等级排名，此时

$$V = (n-1, n-2, \dots, 0) \quad (3)$$

在等级结构完全非线性 (即所有个体支配的个体数相同) 的种群中，向量 V 的所有分量 v_1, v_2, \dots, v_n 应当相等，此时

$$V = \left(\frac{n-1}{2}, \frac{n-1}{2}, \dots, \frac{n-1}{2} \right) \quad (4)$$

线性指数 h 的计算方法为：

$$h = \frac{12}{n^3 - n} \sum_{i=1}^n \left(v_i - \frac{n-1}{2} \right)^2 \quad (5)$$

式中， $\sum_{i=1}^n \left(v_i - \frac{n-1}{2} \right)^2$ 表示种群的实际情况相

较于完全非线性偏离的程度，在种群等级结构完全非线性时该部分的数值为 0，即 $h=0$ ；系数 $\frac{12}{n^3 - n}$ 则确保了种群具有线性等级结构时

$h=1$ 。线性指数 h 的取值范围是 $0 \leq h \leq 1$ ， $h > 0.9$ 表示等级结构接近线性 (Landau 1951)。

1.2 线性指数 h'

在线性指数 h 的计算过程中，以下两种情况没有被考虑到：一是两个个体之间未观测到争斗，即两个个体间的支配-从属关系未知；二

是两个个体间发生了争斗，但彼此获胜的次数相等，即“战绩持平”的情况。de Vries (1995) 对线性指数 h 的计算方法做了优化，确保在这两种情况下也能够衡量等级结构的线性程度。

首先重新定义矩阵 S ：在式 (1) 的基础上，若个体 i 与 j 之间的支配-从属关系未知，则令 $S_{ij} = S_{ji} = 0$ ；若个体 i 与 j 之间战绩持平，则令 $S_{ij} = S_{ji} = 1/2$ 。向量 $V = (v_1, v_2, \dots, v_n)$ 的定义不变，仍有 $v_i = \sum_{j=1}^n S_{ij}$ 。接下来对个体间的未知

关系进行 1 000 次随机化处理，即将所有未知关系 ($S_{ij} = S_{ji} = 0$) 随机替换为 (1,0) 或 (0,1) (即 $S_{ij} = 1, S_{ji} = 0$ 或 $S_{ji} = 1, S_{ij} = 0$)。根据式 (5) 计算每次随机化处理后的线性指数，记作 h_0 ，令

$$h' = \frac{\sum h_0}{1000} \quad (6)$$

线性指数 h' 的取值范围同样为 $0 \leq h' \leq 1$ ， $h' > 0.9$ 表示等级结构接近线性 (de Vries 1995)。

2 等级排名算法

2.1 基于获胜概率排名的算法

在早期动物等级排名算法中，个体在争斗中的获胜概率是排名的重要标准，基于该标准，McMahan 等 (1984) 提出了基于获胜概率进行排名的算法 (后文简称为 WPM)。这种算法假定同样两个个体之间发生的所有争斗是相互独立的，通过对获胜概率进行最大似然估计来对个体排名。

设动物种群中共有 N 个个体，个体 i 与个体 j 之间共发生了 n_{ij} 次争斗，其中 i 获胜 s_{ij} 次， j 获胜 $s_{ji} = n_{ij} - s_{ij}$ 次。假定 i 在一次争斗中战胜 j 的概率为 P_{ij} ，相应地 j 在一次争斗中战胜 i 的概率 $P_{ji} = 1 - P_{ij}$ 。若 i 与 j 之间发生的所有争斗相互独立，则个体获胜次数符合二项分布：

$$P = \binom{n_{ij}}{s_{ij}} P_{ij}^{s_{ij}} (1 - P_{ij})^{n_{ij} - s_{ij}} \quad (7)$$

式 (7) 中， P 表示 i 在与 j 的 n_{ij} 次争斗中获胜了 s_{ij} 次。

前文提到，线性的等级结构具有可传递性，可用获胜概率表述为：对任意三个个体 i, j, k ，若 $P_{ij} > 0.5$ 且 $P_{jk} > 0.5$ ，则 $P_{ik} > 0.5$ 。考虑到观测的数据常常并不符合 $h = 1$ 的完全线性情况，McMahan 等 (1984) 使用弱随机传递模型作为等级排名算法的前提假设：若 $P_{ij} \geq 0.5$ 且 $P_{jk} \geq 0.5$ ，则 $P_{ik} \geq 0.5$ 。在该前提假设下，找到使下式取最大值的排名，即为最终的排名结果：

$$\sum_{i=1}^{N-1} \sum_{j=i+1}^N (s_{ij} \ln P_{ij} + s_{ji} \ln P_{ji}) \quad (8)$$

具体求解过程为：列举所有可能的排名 (共 $N!$ 种)，当在列举的排名中 i 排在 j 的前面时，若 $s_{ij} > s_{ji}$ ，则认为列举的排名能够反映 i 与 j 间的等级关系，此时令 P_{ij} 的最大似然估计 $\hat{P}_{ij} = s_{ij} / n_{ij}$ ；若 $s_{ij} \leq s_{ji}$ ，则认为列举的排名不能反映 i 与 j 间的等级关系，此时令 $\hat{P}_{ij} = 0.5$ ，然后将 \hat{P}_{ij} 带入式 (8) 计算，找到使式 (8) 取最大值的排名。通过这种方式，可以使获胜概率高的个体尽可能地排在前面 (Thompson et al. 1964)。

WPM 算法需要列举所有可能的排名并计算式 (8) 的值。当参与排名的个体数较多时 WPM 算法计算量将非常大，需要使用启发式算法实现，可能导致排名结果稳健性的降低。然而，WPM 算法首次提出了使用获胜概率作为排名的标准，为 Clutton-Brock et al.'s index 算法与 David's score 算法的提出奠定了基础。

