复杂生态系统最小模型中的 Gardner 体积与自组织

FrederikJ. Thomsen* 和 Johan L.A. Dubbeldam†
Delft Institute of Applied Mathematics,Delft University of Technology, Mekelweg 4, Delft 2628CD, Netherlands

Rudolf Hanel‡*Institute of the Science of Complex Systems, Center for Medical Data Science,Medical University of Vienna, Spitalgasse 23, 1090, Vienna, Austria andComplexity Science Hub Vienna, Metternichgasse 8, 1030, Vienna Austria*(日期：2026年1月5日)

我们研究大型随机生态系统的最小非线性模型中的自组织。种群随时间演化，其变化遵循受非负约束的分段线性常微分方程系统，因此会发生离散的灭绝与复苏事件。系统的动力学由相关强度可调的随机椭圆型群落矩阵所驱动。我们证明，无论相关强度如何，系统的解都被限制在相空间的某些子集中，这些子集可表示为神经网络学习理论中的时变 Gardner 体积。这些体积随多样性（即现存物种所占比例）降低，并在长时间极限下呈指数级缩小。利用随机矩阵理论的标准结果，进而可以将多样性的变化与群落矩阵谱随时间发生的一系列收缩和扩张联系起来，由此形成一系列梅型稳定性问题，用以判定总种群是趋向完全灭绝还是无界增长。对于无界增长的情形，我们证明该模型允许一种特别简单的非线性扩展，使解转而演化至一个新吸引子。

arXiv:2601.00707v1 [nlin.AO] 2 Jan 2026

一、引言

由许多相互作用的分量构成的复杂系统，自然会在生态群落的研究中出现。视具体情境而定，这些分量可以是动物种群、分子或微生物物种，也可以是流行病中的个体群体。支配分量间相互作用的过程种类繁多，包括竞争、合作、捕食、互利共生和偏利共生。用于描述这些过程的子集的动力系统，通常表示为广义 Lotka-Volterra 微分方程的变体，或（分段）线性微分方程。后一类更具体地出现在基因调控或生化反应网络中，其中分量代表分子或微生物物种，例如 Glass-Kauffman 和 Jain-Krishna 的研究；不过，（分段）线性系统也可能作为吸引子邻域内的线性化形式出现。为这两类系统生成动力学的核心数学对象是群落矩阵，它编码了分量之间的相互作用。当生态群落规模庞大、相应的群落矩阵维数很高时，要精确了解这些相互作用是不可能的。这使 Robert May 开创的统计物理学生态学方法广受欢迎；在这种方法中，群落矩阵被假定为随机矩阵。此后，研究者利用这种随机性，开展了无数研究，以推导长时间动力学中涌现的宏观性质。例如，人们研究了相图、平衡态的典型数量、平衡态下存活的物种数量，以及非平衡解的丰度分布；近期综述亦可参见。

独立于模型背景，只有当相互作用的分量取值非负时，它们通常才具有物理意义。因此，与 Lotka-Volterra系统不同，线性系统一般必须以分段、不连续的形式进行表述，才能自洽地确保解在任何时刻都保持非负 [20, 21]。在随机矩阵方法中，使可行性约束与平衡解的存在性判据相一致，本身就是一个有趣的问题。对于Lotka-Volterra系统，全局吸引的非负平衡解的经典存在性结果要求动力学满足强耗散性假设 [22], ，而这意味着对群落矩阵的谱也有很强的要求 [23]。特别是，已有研究表明，正平衡态（即所有物种共存）要求相互作用经过精确的精细调节 [24]。一种解释大型生态群落如何仍能稳定共存的机制是：将它们视为从更大的物种库中筛选出的幸存者，筛选过程既可以通过一系列入侵过程（参见例如[25]），也可以通过将系统初始化在一个共存状态点，并评估长期后仍然存活的物种

* f.j.thomsen@tudelft.nl
† j.l.a.dubbeldam@tudelft.nl
‡ rudolf.hanel@meduniwien.ac.at

极限 [13, 16]。在后一种情况下，对于Lotka-Volterra系统，在稳定平衡态处计算得到的群落矩阵，是完整可能相互作用集合的一个子矩阵，它经过动力学的“修剪”而成。更具体地说，Servan等人 [16]表明，全局吸引平衡中预期共存的物种数量为物种库总量的一半。在 [26], 中，作者则考察了随着相互作用的标准差变化、平衡态延拓之后群落矩阵的变化。另一种与分段线性微分方程相关的自组织机制，则在一个用于化学反应网络的所谓最小非线性模型中得到了研究 [10]。与Lotka-Volterra系统不同，在该模型中，物种可能在有限时间内灭绝，并在之后通过与现存物种发生催化反应而复苏。这里的复苏机制取代了经典的物种入侵判据（参见例如 [19]）。因此，与平衡态下依赖强耗散性假设的情形不同，剩余活跃物种对应的子矩阵会随时间变化，并可在每次灭绝或复苏事件后重新评估。研究表明，该系统会自组织到“膨胀混沌边缘”附近 [27], ，其特征是最大李雅普诺夫指数为零的宽阔平台，且始终约有物种库总量的一半保持活跃。

在本研究中，我们重新审视了由相关参数表征的随机群落矩阵的最小非线性模型， ξ。该参数在非互惠（$\xi < 0$）和互惠（$\xi > 0$）相互作用之间平滑过渡。我们着重解析确定系统自组织能力背后的机制。由于系统是分段线性的，动力学可以分解为角变量和径向变量，分别衡量物种组成和总种群。角变量的动力学决定了通过复苏与灭绝事件对群落矩阵所做的一系列变化，且与总种群动力学相互独立。我们的主要结果是，角动力学的解被限制在相空间的若干子集中，这些子集可以表示为神经网络学习理论中的时变“Gardner 体积” [28, 29]。研究表明，这些体积会随系统多样性（由现存物种的比例表示）增大而减小，并在多样性接近临界阈值时呈指数级缩小。数值结果显示，在长时间极限下，解会演化至这一临界区域，因而对扰动变得高度敏感。虽然解的长期行为取决于相关强度，但这些体积本身与该参数无关。当灭绝与复苏事件的序列有限时，群落矩阵会以一种特定方式适应，使得主特征向量变为非负，并高度局域于某个Gardner体积中。这种动力学行为在正相关区域占主导。径向动力学由角动力学的解驱动，并决定系统最终是否会完全消亡（

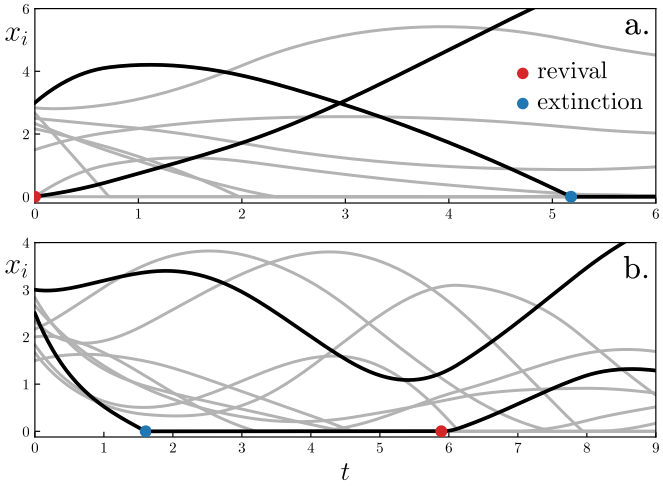

图 1. 数值解 $\boldsymbol{x}(t)$ 随时间的变化，展示了系统（5）的两种实现（a. 和 b.），其中 $d = 10$，每种实现均包含两个分量 $x_1(t)$ $x_2(t)$ 以黑色突出显示。其他分量 $x_i(t)$ $i > 2$ 以灰色显示。在 **a.** 中，第一个分量在时间 $t_0 = 0$ 时最初处于灭绝状态，并立即复苏（红点）；而第二个最初现存的分量在时间 $t > 5$ 时灭绝（蓝点）。在 **b.** 中，第一个最初现存的分量被驱动至灭绝，随后在较晚时间复苏。第二个分量始终保持活跃。指标集（2）在每次事件后发生变化，因为灭绝物种会被移除，而复苏物种会被加入。使用显式欧拉法对（5）进行数值积分。通过检测一个为正的分量是否在下一个时间步变为非正，来判定灭绝事件。随后将其设为零。通过检测一个处于零值的分量是否在下一个时间步变为正，来判定复苏事件。

原点是稳定平衡）或自我维持（解无限增长）。利用椭圆随机矩阵的标准结果 [30], ，我们展示了灭绝与复苏事件序列如何导致群落矩阵的谱收缩与扩张，从而为原点带来一系列经典的 May 式 [12]稳定性问题。最后，该模型允许一种特别简单的、完全非线性的扩展，同时保持角动力学不变。在这一扩展中，当原点变得不稳定时，会产生一个新吸引子。在最小非线性模型中无界的解，反而会收敛到这个新吸引子。

II. 最小模型

我们考察由 d 个物种组成的大型生态系统的动力学，这些物种的种群为 $x_i \geq 0$。种群状态由非负锥中的点 $\boldsymbol{x} = (x_1, \ldots\ldots, x_d)^\top$ 表示

$$C = \{\boldsymbol{x} \in \mathbb{R}^d : x_i \geq 0\}. \tag{1}$$

我们将给定种群状态 $\boldsymbol{x}$ 中活跃（或现存）物种的指标集定义为

$$I_{\boldsymbol{x}} = \{i : x_i > 0\}, \tag{2}$$

以及它的补集 $I^c_{\boldsymbol{x}}$，即非活跃（或灭绝）物种的指标集。假设生态系统中的物种总数 d 足够多，因此可以将它们之间的相互作用视为随机的。我们通过抽取一组 d 随机列向量来构建加权相互作用网络

$$\{\boldsymbol{k}_1, \ldots, \boldsymbol{k}_d\} \subset \mathbb{R}^d, \tag{3}$$

其元素服从中心正态分布 $N(\mathbf{0},\ d^{-1})$（$\boldsymbol{k}_i$），$_j = k_{ij}$ 且方差已归一化为 d^{-1}。这些向量共同定义了 $d \times d$ 群落矩阵 $K = (k_{ij})$。群落矩阵 $k_{ij} > 0$ 中的正元素 j 表示从物种 j 到物种 i的生产性连接。负元素 $k_{ij} < 0$ 则表示抑制性连接。对于 $i < j$，成对元素（$k_{ij},\ k_{ji}$）的相关强度 $\xi \in [-1, 1]$ 可表示为

$$\mathbb{E}(k_{ij}k_{ji}) = \frac{\xi}{d}, \tag{4}$$

其中，$\mathbb{E}(\cdot)$ 表示对元素 k_{ij} 的期望。我们还将相关强度 ξ称为互易性。它介于对称相互作用（$\xi = 1$）和反对称相互作用（$\xi = -1$）之间：前者完全互惠（如竞争、合作等），后者则完全非互惠（如捕食—被捕食、寄生性、消费者—资源等）。群落矩阵按照以下分段定义的常微分方程系统，描述种群x_i 随时间变化的动力学

$$\frac{dx_i}{dt} = \begin{cases} \alpha \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x} - \beta x_i & \text{for } i \in I_{\boldsymbol{x}} \\ \max(0, \alpha \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x}) & \text{for } i \in I^c_{\boldsymbol{x}}. \end{cases} \tag{5}$$

这是最小非线性模型，其介绍见 [10]。它描述种群 x_i 在约束条件 $x_i \geq 0$下作为线性动力系统的演化。方程（5）中的两种情况，第一种描述现存物种 $i \in I_{\boldsymbol{x}}$的动力学。第二种描述灭绝物种的动力学，它们仅根据现存物种方程的正部演化。当非活跃物种与其余存活物种之间的相互作用具有足够的合作性或催化性时，该物种便会恢复活跃状态，$\boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x} > 0$。这一条件可视为一种物种入侵判据。如果所有分量 k_{ij} 均为非负，那么（5）中的第二种情况便没有必要用来保证分量非负。活跃物种以共同速率 $\beta > 0$发生内禀衰减或死亡。为简单起见，我们假设生态系统是封闭的，即不存在由迁移或其他过程造成的物种流入或流出，并且群落矩阵是完全连通的（参见 [10]）。生态系统是否能够自我维持，或将演化至完全灭绝，取决于总种群的动力学能否克服耗竭项 $-\beta x_i$ 的影响。参数 $\alpha > 0$ 对相互作用强度的标准差进行缩放；另请参见 [12]中介绍的复杂性参数。