2.2 Clutton-Brock et al.'s index 算法与 David's score 算法

同一动物个体对不同竞争者的获胜意义是不同的，故进行动物个体等级排名时，不仅要考虑获胜概率，还要考虑竞争者的等级。Clutton-Brock et al.'s index 算法 (后文简称为 CBI) 与 David's score 算法 (后文简称为 DSM) 的核心都在于对每一个参与争斗的个体，量化时考虑两个方面：一是该个体在争斗中获胜的频率，获胜频率越高，实力越强；二是该个体在争斗中所战胜的对手的实力，对手实力越强，

该个体实力也越强。两种算法均通过先计算个体的评分,再将个体根据评分由高到低的方法进行排名(Clutton-Brock et al. 1979, David 1987)。

对任意个体 i , CBI 通过下式计算个体评分:

$$C_{BI} = (W + \sum w + 1) / (L + \sum l + 1) \quad (9)$$

其中, W 表示个体 i 在争斗中战胜的个体总数, $\sum w$ 表示这些被 i 战胜的个体所战胜个体 (除去个体 i) 数量的累加; L 表示在争斗中战胜 i 的个体总数, $\sum l$ 表示这些战胜了 i 的个体所输给个体 (除去个体 i) 数量的累加。 W 和 L 量化的是“ i 战胜了谁、输给了谁”, $\sum w$ 和 $\sum l$ 量化的是“ i 战胜的个体有多强、输给的个体有多弱”。将所有个体按评分由高到低进行排列,就得到等级排名。

相比于 CBI, DSM 以发生争斗的成对个体为基础,在计算个体评分时引入了个体在两两争斗中的获胜频率。首先根据个体间争斗结果计算每个个体获胜的频率并写成矩阵的形式,记作矩阵 P , 矩阵 P 的元素 P_{ij} 表示个体 i 在与个体 j 的争斗中的获胜频率,即:

$$P_{ij} = \frac{s_{ij}}{n_{ij}} \quad (10)$$

式中, n_{ij} 表示个体 i 与 j 争斗的总次数, s_{ij} 表示其中 i 战胜 j 的次数。如果个体 i 与 j 之间未观测到争斗,则令 $P_{ij} = P_{ji} = 0$; 如果争斗中存在平局,记作两个个体各获胜了 0.5 次。

接下来根据矩阵 P 计算以下 4 个向量 w 、 w' 和 l 、 l' :

$$\left\{ \begin{array}{l} w = (w_1, w_2, \dots, w_n), w_i = \sum_{j=1}^n P_{ij} \\ w' = (w'_1, w'_2, \dots, w'_n), w'_i = \sum_{j=1}^n P_{ij} w_j \\ l = (l_1, l_2, \dots, l_n), l_i = \sum_{j=1}^n P_{ji} \\ l' = (l'_1, l'_2, \dots, l'_n), l'_i = \sum_{j=1}^n P_{ji} l_j \end{array} \right. \quad (11)$$

其中, w 和 l 分别为矩阵 P 每一行和每一列求和所得的列向量,用以量化个体在争斗中获胜和失败的频率; w' 和 l' 分别为矩阵 P 与向量 w 和 l 相乘得到的列向量,用以量化对手的实力。用 w 与 w' 之和减去 l 与 l' 之和,就得到个体的评分 D_S :

$$D_S = (w + w') - (l + l') \quad (12)$$

将所有个体按评分由高到低进行排列,就得到等级排名。

DSM 的优点在于计算简便,不需要借助计算机即可实现。但由于 DSM 使用获胜频率计算个体的评分,因此争斗的次数对排名的准确程度有影响,不同个体参与的争斗次数差别越大,这种影响越明显:设想个体 i 在 1 次争斗中战胜 j 与个体 i 在 100 次争斗中战胜 j 100 次,这两种情况所反映的个体 i 的实力显然应当有所区别,但在 DSM 中两种情况下都有 $P_{ij} = 1$ 。针对这一缺点,可使用基于二项分布和基于均匀分布的两种方式对获胜频率 P_{ij} 进行校正,以得到更能反映个体实力的参数,再以此参数代替 P_{ij} 进行矩阵运算,得到评分和排名(de Vries 1998, de Vries et al. 2006)。

由于计算简单、容易实现,DSM 被广泛应用于与个体等级相关的动物行为及动物生理研究中。例如, Karamihalev 等 (2020) 通过比较处于慢性压力下和正常饲养条件下的小鼠 (*Mus musculus*), 发现等级较低的雄鼠在压力环境下表现出更多的焦虑行为,揭示了社会地位与对压力的反应的关系,以及针对抑郁症等心理疾病制定个性化治疗方案的必要性。

2.3 I & SI 算法

动物种群的等级结构可能存在非线性的情况。如果等级结构是线性的,那么排名结果可以与个体间争斗的结果完全一致,即对于任意两个个体,在二者之间发生的所有争斗中排在前面的个体一定比排在后面的个体获胜次数更多;而如果因种群的等级结构存在环形而导致等级结构非线性,那么无论怎样排名,必定出现个体间的相对排名与争斗结果不一致的情

形。Slater (1961) 认为, 使这种不一致性达到最低的排名就是最能反映等级结构的排名。在此基础上, de Vries (1998) 对这一思想加以发展, 提出了 I & SI 算法 (后文简称为 ISI), 旨在当等级结构非线性时, 找到与之最接近的线性排名。