III. 极分解

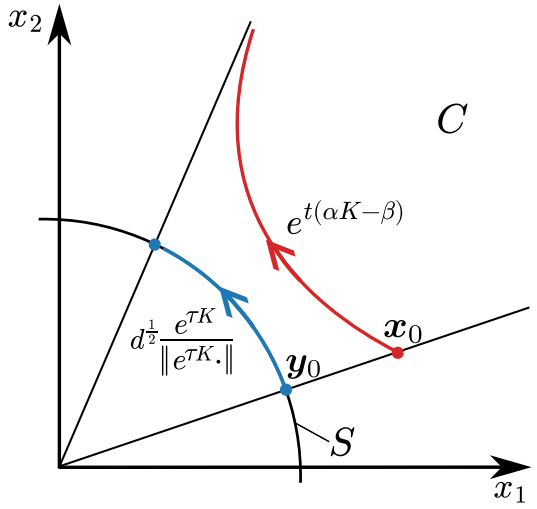

图 2. $\mathbb{R}^2$中的极分解示意图。角变量 $\boldsymbol{y}$ 是 $\boldsymbol{x}$ 在经过原点的一条直线上的径向投影。投影动力学仅取决于特征值实部的排序，与衰减率无关。 β 而缩放 α 可通过时间重标度消除。完整系统（5）的轨迹无界。对应的（紧化）角动力学轨迹趋于一个平衡态。

模型（ $\boldsymbol{x}t$）的一个解5，对应的初始种群状态 $\boldsymbol{x}($ 0)，在正向时间上是唯一且绝对连续的（见 Filippov [31]）。随着时间推移，初始物种组成中的一些物种会灭绝，或通过与活跃物种的催化相互作用而复苏。因此，收集存活物种索引的集合（2）会沿解发生变化。接下来，我们推导模型（5）的一个分解，使我们能够独立于系统的稳定性性质来考察 $I_{\boldsymbol{x}(t)}$。我们按照 Khas'minskii $\boldsymbol{x}$ 的方式定义 [32]的角分量和径向分量：

$$\boldsymbol{y} = d^{1/2}\frac{\boldsymbol{x}}{\|\boldsymbol{x}\|}, \tag{6}$$

$$\text{and} \quad \rho = \log \|\boldsymbol{x}\|, \tag{7}$$

其中 $\|\cdot\|$ 表示 2-范数。变量 $\boldsymbol{y}$ 是点 $\boldsymbol{x} \in C \setminus \{0\}$ 经径向投影映射到半径为 $d^{1/2}$的球面的非负截面所得。

$$S = \{\boldsymbol{x} \in C : \|\boldsymbol{x}\|^2 = d\}, \tag{8}$$

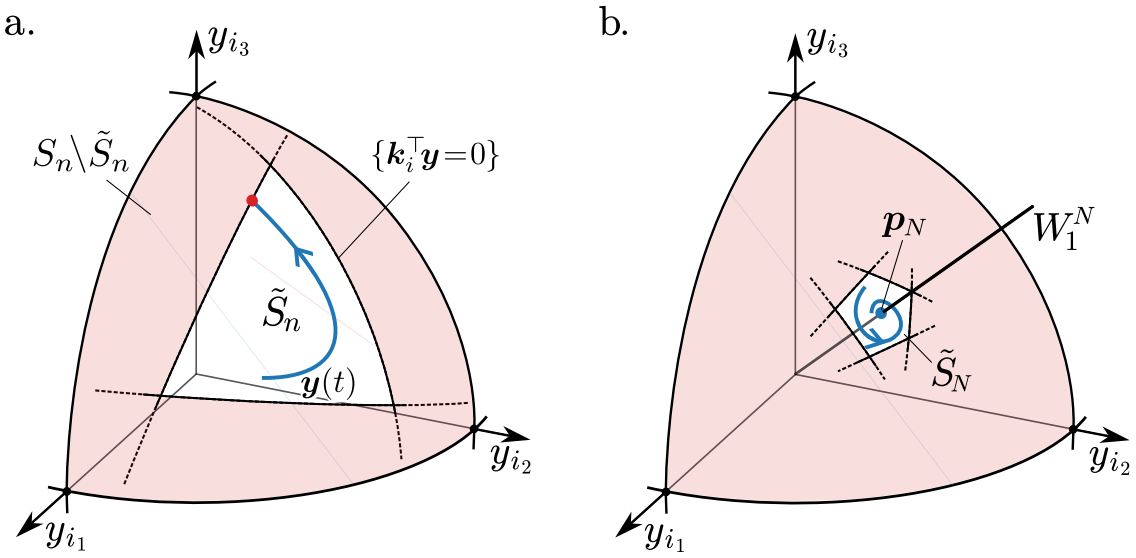

图 3. 多样性 γ_n 和 γ_N 且 $\gamma_n > \gamma_N$时，递减的 Gardner 体积（23）示意图。 **a.** 解$\boldsymbol{y}(t)$ 在集合 $\tilde{S}_n$ 上运动，该集合包含活跃物种 $\{i_1, i_2, i_3\} \subset I_n$。 红点表示一个复苏事件，即解碰到任意一个超平面 $\{\boldsymbol{x}: \ \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x} = 0\}$ 其中 $i \in I_n^c$; 这些超平面与球面的交线以黑线表示。 **b.** 在较低多样性下，解在集合 $\tilde{S}_N$ 上运动，因而 Gardner 体积更小。该子集满足可行性条件（39），且解收敛至稳定平衡 $\boldsymbol{p}_N$，不会再发生灭绝或复苏事件。

。角变量 $\boldsymbol{y}$ 是物种组成的测度。径向变量 ρ是总种群的测度。由于种群会呈指数级变小或变大，我们考虑范数的对数 $\|\boldsymbol{x}\|$。沿着解 $\boldsymbol{x}(t)$ 对方程（6）关于时间求导，得到

$$\frac{dy_i}{dt} = d^{1/2}\left(\frac{1}{\|\boldsymbol{x}\|}\frac{dx_i}{dt} - \frac{x_i}{\|\boldsymbol{x}\|^2}\frac{d}{dt}\|\boldsymbol{x}\|\right) \tag{9}$$

$$= \alpha(\boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y} - d^{-1} y_i \sum_j y_j \boldsymbol{k}_j^\top \boldsymbol{y}), \quad \text{for} \ \ i \in I_{\boldsymbol{x}(t)}. \tag{10}$$

and

$$\frac{dy_i}{dt} = \frac{d^{1/2}}{\|\boldsymbol{x}\|}\frac{dx_i}{dt} = \alpha \max(0, \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y}), \quad \text{for} \ \ i \in I^c_{\boldsymbol{x}(t)}. \tag{11}$$

这些方程与种群的动力学解耦 x_i; 除了在（5）中依据指标集 $I_{\boldsymbol{x}(t)}$ 区分灭绝物种与存活物种的动力学所用的判据外。然而，从（6）可以看出， $x_i = 0$等价于 $y_i = 0$ ，且 $\boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x} = 0$ 等价于 $\boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y} = 0$。也就是说，尽管投影（6）不是单射，但灭绝事件和复苏事件都被一一映射，因此我们可以用$I_{\boldsymbol{y}}$替换 $I_{\boldsymbol{x}}$ 。此外，由于这些方程与衰减率 β无关，我们可以通过将时间重新参数化为$\tau = \alpha t$ ，去除标准差 $\alpha > 0$的缩放，从而得到方程组

$$\frac{dy_i}{d\tau} = \begin{cases} \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y} - L(\boldsymbol{y}) y_i & \text{for } i \in I_{\boldsymbol{y}} \\ \max(0, \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y}) & \text{for } i \in I^c_{\boldsymbol{y}}, \end{cases} \tag{12}$$

这里我们引入了缩放二次型

$$L(\boldsymbol{y}) = d^{-1} \sum_j y_j \boldsymbol{k}_j^\top \boldsymbol{y} = d^{-1} \boldsymbol{y}^\top K \boldsymbol{y} \tag{13}$$

类似地，对方程（7）关于时间求导，可得到一个仅依赖于角变量 $\boldsymbol{y}$ 的微分方程，其依赖关系通过二次型体现。

$$\frac{d\rho}{d\tau} = L(\boldsymbol{y}) - \frac{\beta}{\alpha}. \tag{14}$$

总之，我们将系统（5）在 $C \setminus \{0\}$上改写为乘积空间（$\boldsymbol{y}$, ρ） $\in S \times \mathbb{R}$上的耦合方程组（12）和（14）。在新系统中，我们可以先独立求解角动力学（12），然后利用其解求解实数轴上关于增长率的简单方程 ρ 。下文中，我们恢复使用 $t = \tau$ 作为重标度系统（12）和（14）的时间变量。通过逆变换可恢复分量动力学的解 $\boldsymbol{x}(t)$。

$$\boldsymbol{x}(t) = d^{-1/2} \boldsymbol{y}(t) \exp(\rho(t)). \tag{15}$$

我们指出，在角变量的定义（6）中，我们也可以用 1-范数进行归一化，并将其投影到单位单纯形 $\{\|\boldsymbol{x}\|_1^2 = 1\}$ 而非球面上。在这种情况下，方程（12）已在 [21] 中作为著名的 Jain-Krishna 自适应网络模型中连续时间动力学的一种变体加以研究。选择在球面上进行研究，使得下文讨论的对称社区矩阵这一特殊情形下，动力学呈类梯度形式。这也避免了以下不一致之处:

这一版本的 Jain-Krishna 模型并未使单纯形在正向演化下保持不变（见 [33, 定理 A。1]）。其缺点是 ρ 不能直接表示总种群。角变量中额外按维数进行缩放，使球面的曲面测度随 d呈指数增长，这便于在下一节取大系统极限。

IV. 角动力学：事件序列

A. Gardner 体积

我们考虑角变量的独立动力学 $\boldsymbol{y}$，由方程组（12）给出。对于解 $\boldsymbol{y}(t)$，灭绝或复苏事件发生在离散时刻 t_n。对这一序列 $t_n < t_{n+1}$ 排序后，我们可以为该解关联一个活跃物种指标序列（2），如下所示

$$I_{\boldsymbol{y}(t_n)} = I_n, \quad n = 0, 1, \dots \tag{16}$$

其中 $t_0 = 0$。从几何上看，每个 I_n 都对应于相空间 S 的一个子集，定义如下

$$S_n = \{\boldsymbol{y} \in S : I_{\boldsymbol{y}} = I_n\}. \tag{17}$$

当至少有一个物种灭绝时，这些子集就是 S的边界面。我们进一步限制这些子集，以考虑复苏事件：利用随机向量集合（3），我们定义开半空间

$$H_i = \{\boldsymbol{x} \in \mathbb{R}^d : \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x} < 0\}, \quad i \in I_n^c. \tag{18}$$

根据模型定义（12），在事件$t \in (t_n, t_{n+1})$之间，解必须包含在集合中

$$\tilde{S}_n = S_n \bigcap_{i \in I_n^c} H_i, \tag{19}$$

其中，复苏条件 $\boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y} > 0$ 对所有非活跃物种均不成立。这是边界面 (17) 与由所有半空间 (18) 的交集定义的凸锥的交集，参见例如 [34]。在时间 t_{n+1}，解将离开此集合，方式为以下任一种

$$y_i(t_{n+1}) = 0 \text{ for } i \in I_n \quad \text{(extinction)} \tag{20}$$

$$\text{or } \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y}(t_{n+1}) = 0 \text{ for } i \in I_n^c. \quad \text{(revival)} \tag{21}$$

另一方面，解无法到达（或会排斥解）的点集 S_n 由其补集给出$S_n \setminus S_n$；对于至少一个当前非活跃物种，复苏条件在此成立。直观而言，当足够多的物种处于非活跃状态，即基数 $|I_n|$ 较小，且向量 $\boldsymbol{k}_i$ 没有集中在某个特定方向时，交集（19）就很小。因此，随着不等式约束（$|I_n|$的加入，相空间中可能找到使解的区域会进一步缩小；见图18）3。将 $\boldsymbol{y}$ 视为生态系统中物种组成的测度，这意味着当许多物种处于非活跃状态时，符合条件的组成只占一小部分。利用向量 $\boldsymbol{k}_i$的随机性，可以使这一概念变得精确。下文中，我们不考虑式（ I_n 16）中的精确时间有序集合，而是考虑它们的多样性

$$\gamma_n = \frac{|I_n|}{d} \in [0, 1]. \tag{22}$$

˜ S_n 中属于 S_n 的分数体积为

$$V(\gamma_n) = \frac{\mathrm{vol}_n(\tilde{S}_n)}{\mathrm{vol}_n(S_n)}, \tag{23}$$