首先将个体间争斗结果写成矩阵的形式, 记作矩阵 M , 其中, M_{ij} 为个体 i 战胜个体 j 的次数。若 $M_{ij} > M_{ji}$, 则称“ i 支配 j ”, 用 D (支配, dominate) 表示 i 支配的个体数; 若 $M_{ij} < M_{ji}$, 则称“ i 从属 j ”, 用 B (从属, subordinate) 表示 i 从属的个体数。例如 a 、 b 、 c 、 d 和 e 5 个个体间的争斗结果可以用下面的矩阵表示:

$$\begin{matrix} & a & b & c & d & e \\ \begin{matrix} a \\ b \\ c \\ d \\ e \end{matrix} & \begin{bmatrix} 0 & 5 & 4 & 6 & 3 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

接下来假定这 5 个个体等级由高到低的排名为 a 、 b 、 c 、 d 、 e 。在这个假定的排名中, b 排在 d 的前面, 但在 b 和 d 之间发生的所有争斗中, d 战胜 b 的次数更多, 此时称 b 和 d 构成一个逆序对 (不一致性, inconsistency, I), 该逆序对的强度 (不一致性的强度, strength of inconsistency, SI) 为 b 和 d 排名之差的绝对值; 同样地, d 和 e 也构成一个逆序对, 该逆序对的强度为 1。调整最初假定的排名, 先使逆序对的数量达到最小, 然后在不增加逆序对数量的前提下, 使逆序对的总强度也达到最小, 这时得到的排名即为最终的排名结果。在上述例子中, 最终的排名结果为 a 、 c 、 e 、 d 、 b , 此时逆序对数量为 1, 逆序对强度为 2。

ISI 提供了一种以线性排名对非线性等级结构近似的方法, 但该算法存在一些不足。当存在较多数据缺失, 即有较多个体之间未观测到争斗时, 这些个体之间不会形成逆序对, 无法对它们进行准确的排名。此时 ISI 会给出多

个排名结果, 这些排名结果对应的逆序对数量和逆序对强度都相等且达到最小。针对这一问题, Schmid 等 (2013) 对 ISI 做了改进, 通过比较这些无法准确排名的个体各自与其他个体争斗的结果, 确定它们之间的排名, 尽可能使 ISI 给出唯一的排名结果。具体改进办法包括:

- (1) 比较这些个体的 $D-B$ 值, $D-B$ 值较大的个体排在前面;
- (2) 比较这些个体的 $\frac{D}{D+B}$ 值, $\frac{D}{D+B}$ 值较大的个体排在前面 (如前文, D 表示某个体支配的个体数, B 表示某个体从属的个体数)。

受限于数据缺失较多时无法对一些个体进行准确排名, ISI 的应用不如 DSM 广泛, 但仍在动物生活史策略研究中有所应用。Lassis 等 (2022) 发现, 在加拿大盘羊 (*Ovis canadensis*) 中, 高等级和低等级个体倾向于留在种群内, 而中间等级的个体倾向于在发情期离开种群, 在其他种群中寻找交配机会, 为性选择驱动动物生活史策略演化提供了例证。

2.4 Elo-rating 算法

Elo-rating 算法最初是一种对国际象棋棋手进行排名的体育排名算法 (Elo 1961), 后被引入到动物等级排名中 (Albers et al. 2001)。与 DSM 相似, Elo-rating 算法 (后文简称为 OER) 也是一种先计算每个个体的评分, 再根据评分由高到低给出排名的算法, 区别在于 OER 可以随争斗发生的时间顺序动态更新评分和排名, 因此可用于评估动物种群中个体的等级随时间的动态变化。种群中每发生一次争斗, 参与争斗的两个个体 a 、 b 的评分就发生变化:

$$\begin{cases} r_{a,new} = r_{a,old} + k(S_a - \mu_a) \\ r_{b,new} = r_{b,old} + k(S_b - \mu_b) \end{cases} \quad (13)$$

式中, $r_{a,new}$ 、 $r_{a,old}$ 、 $r_{b,new}$ 、 $r_{b,old}$ 分别表示个体 a 、 b 在该次争斗发生前后的评分, k 为常数, 表示一次争斗对评分影响的程度。 S_a 和 S_b 为争斗的结果, 其取值由下式决定:

$$\begin{cases} S_a = 1, S_b = 0, a \text{ 胜} \\ S_a = 0, S_b = 1, b \text{ 胜} \\ S_a = S_b = 0.5, a、b \text{ 平局} \end{cases} \quad (14)$$

μ_a 和 μ_b 分别为 a 和 b 获胜的概率, 是该次争斗发生前 a 与 b 评分之差的逻辑斯蒂函数, μ_a 与 μ_b 之和为 1。 μ_a 与 μ_b 的表达式为

$$\begin{cases} \mu_a = \frac{1}{1 + 10^{-(r_{a,old} - r_{b,old})/c}} \\ \mu_b = 1 - \mu_a \end{cases} \quad (15)$$

在国际象棋排名体系下, 参数 c 的取值为 400。应用于动物个体等级排名时, 参数 c 的值可适当调整, 例如 Albers 等 (2001) 给出了分差与获胜概率间的对应表。根据式 (15) 可知, 若该次争斗发生前 a 与 b 的评分相等, 则 $\mu_a = \mu_b = 0.5$; 若 a 的评分比 b 高, 则 $\mu_a > \mu_b$; 若 b 的评分比 a 高, 则 $\mu_a < \mu_b$ 。因此, 如果之前评分较低的个体在一次争斗中获胜, 它将从这次胜利中获得较大的评分收益; 而如果获胜的是之前评分较高的个体, 它所得到的收益则相对较少。