其中 $\mathrm{vol}_n(\cdot)$ 表示球面$\{\boldsymbol{x}' \in \mathbb{R}^{|I_n|}$ 的曲面测度：$\|\boldsymbol{x}'\|^2 = d\}$。分数体积是一个随机变量。由于内积 (18) 在 $\boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x} = \sum_{j \in I_n} k_{ij} x_j$ 时可化简为 $i \in I_n^c$，随机性由群落矩阵中对应于非活跃物种的行和对应于活跃物种的列的元素决定：

$$k_{ij} \quad \text{for} \quad (i, j) \in I_n^c \times I_n. \tag{24}$$

由于这些指标对取自互不相交的集合，且相关性 (4) 仅出现在相反的指标对之间，因此分量 (24) 对所有值 $\xi \in [-1, 1]$均为均值为零的独立高斯分布随机变量。现在可以将确定 $V(\gamma_n)$ 转化为一个带符号约束、随时间变化的变体，它源自神经网络和自旋玻璃物理学中著名的 Gardner问题 [28]。我们关注分数体积 (23（下文称为 Gardner体积）如何随离散时间事件t_n、$n = 0$、1、... ...而变化，以及临界值 γ_c，使得$V(\gamma_n)$ 在多样性为 $\gamma_n \geq \gamma_c$时通常非零，而在 $\gamma_n < \gamma_c$时通常为零。这里的“通常”指最可能的取值。由于 Gardner体积的最可能取值通常不同于期望 $\mathbb{E}(V(\gamma_n))$，我们转而考虑淬火期望

$$\Phi(\gamma_n) = \lim_{d \to \infty} d^{-1} \, \mathbb{E}(\log V(\gamma_n)) \tag{25}$$

$$= \lim_{d \to \infty} d^{-1} \log V(\gamma_n), \tag{26}$$

对于固定的多样性值 γ_n。这里，$\mathbb{E}(\cdot)$ 表示对独立条目（24）取期望。在（25）中，我们利用了在极限 $d \to \infty$ 下，量 $\Phi(\gamma_n)$ 是确定性的，因为其方差趋于零，且最可能值与期望相同（例如参见 [35]）。基于 Amit、Campbell 和 Wong 的一项结果，[29]，可以利用复制技巧解析地推导出上述极限的表达式

$$\mathbb{E}(\log V(\gamma_n)) = \lim_{m \to 0^+} m^{-1} \log \mathbb{E}(V(\gamma_n)^m). \tag{27}$$

也就是说，我们首先计算在相同相互作用权重实现下 m 份体积的期望（24），然后取 m 和 d的极限。计算过程很长，但属于标准方法，详见附录A。仿照自旋玻璃的 Edwards-Anderson 序参量 [36]，对于给定的 γ_n，我们可以利用典型重叠

$$q(\gamma_n) = d^{-1}\mathbb{E}(\boldsymbol{y}_1^\top \boldsymbol{y}_2) \in [0,1], \tag{28}$$

˜从相空间中抽取的两个点 $\boldsymbol{y}_1$之间， $\boldsymbol{y}_2 \in S_n$ 在极限 $q(\gamma_n) \to 1^-$ 下，这两点逐渐靠近，分数体积趋于零。假设副本对称性，我们使用鞍点近似确定重叠（A47），并可通过数值方法求解。等价地，将重叠表示为欧几里得范数的函数后，˜中两点之间的典型缩放距离 S_n 为

$$d^{-1/2}\|\boldsymbol{y}_1 - \boldsymbol{y}_2\| = (2 - 2q(\gamma_n))^{1/2}. \tag{29}$$

临界阈值由重叠较大时的极限确定。根据方程（A47），它可简单地表示为

$$\gamma_c = 1/2, \tag{30}$$

即点 $|I_n| = d/2$，此处活跃物种与非活跃物种数量相等。特别地，根据方程（24），阈值（30）以及体积随 γ_n 的变化均与相关强度 ξ 无关。在临界阈值 $\Phi(\gamma_n)$ 处，体积发散至 $-\infty$，见图 5。由此我们得出结论：对于低于临界阈值 $\gamma_n < 1/2$ 的多样性，解 $\boldsymbol{y}(t)$ 通常不会在子集 S_n 上停留任何开区间长度的时间˜。图 4 中的数值结果支持这一结论：沿解的平均最小多样性不会在较大的 d 下低于阈值。结果也支持平均场观点：对于给定的 K 和 $\boldsymbol{y}_0$，动力学所选取的子集序列，其体积平均而言与典型的 Gardner 体积相差不大。若将解初始化于基数比阈值˜低 $|I_0|$的子集上，则意味着 $\boldsymbol{y}_0 \in S_0 \setminus S_0$，并会立即导致若干非活跃物种复苏。将方程（19）中的 H_i 替换为其补开半空间 $H_i' = \{\boldsymbol{x} \in \mathbb{R}^d : \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{x} > 0\}$，则由相同的论证可知，此类初始条件下复苏的物种数量通常小于 $d/2$。临界阈值（30）和重叠（28）是本文的核心。临界阈值决定了群落矩阵 K 的谱性质；在第五节中，我们利用该矩阵结合径向动力学来判定原点的稳定性。在第四节 B 和 C 中考察角变量的长时间动力学时，重叠较大的状态尤为重要。

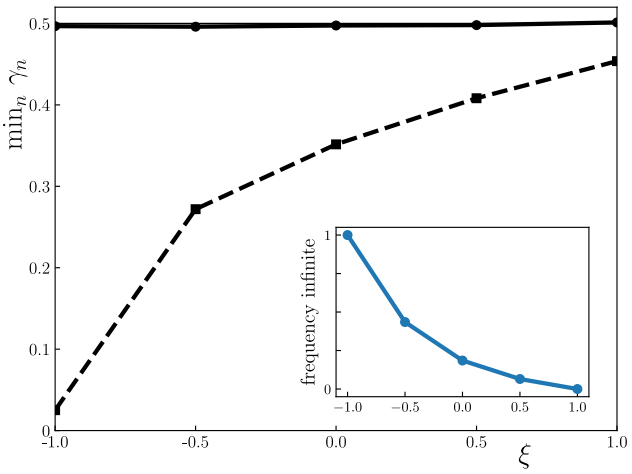

图 4. 活跃物种的最小比例 γ_n 在 $d = 5000$ 的所有灭绝与复苏事件过程中，对相关强度$\xi = -1$，-0.5，0，0.5，1 各取值下的 70 次实现求平均。黑色曲线对应角动力学的事件序列（12）。超出临界阈值 $\gamma_c = 1/2$ 的解并不典型。虚线曲线对应不含复苏事件的模型，见方程（47）。在这种情况下，解可以自由地移动到临界阈值以下。插图显示了当 $d = 200$时，事件序列为无限序列的经验概率。对于相关强度 ξ的每个取值，我们对系统的 200 次实现取平均，并统计被判定为无限序列的事件序列数量。当 $\xi = +1$时，所有序列均为有限序列（见第IV B节）；当 $\xi = -1$时，所有序列均为无限序列（见第IVC节）。若事件间隔时间 $t_{n+1} - t_n$ 不超过阈值 500，且解与主特征向量之间的距离不降至 10^{-10}以下，则该事件序列会被判定为无限序列。

B. 有限事件序列

我们将证明，角度动力学（12）的长期行为包含一个自组织过程，使系统趋向于具有实主特征值和非负主特征向量的群落矩阵。特别是，主特征向量局限于受限子集（19）。这种自组织在正相关 $\xi > 0$的情况下最为普遍。我们首先考虑˜系统在子集 $\boldsymbol{y}(t)$ 上的解，在事件之间 S_n。此时，系统简单地表现为投影到球面上的线性常微分方程。无需考虑完整的群落矩阵 K，只需考虑 $d \times d$ 群落矩阵 K_n，将其简化为˜仅包含活跃物种之间的相互作用， S_n 其定义为

$$K_n = \begin{cases} (k_{ij}) & \text{for } (i,j) \in I_n \times I_n \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases} \tag{31}$$

我们将活跃群落矩阵 K_n 的特征值集合记为

$$\{\lambda_1^n, \ldots, \lambda_{|I_n|}^n, 0, \ldots, 0\}, \tag{32}$$

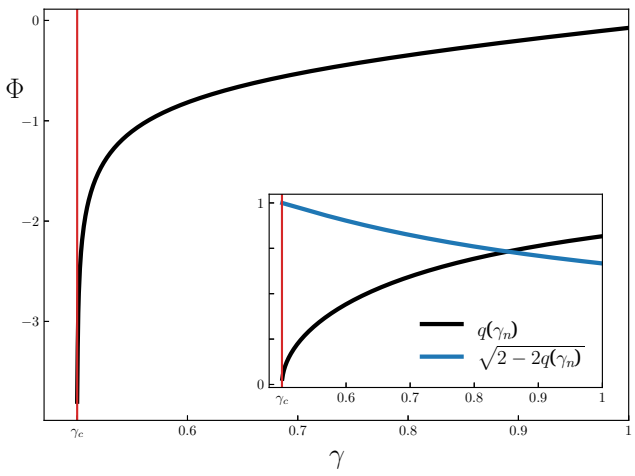

图 5. 淬火平均值 $\Phi(\gamma_n)$, (25)通过数值求解方程(A45)确定。随着多样性降低，分数体积单调减小。在$\gamma_n \to \gamma_c = 1/2$ 临界阈值的极限下， $\Phi(\gamma_n)$发散至$-\infty$。低于临界阈值时，分数体积通常趋于零。插图显示了典型重叠(28)随活跃物种比例变化的情况，该结果通过数值求解方程(A47)得到。随着活跃物种数量减少，重叠单调增加并趋近于极限 $q = 1$。蓝色曲线绘出了相应解之间的典型距离(29)。方程(A47)对重叠的适用范围仅限于重叠较大的情形，但在 $\gamma_n = 1$ 重叠最小的情况下也仍然符合良好，见附录A49。IVA

其中，非活跃物种共同对应一个重数为 $|I_n^c|$的零特征值。接着，我们将对应于活跃物种的特征值的不同实部记为 σ_i^n，并按如下顺序排列：

$$\sigma_1^n > \ldots > \sigma_m^n, \tag{33}$$

对于 $1 \le m \le |I_n|$。当时间 t 位于两个事件之间的区间 $(t_n,\ t_{n+1})$ 内时，曲线 $\boldsymbol{y}(t)$ 是以下方程的解

$$\frac{d\boldsymbol{y}}{dt} = K_n\boldsymbol{y} - L(\boldsymbol{y})\boldsymbol{y}, \tag{34}$$

对于初值 $\boldsymbol{y}(t_n)$。由此可知，方程（12）的完整解从任意 $\boldsymbol{y}(t_0) \in S$出发，都是由系统（34）的一系列柯西问题拼接而成，其初值为 $\boldsymbol{y}(t_n)$，其中 $n = 0$、1、.....。下文假设事件序列是有限的。因此，解最终必定停留在某个~子集 S_N 中，此后不再发生灭绝或复苏事件，且时间 $t > t_N$。与线性微分方程不同，方程（34）的解仅取决于增长率（33）的排序，而非其正负。这可归因于决定特征值实部符号的参数 β 不再出现在因式分解后的动力学方程（12）中。因此，我们不再将解分解到中心、稳定和不稳定不变子空间，而是利用排序（33）将其分解为中心、主导和非主导不变子空间（另见 [37,引理 4.1。2]）

$$\mathbb{R}^d = W_0^N \oplus W_1^N \oplus W_2^N. \tag{35}$$

这里， W_0^N是由非活跃物种的零特征值定义的中心子空间，并由以下标准基向量集合张成： $\{e_i\}$ ，其中 $i \in I_N^c$。主导子空间和非主子空间是以下直和

$$W_1^N = \bigoplus_{\Re\lambda_i^N = \sigma_1^N} E_i^N, \quad \text{and} \quad W_2^N = \bigoplus_{\Re\lambda_i^N < \sigma_1^N} E_i^N, \tag{36}$$

分别取遍实广义特征空间E_i^N，对应于（复）特征值 λ_i^N。每个 E_i^N至多为二维，因为随机矩阵 K_N 的特征值几乎必然互不相同[1]。主导子空间决定了解的长期行为。~为此，我们将初始条件 $\boldsymbol{y}(t_N)$ 在 S_N上唯一地写成 $\boldsymbol{y}_N = \boldsymbol{w}_1 + \boldsymbol{w}_2$ 其中$\boldsymbol{w}_{1,\,2} \in W_{1,\,2}^N$。由方程（6）可知，当 $t > t_N$ 时，解为

$$\boldsymbol{y}(t) = d^{1/2}\left(\frac{e^{tK_N}\boldsymbol{w}_1}{\|e^{tK_N}\boldsymbol{y}_N\|} + \frac{e^{tK_N}\boldsymbol{w}_2}{\|e^{tK_N}\boldsymbol{y}_N\|}\right). \tag{37}$$

带有 $\boldsymbol{w}_1 \neq 0$ fill 的初始条件几乎覆盖整个集合 S_N，例外是那些完全包含在子空间 W_2^N 中的点，其中 $\mathrm{vol}_N(W_2^N \cap \tilde{S}_N) = 0$。渐近地， $\|e^{tK_N}\boldsymbol{y}_N\|$ 因而必须以指数主导增长率 σ_1^N 增长，并主导所有在 W_2^N 中演化的分量，其增长率至多为 $\sigma_2^N < \sigma_1^N$，即

$$\frac{\|e^{tK_N}\boldsymbol{w}_2\|}{\|e^{tK_N}\boldsymbol{y}_N\|} = O\big(e^{(\sigma_2^N - \sigma_1^N)t}\big), \quad \text{as } t \to \infty. \tag{38}$$