应用 OER 时可将所有个体的初始评分设为一个相等的数值, 然后每发生一次争斗, 就计算一次个体的评分和排名, 以此评估种群中个体的等级随时间的动态变化。对于新组建的种群来说, 为所有个体设置相等的初始评分也许是合理的, 但对于等级结构已经长期存在的种群, 相等的初始评分往往不能反映种群中等级结构的真实情况, 导致早期排名与实际等级不符。针对这一问题, 可基于先验信息对不同个体的初始评分进行估计, 引入贝叶斯分析使用初始评分的估计值进行后续的计算 (Foerster et al. 2016, Newton-Fisher 2017, Goffe et al. 2018)。

在计算个体间争斗引起的个体评分变化时, 最常见的做法是为所有争斗赋以相同的 k 值。但如果研究的物种具有较多样的争斗行为, 且不同的争斗行为对等级具有不同程度的影响, 就可以根据争斗的激烈程度, 为不同的争斗行为赋以不同的 k 值 (Newton-Fisher 2017)。

除了用于评估种群中个体的等级随时间的动态变化, OER 也可用于计算一段时间内较为稳定的等级。由于一次争斗发生前个体的评分会影响该次争斗时双方获胜的概率, 争斗发生的顺序会影响排名的准确程度, Sánchez-Tójar 等 (2018) 对 OER 做了改进, 即通过对一段时间内观测到的争斗发生的顺序进行随机化处理, 再计算评分从而得到排名, 这种改进后的算法称为 Randomized Elo-rating 算法 (后文简称为 RER)。这个改进可大幅提高算法对缺失值的容忍度, 有利于得到更稳健的排名结果 (Sánchez-Tójar et al. 2018b)。

由于 OER 可用于量化个体等级的动态变化, 又可以进行基于先验信息估计初始评分、设置不同的 k 值、随机化争斗顺序的改进, 这种算法常被应用于个体行为多样、种群等级结构复杂的灵长目动物的行为学研究中。例如, Feldblum 等 (2021) 使用 OER 对坦桑尼亚贡贝国家公园的黑猩猩 (*Pan troglodytes schweinfurthii*) 群体中的雄性个体进行等级排名, 探究个体的等级与繁殖成功率的关系, 发现等级较低的个体可以通过与群体中等级较高的个体建立紧密联系, 从而有利于找到配偶, 并提高自身的繁殖成功率, 为性选择驱动动物行为演化提供了例证。

2.5 ADAGIO 算法

ADAGIO 算法 (后文简称为 ADA) 是一种基于图论的算法, 它对于非线性等级结构的处理方式是直接给出非线性的排名, 这是它与其他算法的最大区别 (Douglas et al. 2017)。下面以 a 、 b 、 c 、 d 、 e 5 个个体间的争斗结果为例介绍 ADA 的计算过程。首先将争斗结果绘制成个体间关系网的形式, 图中有向边 ($a \rightarrow b$) 表示在个体 a 与 b 的所有争斗中, a 战胜 b 的次数多于 b 战胜 a 的次数, 有向边上的数值 (即有向边的权重) 等于 a 战胜 b 的次数减去 b 战胜 a 的次数。若图中存在环 ($a \rightarrow c \rightarrow d \rightarrow a$), 则去掉其中权重最低的有向边 ($d \rightarrow a$), 直至得到有向无环图

(directed acyclic graph)。若出现环中存在多个权重相同且最低的有向边，在实际应用中通常随机去除其中一条有向边 (Funkhouser et al. 2018, Sánchez-Tójar et al. 2018b)。最后根据有向无环图为所有个体自上而下赋以排名，得到最终的排名结果 (图 2)。

ADA 不需要种群等级结构的线性程度显著这一前提假设，在线性程度不显著的情况下也能以有向无环图的形式表示种群的等级结构，这是其相较于其他算法的最大优点。但这一特点也使得该算法在存在较多数据缺失的情况下，因存在无联通的图，从而无法给出所有个体的排名关系。由于提出时间较晚，ADA 的应用尚不多，目前的研究主要集中在与其他算法的比较 (Funkhouser et al. 2018, Sánchez-Tójar et al. 2018b)。基于模拟和实证数据的研究表明，ADA 在争斗次数与个体数的比值较低时排名结果的稳健性较低 (Sánchez-Tójar et al. 2018b)，但优点是能反应非线性情况下个体的等级 (Funkhouser et al. 2018)。

3 算法的比较与评述

为探究上述算法间的关系，我们分别使用不同算法对 Strauss 等 (2022) 提供的动物个体间争斗数据集 DomArchive 进行个体等级的排名，并对不同算法得到的排名结果进行了相关性分析、主成分分析和聚类分析 (图 3, 4)。共选取了 18 个包含争斗发生时间信息的数据集进行排名，其中 12 个为哺乳动物个体间争斗

结果，6 个为鸟类个体间争斗结果 (表 1)。

ADA、RER、ISI 和 DSM 这四种算法得出的排名结果相似性较高 (图 3)，在主成分分析中显示出更强的关联，并首先聚类在一起 (图 4)。OER 和 CBI 算法得出的排名结果较为相似 (图 3)，聚类分析时这两种算法也优先聚在一起 (图 4)。WPM 算法与其他算法之间差异较大，相关系数均低于 0.7 (图 3)，聚类分析时表现为自成一支 (图 4)。

在 WPM 中，通过对式 (8) 求导可知，对任意个体 i, j ，当 $P_{ij} = \frac{s_{ij}}{n_{ij}}$ 时，式 (8) 取最大值，即该算法得到的是使在两两争斗中获胜频率高的个体尽可能排在前面的排名。而 DSM 与 CBI 除了考虑获胜频率，还考虑了争斗对手的实力，因此这两种算法间的相关性较高，而与 WPM 相关性不高。由式 (13) 可知，在使用 OER 计算排名时，如果争斗双方评分差异较大，评分低的个体战胜评分高的个体会获得很大的评分收益，即该算法对“爆冷”敏感。RER 在此基础上对一段时间内观测到的争斗发生的顺序进行随机化处理，使排名结果更稳健，因此这两种算法的相关性程度不高，在聚类分析中也不聚在一支。ADA 中通过去掉权重最低的箭头将个体间的关系网转化为有向无环图的过程，本质上是在消除排名较低者以较小优势战胜排名较高者这一“爆冷”现象的影响，因此该算法与 OER 的相关性最低。