由此可知， $\boldsymbol{y}(t)$最终必然趋向于交集 $W_1^N \cap \mathrm{cl}\ \tilde{S}_N$，其中 cl $\cdot$表示集合闭包。根据假设，该交集非空，否则 $t > t_N$就会发生灭绝或复苏事件。接下来，我们考察决定主导子空间 W_1^N的实子空间 E_i^N，以证明该子空间是一维的。假设 W_1^N包含若干个 E_i^N，它们对应于共轭特征值对，这意味着 $e^{tK_N}\boldsymbol{w}_1$ 是振荡的。此时，主导不变子空间上的投影解$d^{1/2}e^{tK_N}\boldsymbol{w}_1/\|e^{tK_N}\boldsymbol{w}_1\|$ 要么是周期的，要么是准周期的，并且必然会在有限时间内离开S_N。方程（37）和（38）表明，解 $\boldsymbol{y}(t)$最终也会如此，从而导致 $t > t_N$发生另一次事件。因此， W_1^N是由对应于特征值 σ_1^N的单个实特征向量 $\boldsymbol{v}_1^N$张成的线性子空间。有限事件序列由此意味着，群落矩阵 K_N 满足可行性条件[2]。

$$W_1^N = \mathrm{span}\,\boldsymbol{v}_1^N, \quad \text{and} \quad d^{1/2}\frac{\boldsymbol{v}_1^N}{\|\boldsymbol{v}_1^N\|} \in \tilde{S}_N. \tag{39}$$

[1]直至对应于非活跃物种的零特征值（32）。[2]这里我们忽略投影特征向量位于边界 cl $\tilde{S}_N \setminus \tilde{S}_N$中的可能性。在这种情况下，灭绝序列不一定是有限的（参见第 IV C节）。

根据上一节，对于较大的 d，可行性还受到以下条件的进一步约束：$\gamma_N \geq 1/2$ 当 d较大时活跃物种所占的比例。示例见图3b。我们将式（39）中的投影特征向量记为$\boldsymbol{p}_N$。它是动力学的一个稳定平衡点

$$\lim_{t\to\infty} \boldsymbol{y}(t) = \boldsymbol{p}_N. \tag{40}$$

更一般地，对于任何满足条件（39）的 S_N，我们都可以关联一个稳定平衡~$\boldsymbol{p}_N$ 及其相应的吸引域，即所有初始点 $\boldsymbol{y}$（t_0）$\in S$ 收敛至该平衡态的集合。我们注意到，对于动力学映射到 S_N 的所有~初始点，收敛性（40）并无保证，因为在趋近吸引子的过程中，可能发生“意外”的灭绝或复苏事件，见图6。即使解到达了非常接近平衡态的子集，且其与平衡态的欧几里得距离随时间严格递减，也可能出现这种情况。非主导方向（38）的衰减速率由间隙 $\sigma_1^N - \sigma_2^N$决定。由于活跃群落矩阵具有随机性，该间隙通常为 $d^{-1/2}$ 量级（见 [38]）。因此，随着 d增大，收敛至平衡态的过程会越来越慢。最后，我们考虑吸引域可能因吸引域边界$W_2^N \cap \tilde{S}_N \neq \emptyset$的存在而进一步受限；在这种情况下，解可能收敛至 $\boldsymbol{p}_N$ 或 $-\boldsymbol{p}_N$。后者不可行，并会导致复苏或灭绝事件。与~中点之间的典型重叠（28）不同，随机矩阵K_N的特征向量之间的典型重叠不能任意增大[3]（[39]见情形$\xi = 0$）。因此，在大重叠 q（γ_n）的区域内，我们不会发现可行相空间$\tilde{S}_N$同时与W_1^N和W_2^N相交。

数值结果表明，只有在重叠较大的情况下，平衡态才会平均出现。这与随机洛特卡-沃尔泰拉系统的研究结果一致 [16],，其中推导出平衡态下的预期多样性 γ_N 为 γ_c，前提是满足对角稳定性假设（另见第VII节）。值得注意的是，通过调整活跃物种，系统会自组织成一个群落矩阵 K_N，其主特征向量不仅是非负的，而且高度~局限于子集 S_N 中，而该子集仅占相空间中极小的 Gardner 体积（23）。这也意味着，尽管平衡态可能具有较大的吸引域，却仍易受扰动影响。初值 $\boldsymbol{y}_0 = \boldsymbol{p}_N + \boldsymbol{u}_0$ 对应的解在扰动足够小时会直接回到平衡态 $\boldsymbol{u}_0$，但当 $d^{1/2}\|\boldsymbol{u}_0\|$ 超过典型距离（29）时，就会发生复苏事件。随着 $\gamma_n \to \gamma_c$ 该距离趋于零。

正相关：当解收敛到一个平衡态时，动力学涉及一个朝着可用的最大增长率σ_1^n进行优化（选择）的过程。对于足够长的区间（t_n, t_{n+1}），解最终会减小活跃物种 I_n到主导子空间（36）的距离。在强正相关 $\xi \to 1^-$ 的极限下，群落矩阵 K_n 为对称矩阵，具有实特征值 σ_i^n 和正交特征向量 $\boldsymbol{v}_i^n$。对于对称随机矩阵，我们可以假设主特征空间始终是一维的，并将主导子空间和非主子空间（36）分别写为 W_1^n =span($\boldsymbol{v}_1^n$)和W_2^n = span($\boldsymbol{v}_i^n$: $i > 1$)。在这种情况下，优化过程通过方程（13）中定义的缩放二次型 $L(\boldsymbol{y})$ 明确表示。每个 K_n 的二次型极值点由投影特征向量 $d^{1/2}\boldsymbol{v}_i^n/\|\boldsymbol{v}_i^n\|$给出。沿着解 $\boldsymbol{y}(t)$，在时间（t_n, t_{n+1}）内，我们有

$$\frac{d}{dt}L(\boldsymbol{y}(t)) = \nabla L(\boldsymbol{y})^\top (K_n\boldsymbol{y} - L(\boldsymbol{y})\boldsymbol{y}) \tag{41}$$

$$= 2d^{-1}(\|K_n\boldsymbol{y}\|^2 - L(\boldsymbol{y})^2) > 0, \tag{42}$$

根据柯西-施瓦茨不等式，假设 $\boldsymbol{y}(t_n)$ 尚未包含在 W_1^n 或 W_2^n 中。由于二次型在复苏事件和灭绝事件期间的时间上也连续，因此我们得到单调性

$$L(\boldsymbol{y}(t)) < L(\boldsymbol{y}(s)), \quad \text{for all } t < s. \tag{43}$$

因此，在强正相关的极限下，动力学大大简化。任意初始点$\boldsymbol{y}(t_0) \in S$ 都必须收敛到一个平衡点 $\boldsymbol{p}_N$~，该平衡点位于满足可行性条件（39）的子集 S_N 中。一般而言，灭绝序列是有限的[4]。关于 43）的单调性 L 并不意味着事件序列 I_n 必定完全由复苏事件或灭绝事件构成。但这意味着，如果解在较晚时刻再次返回~到子集 S_n，那么它必定是在更高的“能量”下返回，即位于次水平集上

$$\{\boldsymbol{y} \in \tilde{S}_n : L(\boldsymbol{y}) > L(\boldsymbol{y}(t_{n+1}))\}, \tag{44}$$

随着相关强度的增加 $\xi \in [0,1]$，角向动力学变得更加类梯度（43），因为群落矩阵中相反位置的元素对（k_{ij}, k_{ji}）变得更加对称。我们由此得出结论：在强正相关条件下，平衡态动力学占主导地位，且系统持续自组织，使群落矩阵趋向于具有强局域化非负主导特征向量的形式。图4中的数值结果表明，在整个范围 $\xi \in [0,1]$内，平衡态动力学都占主导地位。第V节将探讨这一点对径向动力学的影响，而径向动力学决定了系统的整体稳定性。

[3] 对于正规矩阵，由于正交性，这一点显而易见；但对于非正规随机矩阵的相邻特征值所对应的特征向量，则并非如此。

[4] 再次忽略平衡态位于 $\tilde{S}_N$ 边界上的特殊情形。

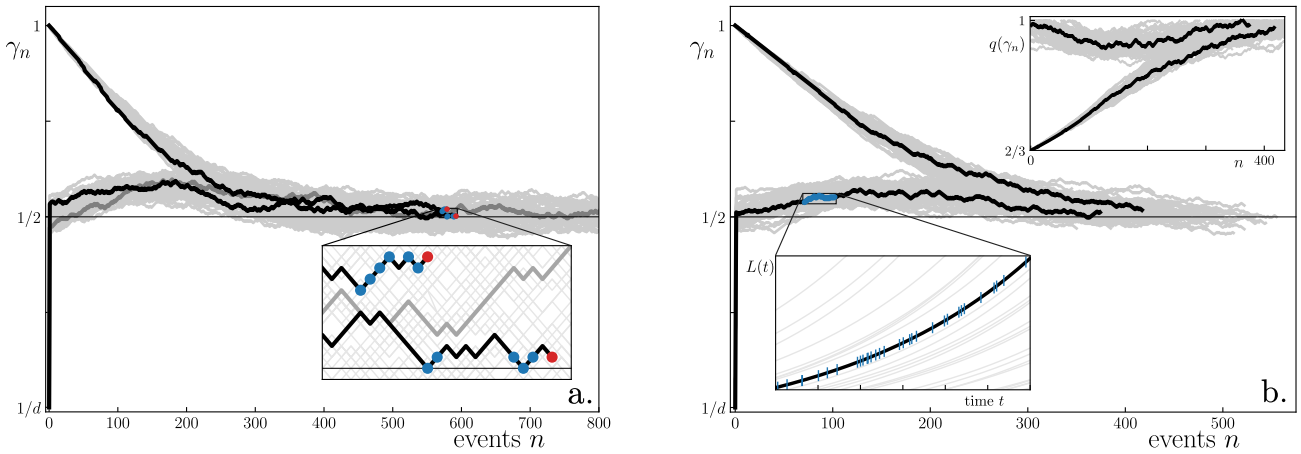

图 6. 样本解中多样性 γ_n 随时间的变化（离散时间事件 t_n），对应于具有随机初始物种组成 $\boldsymbol{y}_0$、基数固定为 $|I_0| = d$ 或 $|I_0| = 1$ 的 $d = 500$。a. 非相关情形，$\xi = 0$。事件序列可以是有限的，即解收敛到平衡态（例如以黑色突出显示的两条曲线）；也可以是无限的（例如以深灰色突出显示的曲线）。对于 $|I_0| = 1$，系统立即发生一次大规模复苏事件，向临界阈值 $\gamma_c = 1/2$ 靠近。插图展示了有限序列中的最终事件。集合 I_n 中的 K_n 满足可行性条件（39），但发生了以蓝色标记的“偶然”灭绝或复苏事件。最终解收敛到平衡态之前的最后一次事件以红色标记。b. 对称情形，$\xi = 1$。所有样本解均收敛到平衡态，且灭绝序列的长度有限，为 $N < 600$。下方插图展示了下方黑色样本解在约 30 个事件 n 期间的能量 $L(t)$ 随时间的变化，这些事件以蓝色标记。尽管这些事件既包括灭绝也包括复苏，能量始终随时间严格递增，见（43）。上方插图展示了由（A47）确定的重叠 $q(\gamma_n) \in [2/3, 1]$ 随时间的变化。对于低于临界多样性阈值的值 $\gamma_n < 1/2$，重叠未定义。

C. 无限事件序列

我们考虑一个解 $\boldsymbol{y}(t)$，对于矩阵39按时间排序的序列 K_n，其可行性条件（39）始终不成立。这意味着主导子空间 W_1^n始终至少包含一个实特征子空间，该子空间对应于一对共轭特征值。第IVB 节中的论证˜进而表明，解会在有限时间内离开每个子集 S_n，且事件序列（16）是无限的。此时的长时间动力学比事件序列有限的情形更加丰富；我们不再发现有自组织过程按照条件（39）所述的方式重构群落矩阵。尤其是，我们无法使用简单的渐近式（38），因为解在区间（W_1^n，t_n，t_{n+1}）内不一定会缩短与之间的距离。由于可能的集合（19）只有有限个，因此必定存在一个指标 N，使得当 $t \geq t_N$ 时，解会在各集合之间移动

$$\tilde{S}_{N+j}, \quad j = 0, \ldots, m-1, \tag{45}$$

每个都被访问无穷多次。 $\boldsymbol{y}$（t）向集合（45）并集的一个子集演化。解可能到达给定子集所需的事件数量随维数 d变化。我们考虑子集（45）构成具有最小周期 $p \in \mathbb{N}$ 的周期序列的情形，使得

$$\tilde{S}_{N+j+p} = \tilde{S}_{N+j}, \quad j = 0, \ldots, m-1. \tag{46}$$

在最简单的情况下，有 $p = m$，且解总是从某个子集到达序列中的一个子集，并通过同一事件到达同一个子集，即灭绝（20）或复苏（21）。我们的数值实验表明，沿着周期性子集序列（46）演化会使$\boldsymbol{y}$(t收敛到一个解 $\boldsymbol{y}_p$(t，该解在时间上是周期性的，即 $\boldsymbol{y}_p(t+T) = \boldsymbol{y}_p(t)$，其最小周期为 $T > 0$。我们发现，沿这些稳定周期轨道的多样性 γ_{N+j} 接近临界值 1/2。与平衡态类似，˜这意味着这些子集 S_{N+j} 的 Gardner 体积较小，且周期轨道高度局域化并对扰动敏感，见方程（29）。值得注意的是，由于分段定义系统的解仅在正向时间上唯一，时间周期解可以在有限时间内达到。