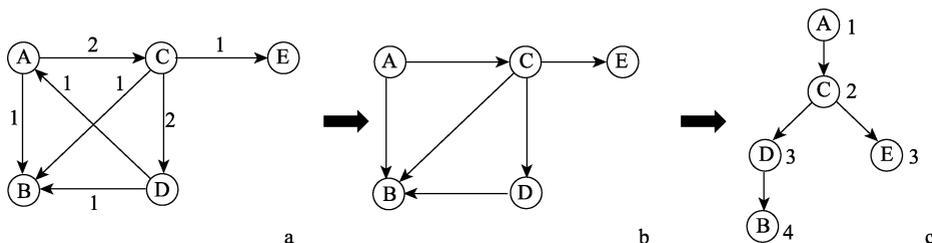


图 2 ADAGIO 算法 (ADA) 的计算过程

Fig. 2 Computation approach for ADAGIO (ADA)

a. 个体间的关系网; b. 个体间的有向无环图; c. 自上而下赋以排名。

a. Dominance network among individuals; b. Directed acyclic graph among individuals; c. The top-down ranks.

表 1 动物个体间争斗数据集
Table 1 Dominance interactions datasets

数据集 Dataset	物种 Species	时间 Time	地点 Site	作者 Authors	个体数量 (ind) Number of individuals	观测到的争斗次数 Number of interactions observed	争斗类型 Type of interactions
Foerster_2016a	黑猩猩 <i>Pan troglodytes</i>	2016	坦桑尼亚 Tanzania	Foerster et al.	22	2 741	叫声和激烈打斗 Pant-grunt and aggressive interactions
Foerster_2016b					44	1 015	
Franz_2015a	草原狒狒	2015	肯尼亚	Franz et al.	61	4 118	决定性的激烈打斗
Franz_2015b	<i>Papio cynocephalus</i>		Kenya		28	1 667	Decided agonistic interactions
Franz_2015c					36	2 387	
Franz_2015d					53	4 464	
Franz_2015e					52	3 281	
Langley_2018	雉鸡 <i>Phasianus colchicus</i>	2018	英国 UK	Langley et al.	18	367	激烈打斗 Agonistic interactions
McCune_2019a	墨西哥丛鸦	2019	美国	McCune et al.	7	201	支配行为
McCune_2019c	<i>Aphelocoma wollweberi</i>		USA		8	163	Social dominance
McCune_2019d					8	151	
McCune_2019e					7	80	
McCune_2019f					8	53	
Strauss_2019a	斑鬣狗	2019	肯尼亚	Strauss et al.	23	1 065	激烈打斗
Strauss_2019b	<i>Crocuta crocuta</i>		Kenya		35	1 848	Agonistic interactions
Strauss_2019c					29	1 913	
Strauss_2019d					151	9 096	
Vilette_2020	青腹绿猴 <i>Chlorocebus pygerythrus</i>	2020	南非 South Africa	Vilette et al.	41	2 980	激烈打斗 Agonistic behaviors

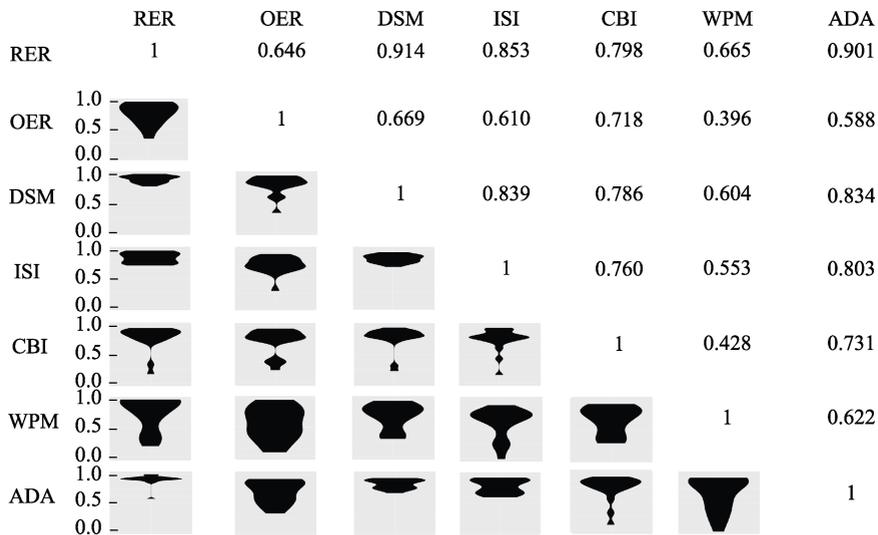


图 3 排名算法之间的相关性

Fig. 3 Correlation among ranking algorithms

左下角为根据 18 个数据集计算出的相关系数的小提琴图，右上角的数字为算法间相关系数的均值。ADA. ADAGIO 算法；CBI. Clutton-Brock et al.’s index 算法；DSM. David’s score 算法；ISI. I & SI 算法；OER. Elo-rating 算法；RER. Randomized Elo-rating 算法；WPM. 基于获胜概率进行排名的算法

The lower left corner shows violin plots of the correlation coefficients calculated from 18 datasets, and the upper right corner shows the mean correlation coefficients between algorithms. ADA. ADAGIO; CBI. Clutton-Brock et al.’s index; DSM. David’s score; ISI. I & SI; OER. Elo-rating; RER. Randomized Elo-rating; WPM. Algorithm based on the win probability