负相关： 对于随机群落矩阵 K，我们预期实轴上的特征值数量会随着相关强度的增加而减少 ξ（比较 [40]），在 $\xi < 0$的情况下。这使系统较难达到满足可行性条件（39）的活跃群落矩阵。与强正相关的情况相对应，我们可以预期，在强负相关区域，无限事件序列将占主导地位。在极限 $\xi \to -1^+$下，任何活跃群落矩阵的特征值都是纯虚数，所有事件序列都必定是无限的。数值结果显示，在此区域还存在第三种长期行为：解既不收敛到平衡态，也不收敛到周期轨道，而是在临界多样性 γ_c附近探索可能物种组成的大片区域。我们认为这是由于 $\boldsymbol{y}$(t) 是

准周期解在每个区间（t_n，t_{n+1}）上的投影。在此我们可以将强负相关情况下的无限事件序列，与一种移除了复苏事件可能性的最小模型变体（5）进行比较，这很有意思。也就是说，我们考虑角动力学

$$\frac{dy_i}{dt} = \begin{cases} \boldsymbol{k}_i^\top \boldsymbol{y} - L(\boldsymbol{y}) y_i & \text{for } i \in I_{\boldsymbol{y}} \\ 0 & \text{for } i \in I_{\boldsymbol{y}}^c. \end{cases} \tag{47}$$

在这个系统中，事件序列仅由灭绝事件组成，且是有限的；此外，系统不受相空间 S_n 由半空间交集（19）所施加的限制。可行性条件（39）简化为存在一个非负实主特征向量。随着时间推移，多样性严格递减；为了找到这样的特征向量，群落矩阵会随着越来越多的物种灭绝而不断缩减。因此，当可行性条件始终不满足时（例如$\xi = -1$），系统必然会彻底崩溃。数值结果表明，对于所有 ξ取值，系统（47）都会在临界阈值（30）以下崩溃，见图 4。对于 $\xi = -1$，这种崩溃很难通过数值方法完全解析，因为随着系统趋近完全灭绝，振荡会变得越来越缓慢。复苏事件为系统提供了一种机制，使其在过多物种不活跃时能够恢复多样性。我们指出，即使在序列中的某些事件发生时可行性条件已经满足，事件序列仍可能是无限的 n，这是由于上一节所述的偶然灭绝。另一种可能是，在特殊情况下，解会收敛到一个平衡态，而该平衡态包含在某个子集的边界上。

V. 径向动力学：稳定性问题

现在我们考虑增长率的动力学 ρ，其由方程（14）确定，并由角动力学的解$\boldsymbol{y}$（t）驱动。方程（ $\boldsymbol{y}$（t）的一个解定义了在 $\mathbb{R}$34 上的简单非自治微分方程

$$\frac{d\rho}{dt} = L(t) - \frac{\beta}{\alpha}, \tag{48}$$

其中 $L(t) = L(\boldsymbol{y}(t))$。直接积分可得解

$$\rho(t) = \rho_0 + \int_0^t L(s)\, ds - \frac{\beta}{\alpha} t. \tag{49}$$

利用增长率 ρ，我们可以判断系统的总范数 $\|\boldsymbol{x}\|$（5）是会指数级减小（完全灭绝），还是会变得很大（无界增长）。对于角动力学而言，只有排序关系（33）很重要；而总范数的动力学则取决于增长能否超过死亡项 β/α 由内禀衰减率 β 以及对标准差进行缩放的参数 α决定。为了考察完整系统（5）原点的稳定性，我们将初值 $\boldsymbol{x}_0$ 的李雅普诺夫指数定义为

$$\lambda(\boldsymbol{x}_0) = \limsup_{t\to\infty} t^{-1} \rho(t). \tag{50}$$

如果对于 $\boldsymbol{x}_0$，$\lambda(\boldsymbol{x}_0) < 0$，我们称原点是稳定的。注意，李雅普诺夫指数与初始总种群 ρ_0无关。

A. 有限事件序列

我们首先考虑将 ˜限制于平衡点 $\boldsymbol{p}_N \in S_N$ 并具有有限灭绝序列的角动力学。在这种情况下，只需考虑最终灭绝事件之后的时间 $t > t_N$。利用 $\boldsymbol{p}_N$ 是实主特征值 σ_1^N对应的投影特征向量，我们得到

$$\lambda(\boldsymbol{x}_0) = \lim_{t\to\infty} t^{-1} \int_{t_N}^t L(s)\, ds - \frac{\beta}{\alpha} \tag{51}$$

$$= L(\boldsymbol{p}_N) - \frac{\beta}{\alpha} \tag{52}$$

$$= \sigma_1^N - \frac{\beta}{\alpha}. \tag{53}$$

˜在最终子集 S_N 上，系统是线性的，因此李雅普诺夫指数就是平移后的群落矩阵 $K_N - \beta/\alpha$的实主特征值。如果 $\sigma_1^N < \beta/\alpha$，原点是稳定的。然而，与光滑线性系统不同，最小非线性模型的李雅普诺夫指数明显取决于初始条件。对于群落矩阵的某个给定实现，最终活跃群落矩阵 K_N 的谱性质取决于角动力学收敛到哪些（可能有多个）可行平衡态 $\boldsymbol{p}_N$。在该模型中，原点的稳定性意味着系统无法自我维持，并会完全消亡。我们利用分量的随机性k_{ij}，比较按时间排序的群落矩阵序列 K_n 在 $n = 0$，1，.....，N中的谱。根据 May 判据 [12]，在所 traversed 的子集 ˜S_n 上测得的原点稳定性

$$\sigma_1^n < \frac{\beta}{\alpha}, \tag{54}$$

随离散时间事件而变化 t_n。第 K 节中定义的群落矩阵 II 是一个具有$N(0, d^{-1})$分量的随机矩阵，其相关强度为 ξ，在对称情形与反对称情形之间进行插值。对于 $\xi \in (-1,1)$，其谱分布遵循椭圆定律，且不存在离群值 [41]。根据构造，方程（中的活跃群落矩阵的非零元素也具有相同性质31）。在 $d \to \infty$ 极限下，

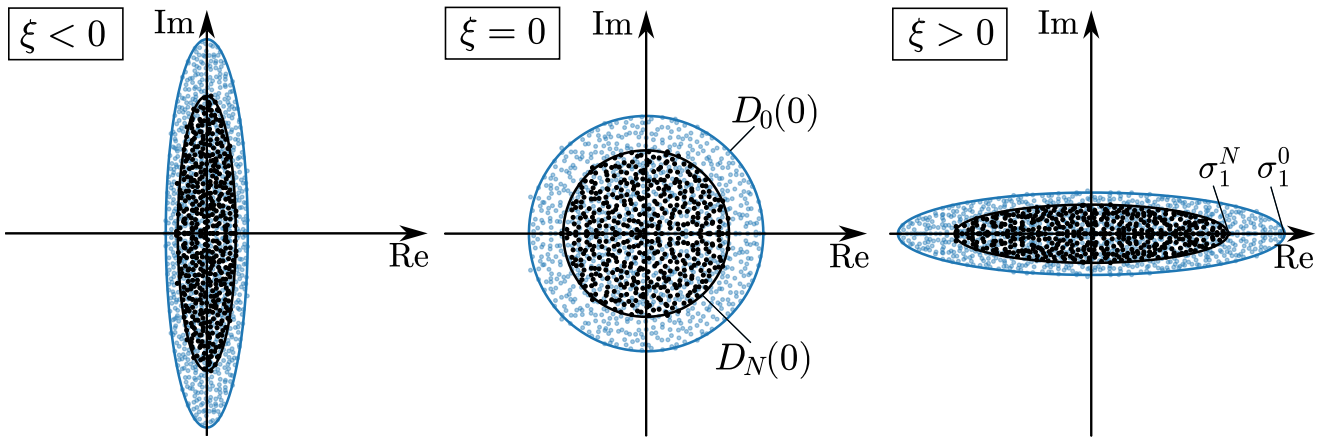

图 7. 初始群落矩阵的谱 $K_0 = K$ 与渐近群落矩阵的谱 K_N 在$d = 1000$ 取 $\xi = -0.65$、0，0。65 时的比较，每幅图对应动力学的一次单独实现。对于初始群落矩阵，所有特征值都位于蓝色椭球 D_0 内（仅有微小误差）。最终灭绝事件 N 发生后，活跃群落矩阵的谱收缩至椭球 D_N 内，其长轴宽度约为 $2^{-1/2}(1+\xi)$，仅有微小误差。水平方向上的谱收缩会影响主增长率 σ_1^N，正相关越强，这种影响越大 $\xi > 0$。主增长率 σ_1^n 的动力学如图8a 所示。

活跃群落矩阵的特征值（32）分布（除去退化的零特征值）在子集

$$D_n(\xi) = \left\{ z \in \mathbb{C} : \frac{\Re z^2}{(1+\xi)^2} + \frac{\Im z^2}{(1-\xi)^2} \le \gamma_n \right\}, \qquad (55)$$

复平面 [30], 见图7。椭圆 D_n（ξ）会随多样性 γ_n变化。尤其是，主增长率σ_1^n 与半轴（$1+\xi$）$\gamma_n^{1/2}$密切相关。由于临界阈值 γ_c （30）独立于相关强度，因此当 ξ较大时 d，我们可以对主增长率作出如下非正式估计：

$$2^{-1/2}(1+\xi) \le \sigma_1^n \le 1+\xi, \qquad (56)$$

对所有 $n = 0$，1，.....，N误差很小。在这里，上界对应于 $\gamma_n = 1$ 所有物种均处于活跃状态的情形，下界对应于临界阈值$\gamma_n = 1/2$ 此时不活跃物种的数量最多。示例见图 7。因此，Lyapunov 指数由一系列经典的 May 式稳定性问题决定（54）：当足够多的物种处于不活跃状态时，谱收缩，原点的稳定性在区间（t_n，t_{n+1}）上增强。类似地，如果足够多的物种恢复活跃状态，谱就会扩张，原点的稳定性随之降低。[5] 对于一个没有负值的群落矩阵 K 条目（例如图的邻接矩阵，），系统（5）不会发生灭绝事件，因为非负锥 C 具有正向不变性。假设所有物种初始时均处于活跃状态，$K_0 = K$，则在这种情况下，原点对 $\beta/\alpha < 1+\xi$ 是不稳定的。相比之下，对于我们的中心正态分量情形，灭绝事件可以使原点在整个范围内稳定

$$2^{-1/2}(1+\xi) \le \beta/\alpha \le 1+\xi, \qquad (57)$$

另请参见图9。文献 [10]将这种稳定性间隙作为连接度方面的膨胀混沌边缘进行了研究c ，研究对象是具有随机图结构的群落矩阵，情形为 $\xi = 0$。这等价于对标准差 $\alpha = c^{1/2}$ 进行缩放，见（57）。

在正相关 $\xi > 0$的情况下，椭圆集合沿水平方向发生形变。根据方程（57），主增长率 σ_1^n 在互易相互作用下随事件变化得更为显著，也就是说，互易相互作用的稳定性间隙最大，非互易相互作用的稳定性间隙最小。假设角动力学始终朝着 γ_c附近的某个平衡态演化，这不会影响文献 [43]中所确立的稳定性判据层次：也就是说，对于非互易相互作用，原点最有可能稳定；而对于互易相互作用，原点最不可能稳定。示例见图 7 和 8。