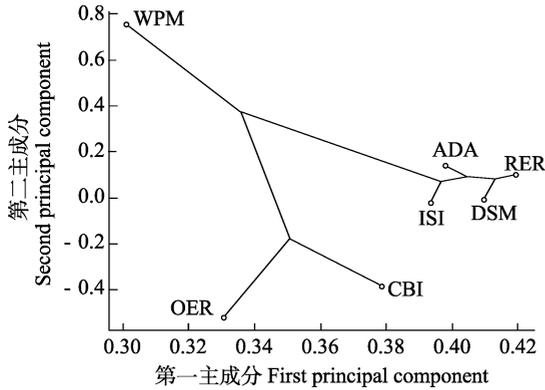


图 4 排名算法之间的关联

Fig. 4 Relations among ranking algorithms

算法的位点取决于主成分分析，拓扑结构来自聚类分析。ADA. ADAGIO 算法；CBI. Clutton-Brock et al.'s index 算法；DSM. David's score 算法；ISI. I & SI 算法；OER. Elo-rating 算法；RER. Randomized Elo-rating 算法；WPM. 基于获胜概率进行排名的算法

The location of each algorithm depends on principal component analysis, and the topological structure comes from cluster analysis. ADA. ADAGIO; CBI. Clutton-Brock et al.'s index; DSM. David's score; ISI. I & SI; OER. Elo-rating; RER. Randomized Elo-rating; WPM. Algorithm based on the win probability

4 总结与展望

针对不同算法的特点以及算法之间的关系,我们总结了在不同情况下推荐的算法选择,研究者可根据实际研究的情况(如排名的个体数量、争斗的次数)选择合适的算法(图5)。由于 WPM 需要列举所有可能的排名,当参与排名的个体数较多时其稳健性会降低 (McMahan et al. 1984); RER 通过随机化争斗的顺序大幅提高了对缺失值的容忍度,当存在较多数据缺失时仍可得到较为准确的排名结果 (Sánchez-Tójar et al. 2018b); DSM 需要根据个体间争斗次数计算获胜频率,而 CBI 只需每个个体战胜和输给的个体数量来计算排名,这也是这两种算法的一个区别 (Clutton-Brock et al. 1979, David 1987)。

从基于获胜概率排名的算法,到基于获胜频率和对手实力的 CBI、DSM 算法以及基于获胜次数的 ISI、OER、RER 算法,再到基于图

论的 ADA 算法,动物个体等级排名算法经历了长足的发展,但这些方法仍然存在对数据缺失敏感、对参与排名的个体数有限制的不足 (Sánchez-Tójar et al. 2018b)。因此,有望从其他领域引入新的算法,为动物个体等级排名的研究提供借鉴。例如 Brin 等 (1998) 提出的 PageRank 算法,通过分析网页间的链接关系,衡量不同网页在搜索结果中的排名;体育排名中的梅西法 (Massey method)、基纳法 (Keener method) 和马尔科夫法 (Markov method) 将运动员或球队两两比赛的结果写成矩阵的形式,再求解矩阵的主特征值或特征向量以得到排名 (Langville et al. 2012); Agterberg 等 (1999) 提出的生物地层排序 (ranking and scaling) 方法通过分析各种化石的首次出现和末次出现时间,对生物地层事件进行排序。这些算法也可以为动物个体的等级排名提供借鉴。PageRank 算法同时考虑网页入链数量和质量两个因素,相当于在计算个体等级时同时考虑其战胜的个体数量和实力。且 PageRank 算法在应用中往往要对数量庞大的网页排名,在引入到动物等级排名时可用于对海量个体排名。体育排名中运动员或球队的两两比赛与动物等级排名中个体间的两两争斗非常类似,因此理论上体育排名算法可以直接引入到动物等级排名中,但在引入时还需使用模拟数据检验其稳健性。生物地层排序方法允许在一次观测中发现多个化石,引入到动物等级排名中时,可应用于一次争斗有多个个体参与的情况。目前动物个体等级排名算法的应用主要集中于等级与表型及动物行为的关联,未来可以进一步探究等级对迁移、繁殖等生活史策略及攻击性、勇敢性等动物个性的影响,进一步揭示自然选择及性选择在演化中的作用。另外,目前绝大多数与动物等级相关的研究都是基于种群水平的,然而跨物种的个体间争斗(例如不同物种的动物对同一食物资源的竞争)也是广泛存在的,未来有望加强群落水平的动物等级研究,进一步探究物种间相互作用对个体行为的影响。