对称矩阵 $\xi \to 1^-$ 的极限给出实数轴上的区间

$$D_n(1) = [-2\gamma_n^{1/2}, 2\gamma_n^{1/2}], \qquad (58)$$

[5] 只有对于对称矩阵 $\xi = 1$，单次灭绝（或存活）事件才必然会使谱收缩（或扩张），因为此时柯西交错不等式成立。

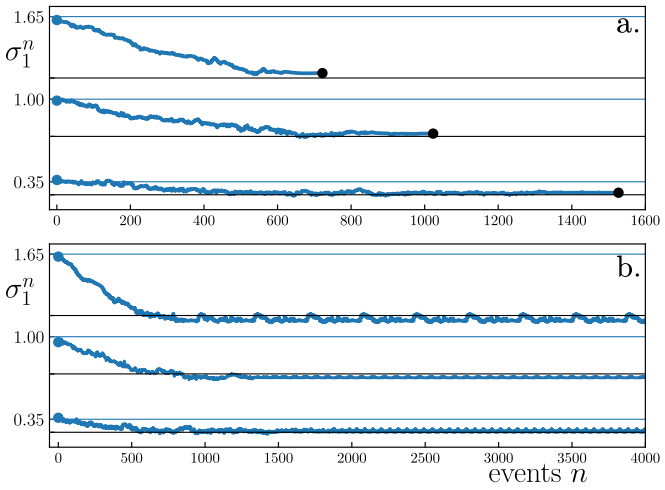

图 8. 群落矩阵谱中主增长率随时间的变化对比，针对 $K_0 = K$ 对于 $d = 1000$ 对于 $\xi = -0.65$，0，0。65，每种情况均对应动力学的一次单独实现。蓝色和黑色水平线分别表示稳定性间隙的上界和下界（56）。**a.** 有限事件序列的最终群落矩阵主增长率 K_N 以黑点表示。图 K_0 和 K_N 的完整谱见图 7。当互易性为正时 $\xi > 0$，初始增长率最大，但在决定物种组成的径向动力学作用下下降幅度也最大。当互易性为负时 $\xi < 0$，初始增长率最小，但下降幅度也最小。**b.** 无限事件˜序列趋近于周期性子集序列 S_n 附近 γ_c，见方程（46），其主增长率呈周期性。

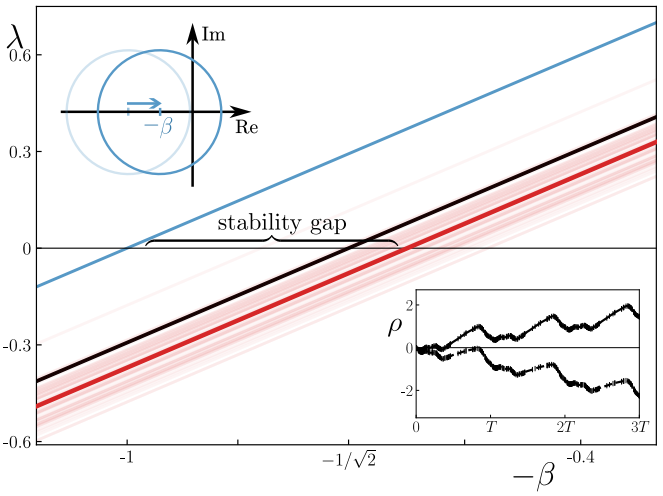

图 9. 有限事件序列（黑线）与无限事件序列（红线）的李雅普诺夫指数比较，适用于 $\alpha = 1$ 和 $\xi = 0$。每条红线对应群落矩阵 K 和 $\boldsymbol{y}_0$ 的一种实现，该实现下事件序列为无限序列。对于同一种实现，随着 β 变化，不存在随机波动，因为角动力学与其无关。减小 $\beta > 0$ 相当于将群落矩阵的谱向右移动。左上方示意了 $K - \beta$时的情况。对于有限事件序列，使原点变得不稳定的衰减率临界值 β $\lambda(\boldsymbol{x}_0) = 0$ 受值 $2^{-1/2}$限制。对于 $d = 100$，无限序列的衰减率临界值 $\beta \approx 0.62 < 2^{-1/2}$ 是对 60 种实现取平均所得。下方插图展示了周期解的示例 $\rho(t)$：李雅普诺夫指数为正时（无界增长），为负时（完全灭绝）。

其谱分布遵循半圆律（例如参见 [44]）。

B. 无限事件序列

我们考虑具有无限事件序列的角动力学，其中解在有限时间内趋于或达到一个周期解 $\boldsymbol{y}_p(t) = \boldsymbol{y}_p(t+T)$，其最小周期为 T，且包含于子集的并集（45）中。此时李雅普诺夫指数可简化为

$$\lambda(\boldsymbol{x}_0) = \frac{1}{T}\int_0^T L(s)\,ds - \frac{\beta}{\alpha} \tag{59}$$

$$= \frac{1}{T}\sum_{j=0}^{m-1}\int_{t_{N+j}}^{t_{N+j+1}} \boldsymbol{y}_p(s)^\top K_{N+j}\boldsymbol{y}_p(s)\,ds - \frac{\beta}{\alpha}. \tag{60}$$

这里，$t_{N+j+1} - t_{N+j}$ 是在序列中相空间子集 S_{N+j}内停留的时间。原点的稳定性不再由 May 判据（54）决定，而是取决于解在集合中停留的时间

$$\{\boldsymbol{y} \in \tilde{S}_{N+j} : \boldsymbol{y}^\top K_{N+j}\boldsymbol{y} < \beta/\alpha\}. \tag{61}$$

总种群严格递减的 $\frac{d\rho}{dt} < 0$。特别是，对于无限事件序列，原点即使活跃群落矩阵 K_{N+j} 具有正的主增长率，也可能是稳定的 $\sigma_1^{N+j} - \beta/\alpha > 0$，对于周期性子集序列中的所有 $j = 0$、……、$m-1$（46）。通过数值计算我们发现，对于无限序列，当 $\beta/\alpha < 2^{-1/2}(1+\xi)$ 时，原点确实平均保持稳定，见图 9中的粗红线。这些结果表明，无限事件序列对原点的稳定作用强于有限事件序列。

VI. 非线性扩展

我们简要考察该模型的一种非常简单的非线性扩展（5）。我们的目标是重新解读这样一种情形：在上一节讨论的径向动力学中，原点是不稳定的。在这种情况下，解 $\boldsymbol{x}(t)$（5）无界。迄今为止，我们将这种情形解释为：相互作用结构使生态系统即使没有外部物种流入，也能自我维持。现在，我们使动力学具有耗散性，从而使此前无界的解不再发散，而是演化至一个不同于原点的新吸引子。实现这一点的最简方式是扩展

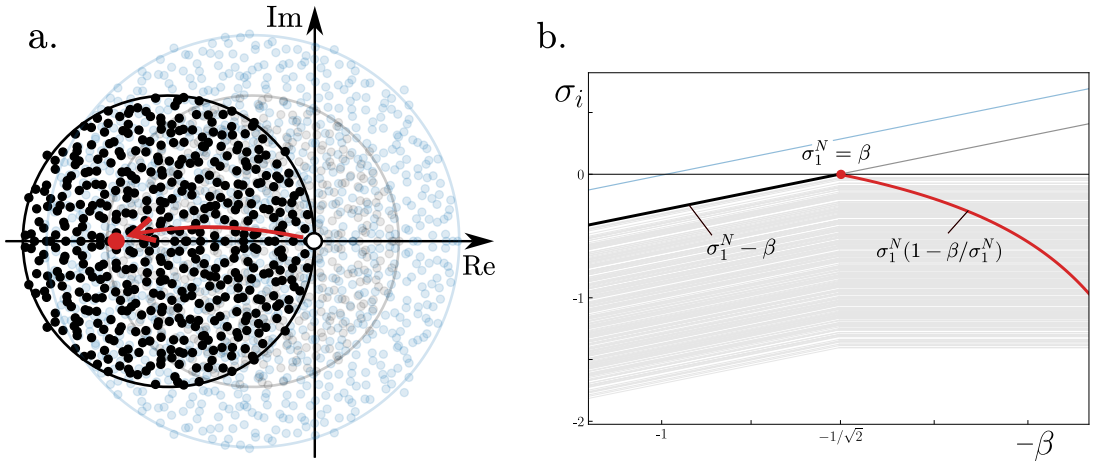

图 10. a. 对单次 K实现，将原点处在 $t=0$下由 $K_0-\beta$给出的线性化（浅蓝色）和在 $t>t_N$下由 $K_N-\beta$给出的线性化（浅灰色）的谱，与新平衡点 (68) 处的线性化（黑色实线）进行比较。主实特征值 σ_1^N移至 $\sigma_1^N(1-\beta/\sigma_1^N)$，进入主体谱内部。参数值为 $d=1000$、$\alpha=1$和 $\beta=0.3$。b. 内禀衰减率 $\beta>0$在区间 $\beta\in[0.3,1.1]$内变化，使谱发生偏移。当 $\beta=1$时，完整群落矩阵 K的主增长率 σ_1^N穿过零点。当 $\beta=2^{-1/2}$时，即使对于最大程度缩减的群落矩阵 K_N，原点也变得不稳定。对于恒定 α时原本无界的解，现在会收敛到新的稳定平衡 $\boldsymbol{x}_N$。

因子 $\alpha>0$，即将标准差缩放为非负锥 C 上的光滑函数 $\alpha(\boldsymbol{x})$。这里我们将考虑以下情形

$$\alpha(\boldsymbol{x})=1-\frac{\|\boldsymbol{x}\|}{A}, \tag{62}$$

对于类似承载容量的数 $A>0$。我们将此函数 α 视为一种代谢标度。它降低物种之间的相互作用强度，直到内禀衰减率 $\beta>0$ 占据主导地位。我们在相空间上考虑扩展模型

$$C'=\{\boldsymbol{x}\in C:\|\boldsymbol{x}\|<A\}. \tag{63}$$

该扩展的简洁性在于，在最小非线性模型（5）中替换 $\alpha\mapsto\alpha(\boldsymbol{x})$ 后，进行极分解，角动力学保持不变。由于该函数具有径向对称性，利用 $\|\boldsymbol{x}\|=\exp(\rho)$，我们写作 $\alpha(\|\boldsymbol{x}\|)=\alpha(\rho)$。此时，要将角动力学与径向动力学解耦，需要进行依赖状态的时间重参数化$\tau_{(\boldsymbol{y}_0,\rho_0)}:\mathbb{R}\to\mathbb{R}$（参见例如 [45, 第2章。2]）。因此，有无这一最小扩展时的灭绝序列保持不变。重标度时间下的径向动力学为

$$\frac{d\rho}{dt}=L(\boldsymbol{y})-\frac{\beta}{\alpha(\rho)}, \tag{64}$$

上 $\rho\in(-\infty,$ 对数 $A)$。当 ρ 足够大时，衰减项便占据主导，增长率严格为负。对于模型（5），此前原点不稳定时的解 $\boldsymbol{x}(t)$ $\lambda(\boldsymbol{x}_0)>0$现在必然趋于 C'中的另一个吸引子。我们考虑这一吸引子在以下情形： $\boldsymbol{y}(t)$ 趋于包含在一维子空间 W_1^N中的平衡点（40）。限制在该子空间上时，（64）的平衡点为

$$\rho_N=\log A\left(1-\frac{\beta}{\sigma_1^N}\right). \tag{65}$$

实际上，对于模型（5）的无界解，我们用点（$\boldsymbol{p}_N$，ρ_N）取代了“无穷远处”的吸引子；或者，利用逆变换（15），得到点

$$\boldsymbol{x}_N=A\left(1-\frac{\beta}{\sigma_1^N}\right)\frac{\boldsymbol{v}_1^N}{\|\boldsymbol{v}_1^N\|}, \tag{66}$$

在扩展中。我们可以直接看出，如果满足条件， ρ_N 对于径向动力学是稳定的

$$\sigma_1^N>\beta, \tag{67}$$

得到满足，这与稳定性条件互为补充$\sigma_1^N<\beta/\alpha$（见上一节）。在阈 $\sigma_1^N=\beta$值处，原点变得不稳定，并产生新的平衡态（66）（即原点发生跨临界分岔）。由于径向动力学未发生变化，根据我们对系统（12）的分析可知，点 $\boldsymbol{x}_N$ 对角向扰动是稳定的。我们利用椭圆定律（55），比较$K_N-\beta$在 $t>t_N$处原点的线性化谱，以及新平衡点处的线性化谱。动力学（34）在 $\tilde{S}_N$ 处的线性化给出矩阵（$K_N-\sigma_1^N$）。结合（64）的线性化，可得此时的谱为

$$\{\sigma_1^N(1-\beta/\sigma_1^N),\,\lambda_2^N-\sigma_1^N,\ldots,\lambda_{|I_N|}^N-\sigma_1^N,0,\ldots,0\}, \tag{68}$$

其中，第一个特征值对应径向方向，其余所有特征值都对应角向。跨临界分岔之后，新平衡点处线性化的谱就是 K_N 的谱平移后与虚轴相切，但主导特征值 σ_1^N则移入主体谱，见图10中的红色箭头。由于原点和（67）的稳定性条件互为补充，新平衡态的稳定性层级也随之反转：降低衰减项 β 会使 $\boldsymbol{x}_N$ 先在强互易相互作用下、最后在强非互惠相互作用下稳定。原点越不稳定，新平衡态的特征值σ_1^N（$1-\beta/\sigma_1^N$）就越深入主体谱，见图10。根据方程（65），新平衡态的位置对应于越来越大的总种群值ρ_N。类似地，在角动力学具有吸引性周期解 $\boldsymbol{y}_p$（t）且原点不稳定的情形下，扩展系统存在一个周期解 $\boldsymbol{x}_p$（t）。我们预计，随着内禀衰减项 β 降低，该轨道将位于一个总种群值不断增大的区间内 $[\rho_1, \rho_2]$。

VII. 讨论与展望

值得指出的是，最小非线性模型（5）与生态学和神经网络理论中的其他模型存在一些联系。首先，角动力学（34可视为 Jain-Krishna 自适应网络模型连续时间动力学的一种变体 [21],，其定义在球面而非单位单纯形上（参见第 III 节）。经典的 Jain-Krishna 动力学假设群落矩阵 K 为非负矩阵 [9],，使得非负锥 C 正向不变，且几乎所有解都会收敛到由 Frobenius-Perron特征向量张成的某个子集上的平衡态 [33, 42]。对于本文研究的也包含负元素的群落矩阵，动力学更加丰富，极限集包括平衡态和周期轨道。在此背景下，可行性条件（39）可视为 Frobenius-Perron条件的推广。与 Jain-Krishna 框架不同的是，我们还考虑总种群的动力学。只考虑物种组成会降低问题的维数，并使相空间紧致化。然而，这种做法掩盖了物种组成的稳定吸引子是否实际上对应于总种群趋向完全灭绝，例如参见 [46]。博弈论模型中也存在这一问题：假设玩家人数保持不变，同样可能扭曲对可持续性和风险的判断，例如参见 [47]。在第VI 节中，我们简要讨论了对模型进行的一种最小扩展，以解释种群自我维持并转变至新吸引子的情形。另一个联系是，对于对称群落矩阵，且对各分量没有符号约束时，描述事件间角动力学的方程（34）在神经网络理论中，这种事件间的动力学称为 Oja学习规则 [48]。Oja学习规则也用作主成分分析器，因为对于几乎所有初始条件，它都会收敛到生成该动力学的矩阵的主特征向量[48, 定理 1]。而在我们的情形中，动力学选择的是某个子矩阵的非负主特征向量，该子矩阵局限于一个取决于初始条件的 Gardner体积内。与方程（41）相比，Oja方程有一种更简洁优雅的写法：将其表示为单位球面上的梯度流，称为瑞利商梯度流 [49, 50]。

我们分析的核心参数是互易性 ξ 和多样性 γ_n。互易性决定系统所偏好的解的长期行为，而多样性决定符合条件的物种组成所对应的 Gardner 体积。这些体积由数量随时间变化的线性不等式约束定义，并随多样性增加而减小。体积的计算由 [28], 开创，它结合了几何概率 [34, 51–53] 中的经典结果与自旋玻璃理论 [36]中的方法。线性不等式也出现在广义洛特卡-沃尔泰拉方程的研究中；我们的研究成果也加入了生态学领域中日益增多的、以类似方式结合这些领域的论文之列；例如参见[16, 24, 54]。我们注意到，最小模型中的临界阈值 $\gamma_c = 1/2$及其独立于相关强度这一性质，在定性上与 [16], 中推导出的结果相似；而 [14]此前也通过类似的副本对称假设，将多样性参数与稳定性性质联系起来。我们本可以通过将 Cover 和 Efron 的计数定理 [53, 命题 1] 改用于我们的模型背景，更直接地推导临界阈值。然而，我们在此使用了完整的淬火期望（25），因为我们关注的是事件发生前后分数体积和解之间重叠的明确变化。通过将角动力学的相空间选为上文半径为 $d^{1/2}$的球面，确定给定多样性 γ_n 下符合条件的物种组成这一问题，就转化成了球形感知机中的存储问题（例如参见 [55]）。在此背景下，定义半空间 H_i 的随机向量 $\boldsymbol{k}_i$，就是一组要存储在神经网络中的“模式” $|I_n^c|$，所用权重取自子集 $\tilde{S}_n$。存储问题的核心参数并非 γ_n，而称为容量，其值为模式数与维数之比 $|I_n|$。在这一类比中，最小模型里的模式数量随时间变化，因此存储问题的难度也随之变化。在此背景下，容量表示灭绝物种与现存物种的比值。在本研究中，为了尽可能清楚地展现与经典 Gardner问题的对应关系，我们考察了一个最小非线性模型，其中群落矩阵是全连接的，且没有外部通量或迁移项（参见 [10]）。加入通量项后，Gardner 体积可能变得碎片化且非凸，从而打破所假设的副本对称性；例如参见 [56]。我们认为，更广泛地说，已确立的

神经网络学习理论之间的联系，可能会为复杂生态系统的未来研究开辟新的有趣方向。

致谢

本研究得到欧盟地平线2020研究与创新计划的资助，资助项目为 Marie Sklodowska-Curie EvoGamesPlus，资助编号 955708。

附录 A：Gardner体积计算

我们推导方程（ V）中定义的体积 γ_n。我们的推导遵循 23 中的方法，并针对我们的模型的特定情形进行了调整。我们考虑任意一个基数为 [29]，的子集 $I_n \subset \{1,\dots,d\}$，以及多样性 $|I_n| = N$

$$\gamma = \frac{N}{d}. \tag{A1}$$

只考虑活跃物种子空间即可降低问题的维数。在此情形下，我们将开半空间重新定义为

$$H_\ell = \{\boldsymbol{x} \in \mathbb{R}^N : \boldsymbol{h}_\ell^\top \boldsymbol{x} < 0\} \tag{A2}$$

对于由受限随机向量组成的集合 $\{\boldsymbol{h}_1,\dots,\boldsymbol{h}_{d-N}\} \subset \mathbb{R}^N$，其中 $\boldsymbol{h}_\ell = \boldsymbol{k}_i|_{I_n}$ 表示由 I_n 索引的非零分量构成的子向量。随后我们定义测度

$$\mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}) = \prod_{j=1}^{N} \frac{\mathrm{d}x_j}{B}\theta(x_j)\delta(\|\boldsymbol{x}\|^2 - d) \tag{A3}$$

其中， $\theta(s)$ 是 Heaviside函数：当参数为正时取值为 1， $s > 0$ 否则取值为零。我们加入常数

$$B = \left(\frac{\pi e}{2\gamma}\right)^{1/2}, \tag{A4}$$

作为归一化因子，以确保 d^{-1} 对数 $\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}) \to 0$ 对于 $d \to \infty$，同时保持比值 γ不变。也就是说， B^N 是半径为 $d^{1/2}$ 的球面的完整正向部分的曲面测度中的指数部分。于是，Gardner体积（23）可写为

$$V(\gamma) = \int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}) \prod_{\ell=1}^{d-N} \theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top \boldsymbol{x}). \tag{A5}$$

Heaviside函数的乘积给出半空间交集 $\bigcap_{\ell=1}^{d-N} H_\ell$ 的指示函数，而测度则限制在球面的非负部分上。为使用Replica技巧求平均值，我们首先计算乘积的期望

$$\mathbb{E}(V(\gamma)^m) = \int \prod_{\varrho=1}^{m} \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}^\varrho)\, \mathbb{E}\left(\prod_{\varrho=1}^{m}\prod_{\ell=1}^{d-N} \theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top \boldsymbol{x}^\varrho)\right), \tag{A6}$$

对于 $m \in \mathbb{N}$。指标 ϱ表示副本。我们对方程（ $N(0,d^{-1})$中给出的相互独立的随机变量 $h_{\ell j}$ 取期望。我们应用Heaviside函数的傅里叶表示

$$\theta(s) = \int_{[0,\infty)} \mathrm{d}\lambda\, \delta(s-\lambda) = \int_{[0,\infty)} \mathrm{d}\lambda \int \frac{\mathrm{d}y}{2\pi} e^{iy(s-\lambda)}, \tag{A7}$$

对于每个副本 ϱ。除非另有说明，我们在此约定，积分上下限始终覆盖积分测度所隐含的整个空间。于是

$$\mathbb{E}\left(\prod_{\varrho,\ell} \theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top \boldsymbol{x}^\varrho)\right) = \int_{[0,\infty)^{m(d-N)}} \prod_{\varrho,\ell} \mathrm{d}\lambda_\ell^\varrho \int \prod_{\varrho,\ell} \frac{\mathrm{d}y_\ell^\varrho}{2\pi}\, \mathbb{E}\left(\prod_{\varrho,\ell} e^{i\lambda_\ell^\varrho y_\ell^\varrho + i y_\ell^\varrho \boldsymbol{h}_\ell^\top \boldsymbol{x}^\varrho}\right), \tag{A8}$$

并取期望后，我们得到

$$\mathbb{E}\left(\prod_{\varrho,\ell} e^{i\lambda_\ell^\varrho y_\ell^\varrho + i y_\ell^\varrho \boldsymbol{h}_\ell^\top \boldsymbol{x}^\varrho}\right) = \prod_{\ell,j} e^{i\sum_\varrho \lambda_\ell^\varrho y_\ell^\varrho} \mathbb{E}\left(e^{i h_{\ell j}\sum_\varrho y_\ell^\varrho x_j^\varrho}\right) \tag{A9}$$

$$= \prod_{\ell,j} e^{i\sum_\varrho \lambda_\ell^\varrho y_\ell^\varrho - \frac{1}{2d}(\sum_\varrho y_\ell^\varrho x_j^\varrho)^2} \tag{A10}$$

$$= \prod_{\ell} e^{i\sum_\varrho \lambda_\ell^\varrho y_\ell^\varrho - \frac{1}{2}\sum_\varrho (y_\ell^\varrho)^2 - \sum_{\varrho<\sigma} y_\ell^\varrho y_\ell^\sigma \left(\frac{1}{d}\sum_{j=1}^N x_j^\varrho x_j^\sigma\right)}, \tag{A11}$$

其中我们利用了指数函数第二项中的 $\|\boldsymbol{x}^\varrho\|^2 = d$ 。现在，我们可以将关于 ℓ 索引的积分因式分解为

$$\mathbb{E}\left(\prod_{\varrho,\ell}\theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top \boldsymbol{x}^\varrho)\right) = \left(\int_{[0,\infty)^m}\prod_\varrho \mathrm{d}\lambda^\varrho \int\prod_\varrho \frac{\mathrm{d}y^\varrho}{2\pi} e^{i\sum_\varrho \lambda^\varrho y^\varrho - \frac{1}{2}\sum_\varrho (y^\varrho)^2 - \sum_{\varrho<\sigma} y^\varrho y^\sigma\left(\frac{1}{d}\sum_{j=1}^N x_j^\varrho x_j^\sigma\right)}\right)^{d-N}. \tag{A12}$$

C关键的是，我们随后将副本间重叠定义为归一化内积 uct

$$q_{\varrho\sigma} = d^{-1}(\boldsymbol{x}^\varrho)^\top \boldsymbol{x}^\sigma, \tag{A13}$$

在半径为 $d^{1/2}$、位于 $\mathbb{R}^N$ 中的球面上取值于 $[-1,1]$。相对于测度 $\mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x})$ 进行采样时，这就是球面与所有半空间交集内两点之间的重叠。为了约束该变量，我们插入额外的 δ函数，得到

$$1 = \int \frac{\mathrm{d}q_{\varrho\sigma}\,\mathrm{d}F_{\varrho\sigma}}{2\pi/d} e^{iF_{\varrho\sigma}(dq_{\varrho\sigma} - (\boldsymbol{x}^\varrho)^\top \boldsymbol{x}^\sigma)}. \tag{A14}$$

综上所述，现在我们总共得到

$$\begin{aligned}\mathbb{E}(V(\gamma)^m) = \int\prod_{\varrho<\sigma}\frac{\mathrm{d}q_{\varrho\sigma}\,\mathrm{d}F_{\varrho\sigma}}{2\pi/d} e^{id\sum_{\varrho<\sigma} q_{\varrho\sigma}F_{\varrho\sigma}} \int\prod_\varrho \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}^\varrho)\, e^{-i\sum_{\varrho<\sigma} F_{\varrho\sigma}(\boldsymbol{x}^\varrho)^\top \boldsymbol{x}^\sigma} \\ \times\left(\int_{[0,\infty)^m}\prod_\varrho \mathrm{d}\lambda^\varrho \int\prod_\varrho \frac{\mathrm{d}y^\varrho}{2\pi} e^{i\sum_\varrho \lambda^\varrho y^\varrho - \frac{1}{2}\sum_\varrho (y^\varrho)^2 - \sum_{\varrho<\sigma} y^\varrho y^\sigma q_{\varrho\sigma}}\right)^{d-N}\end{aligned} \tag{A15}$$