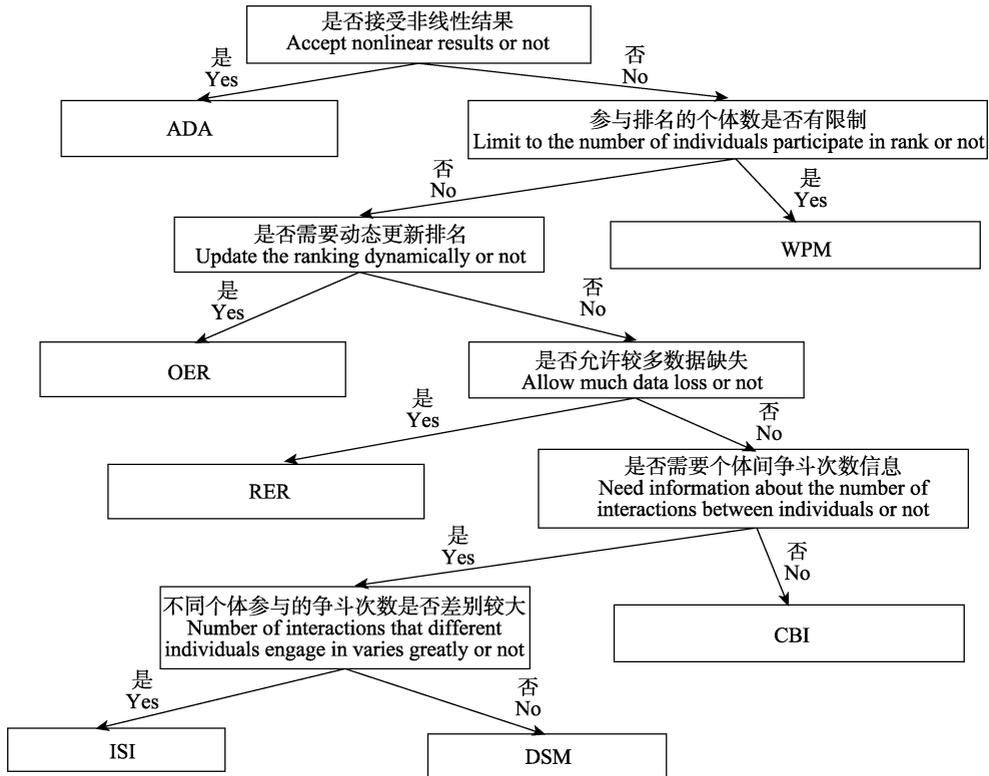


图 5 不同情况下推荐的算法选择

Fig. 5 Recommended algorithm selection in different cases

ADA. ADAGIO 算法; CBI. Clutton-Brock et al.'s index 算法; DSM. David's score 算法; ISI. I & SI 算法; OER. Elo-rating 算法; RER. Randomized Elo-rating 算法; WPM. 基于获胜概率进行排名的算法
 ADA. ADAGIO; CBI. Clutton-Brock et al.'s index; DSM. David's score; ISI. I & SI; OER. Elo-rating; RER. Randomized Elo-rating; WPM. Algorithm based on the win probability

参 考 文 献

Agterberg F P, Gradstein F M. 1999. The RASC method for ranking and scaling of biostratigraphic events. *Earth-Science Reviews*, 46(1/4): 1–25.

Albers P C H, de Vries H. 2001. Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. *Animal Behaviour*, 61(2): 489–495.

Beltrão P, Marques C I, Cardoso G C, et al. 2021. Plumage colour saturation predicts long-term, cross-seasonal social dominance in a mutually ornamented bird. *Animal Behaviour*, 182: 239–250.

Brin S, Page L. 1998. The anatomy of a large-scale hypertextual web search engine. *Computer Networks and ISDN Systems*, 30(1/7): 107–117.

Bush J M, Quinn M M, Balreira E C, et al. 2016. How do lizards determine dominance? Applying ranking algorithms to animal social behaviour. *Animal Behaviour*, 118: 65–74.

Cheney D L, Seyfarth R M, Fischer J, et al. 2004. Factors affecting reproduction and mortality among baboons in the Okavango Delta, Botswana. *International Journal of Primatology*, 25(2): 401–428.

Choe J C. 1994. Sexual selection and mating system in *Zorotypus gurneyi* choe (Insecta: Zoraptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(2): 87–93.

Clutton-Brock T H, Albon S D, Gibson R M, et al. 1979. The logical stag: Adaptive aspects of fighting in Red Deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behaviour*, 27: 211–225.

David H A. 1987. Ranking from unbalanced paired-comparison data.

- Biometrika, 74(2): 432–436.
- David H A. 1988. The Method of Paired Comparisons. London: C. Griffin.
- de Vries H. 1995. An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour*, 50(5): 1375–1389.
- de Vries H. 1998. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: a new procedure and review. *Animal Behaviour*, 55(4): 827–843.
- de Vries H, Stevens J M G, Vervaecke H. 2006. Measuring and testing the steepness of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, 71(3): 585–592.
- Devost I, Jones T B, Cauchoix M, et al. 2016. Personality does not predict social dominance in wild groups of black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, 122: 67–76.
- Douglas P H, Ngonga Ngomo A C, Hohmann G. 2017. A novel approach for dominance assessment in gregarious species: ADAGIO. *Animal Behaviour*, 123: 21–32.
- Drews C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125(3/4): 283–313.
- Elo A E. 1961. The new U.S.C.F. rating system. *Chess Life*, 16: 160–161.
- Feldblum J T, Krupenye C, Bray J, et al. 2021. Social bonds provide multiple pathways to reproductive success in wild male chimpanzees. *iScience*, 24(8): 102864.
- Foerster S, Franz M, Murray C M, et al. 2016. Chimpanzee females queue but males compete for social status. *Scientific Reports*, 6: 35404.
- Franz M, McLean E, Tung J, et al. 2015. Self-organizing dominance hierarchies in a wild primate population. *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences*, 282(1814): 20151512.
- Funkhouser J A, Mayhew J A, Sheeran L K, et al. 2018. Comparative investigations of social context-dependent dominance in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) and wild Tibetan macaques (*Macaca thibetana*). *Scientific Reports*, 8: 13909.
- Goffé A S, Fischer J, Sennhenn-Reulen H. 2018. Bayesian inference and simulation approaches improve the assessment of Elo-ratings in the analysis of social behaviour. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(10): 2131–2144.
- Haunhorst C B, Heesen M, Ostner J, et al. 2017. Social bonds with males lower the costs of competition for wild female Assamese macaques. *Animal Behaviour*, 125: 51–60.
- Karamihalev S, Brivio E, Flachskamm C, et al. 2020. Social dominance mediates behavioral adaptation to chronic stress in a sex-specific manner. *eLife*, 9: e58723.
- Lamichhane S, Fan G, Widemo F, et al. 2016. Structural genomic changes underlie alternative reproductive strategies in the ruff (*Philomachus pugnax*). *Nature Genetics*, 48(1): 84–88.
- Landau H G. 1951. On dominance relations and the structure of animal societies: I. effect of inherent characteristics. *The Bulletin of Mathematical Biophysics*, 13(1): 1–19.
- Langley E J G, van Horik J O, Whiteside M A, et al. 2018. Group social rank is associated with performance on a spatial learning task. *Royal Society Open Science*, 5(2): 171475.
- Langville A N, Meyer C D. 2012. *Who's #1?: The Science of Rating and Ranking*. Princeton: Princeton University Press.
- Lassis R, Festa-Bianchet M, Pelletier F. 2022. Breeding migrations by Bighorn sheep males are driven by mating opportunities. *Ecology and Evolution*, 12(3): e8692.
- Majolo B, Lehmann J, de Bortoli Vizioli A, et al. 2012. Fitness-related benefits of dominance in Primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4): 652–660.
- McCune K B, Jablonski P, Lee S I, et al. 2019. Captive jays exhibit reduced problem-solving performance compared to wild conspecifics. *Royal Society Open Science*, 6(1): 181311.
- McMahan C A, Morris M D. 1984. Application of maximum likelihood paired comparison ranking to estimation of a linear dominance hierarchy in animal societies. *Animal Behaviour*, 32(2): 374–378.
- Newton-Fisher N E. 2017. Modeling social dominance: Elo-ratings, prior history, and the intensity of aggression. *International Journal of Primatology*, 38(3): 427–447.
- Polačik M, Reichard M. 2009. Indirect fitness benefits are not related to male dominance in a killifish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(10): 1427–1435.
- Radloff S E, Hepburn C, Hepburn H R, et al. 2010. Population structure and classification of *Apis cerana*. *Apidologie*, 41(6): 589–601.
- Sánchez-Tójar A, Nakagawa S, Sánchez-Fortún M, et al. 2018a. Meta-analysis challenges a textbook example of status signalling

- and demonstrates publication bias. *eLife*, 7: e37385.
- Sánchez-Tójar A, Schroeder J, Farine D R. 2018b. A practical guide for inferring reliable dominance hierarchies and estimating their uncertainty. *Journal of Animal Ecology*, 87(3): 594–608.
- Schmid V S, de Vries H. 2013. Finding a dominance order most consistent with a linear hierarchy: an improved algorithm for the I&SI method. *Animal Behaviour*, 86(5): 1097–1105.
- Senar J C, Camerino M. 1998. Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1405): 1515–1520.
- Slater P. 1961. Inconsistencies in a schedule of paired comparisons. *Biometrika*, 48(3/4): 303–312.
- Strauss E D, DeCasien A R, Galindo G, et al. 2022. DomArchive: a century of published dominance data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences*, 377(1845): 20200436.
- Strauss E D, Holekamp K E. 2019. Social alliances improve rank and fitness in convention-based societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(18): 8919–8924.
- Thompson W A, Remage R. 1964. Rankings from paired comparisons. *The Annals of Mathematical Statistics*, 35(2): 739–747.
- Vilette C, Bonnell T, Henzi P, et al. 2020. Comparing dominance hierarchy methods using a data-splitting approach with real-world data. *Behavioral Ecology*, 31(6): 1379–1390.
- Wilson E O. 2008. One giant leap: how insects achieved altruism and colonial life. *BioScience*, 58(1): 17–25.
- Wyune-Edwards V C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. New York: Hafner Publishing Company.

河南董寨发现栗耳凤鹛

Striated *Yuhina Yuhina castaniceps* Found in Henan Dongzhai National Nature Reserve, China

2019年冬季在河南省董寨国家级自然保护区环志期间用雾网捕捉到以往未记录过的鸟种。该鸟整体灰褐色，耳羽及颊部栗色具白色细纹，经查阅图鉴（赵欣如 2018），鉴定为栗耳凤鹛（*Yuhina castaniceps*）。其中，11月11日至12月18日在七里冲保护站捕捉到该鸟种78只，12月6日至12月12日在万店保护站捕捉到10只，共计88只。据文献（郑光美 2017），其为河南省鸟类分布新记录种。

栗耳凤鹛隶属于雀形目（Passeriformes）绣眼鸟科（Zosteropidae），共有6个亚种，我国有2个亚种，*plumbeiceps*和*torqueola*；前者分布在云南西部，后者主要分布在陕西南部、云南东南部、四川、重庆、贵州、湖北、安徽、江西、上海、浙江、福建、广东和广西（郑光美 2017）。栗耳凤鹛雌雄羽色基本一致，*torqueola*亚种耳羽及颊部深栗色具白色细纹，*plumbeiceps*亚种头部仅耳羽栗色（赵欣如 2018）。近年来有文献建议将*plumbeiceps*亚种独立为栗耳凤鹛（*Staphida castaniceps*），*torqueola*亚种独立为栗颈凤鹛（*S. torqueola*）（Collar 2006）。另外，根据《河南日报》2020年12月7日第4版发表的消息，2020年12月，河南丹江湿地国家级自然保护区也发现了栗耳凤鹛，此保护区和董寨国家级自然保护区均位于河南省南部，推测栗耳凤鹛在河南南部地区应该有更多的越冬记录。

（下转第154页）

第一作者介绍 杜志勇，男，工程师；研究方向：野生动物资源保护与管理；E-mail: dzy0376@sina.com。

收稿日期：2021-03-29，修回日期：2022-06-17 DOI: 10.13859/j.cjz.202321069 CSTR: 32109.14.cjz.21069