在此表达式中，我们将不同指标的副本进行了耦合。现在，我们希望将剩余的积分按指标 $j = 1$、.....、N 分解，仅保留对副本指标的积分，以便随后取极限 $m \to 0^+$。为此，我们现在必须用分量 x_j^ϱ 显式改写积分测度 $\mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x})$。利用积分测度中 δ-函数的积分表示，我们有

$$\int\prod_\varrho \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}^\varrho)\, e^{-i\sum_{\varrho<\sigma} F_{\varrho\sigma}(\boldsymbol{x}^\varrho)^\top \boldsymbol{x}^\sigma} = \int\prod_\varrho \frac{\mathrm{d}E_\varrho}{2\pi} e^{-id\sum_\varrho E_\varrho} \int_{[0,\infty)^{mN}}\prod_{\varrho,j}\frac{\mathrm{d}x_j^\varrho}{B} e^{i\sum_\varrho E_\varrho\|\boldsymbol{x}^\varrho\|^2 - i\sum_{\varrho<\sigma} F_{\varrho\sigma}(\boldsymbol{x}^\varrho)^\top \boldsymbol{x}^\sigma}, \tag{A16}$$

$$= \int\prod_\varrho \frac{\mathrm{d}E_\varrho}{2\pi} e^{-id\sum_\varrho E_\varrho}\prod_{j=1}^N \int_{[0,\infty)^m}\prod_\varrho \frac{\mathrm{d}x_j^\varrho}{B} e^{i\sum_\varrho E_\varrho (x_j^\varrho)^2 - i\sum_{\varrho<\sigma} F_{\varrho\sigma} x_j^\varrho x_j^\sigma} \tag{A17}$$

$$= \int\prod_\varrho \frac{\mathrm{d}E_\varrho}{2\pi} e^{-id\sum_\varrho E_\varrho}\left(\int_{[0,\infty)^m}\prod_\varrho \frac{\mathrm{d}x^\varrho}{B} e^{i\sum_\varrho E_\varrho (x^\varrho)^2 - i\sum_{\varrho<\sigma} F_{\varrho\sigma} x^\varrho x^\sigma}\right)^N \tag{A18}$$

其中利用了非负约束指示函数 $\prod_j \theta(x_j)$，将积分域改为 $[0,\infty)$ 的乘积。这就得到

$$\mathbb{E}(V(\gamma)^m) = \int \prod_{\varrho<\sigma} \frac{\mathrm{d}q_{\varrho\sigma}\,\mathrm{d}F_{\varrho\sigma}}{2\pi/d} \int \prod_{\varrho} \frac{\mathrm{d}E_\varrho}{2\pi} \tag{A19}$$

$$\times\, e^{d\left(i\sum_{\varrho<\sigma} q_{\varrho\sigma}F_{\varrho\sigma} - i\sum_\varrho E_\varrho\right)} \tag{A20}$$

$$\times \left(\int_{[0,\infty)^m} \prod_\varrho \frac{\mathrm{d}x^\varrho}{B} e^{i\sum_\varrho E_\varrho (x^\varrho)^2 - i\sum_{\varrho<\sigma} F_{\varrho\sigma}x^\varrho x^\sigma}\right)^N \tag{A21}$$

$$\times \left(\int_{[0,\infty)^m} \prod_\varrho \mathrm{d}\lambda^\varrho \int \prod_\varrho \frac{\mathrm{d}y^\varrho}{2\pi} e^{i\sum_\varrho \lambda^\varrho y^\varrho - \frac{1}{2}\sum_\varrho (y^\varrho)^2 - \sum_{\varrho<\sigma} y^\varrho y^\sigma q_{\varrho\sigma}}\right)^{d-N} \tag{A22}$$

$$= \int \prod_{\varrho<\sigma} \frac{\mathrm{d}q_{\varrho\sigma}\,\mathrm{d}F_{\varrho\sigma}}{2\pi/d} \int \prod_\varrho \frac{\mathrm{d}E_\varrho}{2\pi}\; e^{d(G_0(q_{\varrho\sigma},F_{\varrho\sigma},E_\varrho)+\gamma G_1(F_{\varrho\sigma},E_\varrho)+(1-\gamma)G_2(q_{\varrho\sigma}))}. \tag{A23}$$

在最后一行中，我们引入了以下关于辅助参数 $F_{\varrho\sigma}, E_\varrho$ 和重叠 $q_{\varrho\sigma}$的函数

$$G_0(q_{\varrho\sigma},F_{\varrho\sigma},E_\varrho) = i\sum_{\varrho<\sigma} q_{\varrho\sigma}F_{\varrho\sigma} - i\sum_\varrho E_\varrho \tag{A24}$$

$$G_1(F_{\varrho\sigma},E_\varrho) = \log \int_{[0,\infty)^m} \prod_\varrho \frac{\mathrm{d}x^\varrho}{B} e^{i\sum_\varrho E_\varrho (x^\varrho)^2 - i\sum_{\varrho<\sigma} F_{\varrho\sigma}x^\varrho x^\sigma} \tag{A25}$$

$$G_2(q_{\varrho\sigma}) = \log \int_{[0,\infty)^m} \prod_\varrho \mathrm{d}\lambda^\varrho \int \prod_\varrho \frac{\mathrm{d}y^\varrho}{2\pi} e^{i\sum_\varrho \lambda^\varrho y^\varrho - \frac{1}{2}\sum_\varrho (y^\varrho)^2 - \sum_{\varrho<\sigma} y^\varrho y^\sigma q_{\varrho\sigma}}. \tag{A26}$$

在极限 $d\to\infty$下，保持比值 $\gamma = N/d$不变，积分 (A23) 由函数 (A24)-(A26) 关于参数 $(q_{\varrho\sigma}, F_{\varrho\sigma}, E_\varrho)$ 的极值处的贡献主导（鞍点近似）。只考虑复制对称的解，可以大大简化求极值的过程。我们作如下假设：

$$\begin{cases} q_{\varrho\sigma} = q, & \varrho\neq\sigma \\ F_{\varrho\sigma} = iF, & \varrho\neq\sigma \\ E_\varrho = iE, & \text{for all } \varrho. \end{cases} \tag{A27}$$

在这些假设下，我们有

$$G_0(q,iF,iE) = m\left(\frac{1}{2}qF + E\right) + O(m^2). \tag{A28}$$

现在，我们还可以将函数 (ϱ) 中的积分分解为A26：

$$G_1(iF,iE) = \log \int_{[0,\infty)^m} \prod_\varrho \frac{\mathrm{d}x^\varrho}{B} e^{-\frac{1}{2}(2E+F)\sum_\varrho (x^\varrho)^2 + \frac{1}{2}F(\sum_\varrho x^\varrho)^2} \tag{A29}$$

$$= \log \int \frac{\mathrm{d}t}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{t^2}{2}} \prod_{\varrho=1}^m \int_{[0,\infty)} \frac{dx^\varrho}{B} e^{-\frac{1}{2}(2E+F)(x^\varrho)^2 + \sqrt{F}tx^\varrho} \tag{A30}$$

$$= \log \int Dt \left(\int_{[0,\infty)} \frac{dx}{B} e^{-\frac{1}{2}(2E+F)x^2 + \sqrt{F}tx}\right)^m. \tag{A31}$$

这里，我们引入了标准高斯测度 $Dt = dt/\sqrt{2\pi}\,e^{-t^2/2}$，并使用 Hubbārd-Stratonovich 变换，将第一个方程中 x^ϱ 的二次项替换为线性项。配方并代入后，得到以下表达式

$$G_1(iF,iE) = -m\log B + \frac{m}{2}\log\frac{2\pi}{2E+F} + \log \int Dt\, e^{m\frac{F}{2(2E+F)}t^2} \left(\int_{[\Omega(F,E)t,\infty)} Dz\right)^m. \tag{A32}$$

这里，我们定义了

$$\Omega(F,E)=\left(\frac{F}{2E+F}\right)^{1/2}. \tag{A33}$$

在极限 $m\to 0^+$ 下，这在主导阶进一步简化为

$$G_1(iF,iE)=\frac{m}{2}\left(-1+\log 4\gamma-\log(2E+F)+\frac{F}{2E+F}+2\int Dt\log H(\Omega(E,F)t)\right)+O(m^2) \tag{A34}$$

这里我们利用常数 B，消去了对应于球面曲面测度的项。我们还引入了函数

$$H(\omega)=\int_{[\omega,\infty)}Dz. \tag{A35}$$

在副本对称性下推导函数（A26）的过程类似。由于在我们的设定中，该表达式与 Gardner 的经典结果相同 [28],另请参见，例如 [57],我们在此直接引用如下

$$G_2(q)=m\int D\omega\log H(\Lambda(q)\omega),\quad \Lambda(q)=\left(\frac{q}{1-q}\right)^{1/2}. \tag{A36}$$

现在我们想先求解关于 $(F,\ E)$ 的鞍点方程，其形式为

$$\frac{\partial}{\partial F}(G_0(iE,iF,q)+\gamma G_1(iF,iE))=0 \tag{A37}$$

$$\frac{\partial}{\partial E}(G_0(iE,iF,q)+\gamma G_1(iF,iE))=0, \tag{A38}$$

将其视为重叠 q 的函数。与没有非负约束的经典情形不同，由于上文中仍需对函数 $H(\Omega t)$ 积分，这些方程并非简单的代数方程。利用 $\int Dt\,t\,u(t)$ $\int Dt\ \ d/dt\,u\ t$ $(\,(\,))$ 分部积分可得以下有用关系

$$\frac{\partial}{\partial F}\int Dt\log H(\Omega t)=\frac{-E}{2(2E+F)(E+F)}\int Dt\left[\frac{\phi(\Omega t)}{H(\Omega t)}\right]^2 \tag{A39}$$

$$\frac{\partial}{\partial E}\int Dt\log H(\Omega t)=\frac{F}{2(2E+F)(E+F)}\int Dt\left[\frac{\phi(\Omega t)}{H(\Omega t)}\right]^2, \tag{A40}$$

其中 ϕ 表示标准高斯分布。当 $\Omega(E,\ F)\ \to+\infty$ 时，可以计算这些积分，此时分数 ϕ/H 具有简单的渐近式:

$$\frac{\phi(\Omega t)}{H(\Omega t)}=\begin{cases}O(e^{-(\Omega t)^2/2}), & \text{for } t<0\\ \Omega t+(\Omega t)^{-1}+O((\Omega t)^{-3}) & \text{for } t>0\end{cases},\quad \text{such that}\quad \int Dt\left[\frac{\phi(\Omega t)}{H(\Omega t)}\right]^2=1+\frac{\Omega^2}{2}+O(\Omega^{-1}), \tag{A41}$$

通过将积分拆分为正负区域。根据 [29]，我们预期这个极限对应于重叠 q 接近 1 的情形。实际上，求解鞍点方程后，$1-q$ 中幂级数的首项为

$$F_0(q)=\frac{\gamma}{2}(1-q)^{-2}+\frac{3\gamma}{2}(1-q)^{-1}+O(1), \tag{A42}$$

$$E_0(q)=-\frac{\gamma}{4}(1-q)^{-2}+\gamma(1-q)^{-1}+O(1). \tag{A43}$$

将这些代入方程（A24）和（A25），我们得到

$$G_0(q)+\gamma G_1(q)=m\left(\frac{\gamma}{4}(1-q)^{-1}+\frac{3\gamma}{4}\log(1-q)+O(1)\right), \tag{A44}$$

这里我们再次利用渐近式（A41），将积分化简为 $\log H(\Omega t)\ =\log\phi(\Omega t)-\log\Omega t+O((\Omega t)^{-2})$。利用这个表达式，我们现在可以写出重叠较大范围内期望的鞍点近似:

$$(d\,m)^{-1}\log\mathbb{E}(V(\gamma)^m)=\min_q\left[(1-\gamma)\int D\omega\log H(\Lambda(q)\omega)+\frac{\gamma}{4}(1-q)^{-1}+\frac{3\gamma}{4}\log(1-q)\right]+O(d^{-1}) \tag{A45}$$

这个表达式与著名的 Gardner公式相似 [28]。为了推导确定极值的鞍点方程，我们再次使用分部积分，得到

$$\frac{\partial}{\partial q}\int D\omega \log H(\Lambda(q)\omega) = -\frac{1}{2}(1-q)^{-1}\int D\omega \left[\frac{\phi(\Lambda\omega)}{H(\Lambda\omega)}\right]^2, \tag{A46}$$

使得 q_0 是隐式方程的解

$$\gamma - 3\gamma(1-q_0) = 2(1-\gamma)(1-q_0)\int D\omega \left[\frac{\phi(\Lambda(q_0)\omega)}{H(\Lambda(q_0)\omega)}\right]^2, \tag{A47}$$

由 γ参数化。注意，在方程（A45）中，我们没有纳入任何 $O(1)$ 项，因为这些项会使淬火体积的值平移一个常数。这些项不会影响由（ q ）确定的极值。利用渐近式（A47），我们在该方程中取 的极限，得到正文方程（ $q \to 1$ ）给出的临界阈值。副本对称性下的重叠 是从 Gardner 体积（ q ）中均匀抽取的两个点 $\boldsymbol{x}_1$、 $\boldsymbol{x}_2$ 之间的典型重叠（A5）

$$q = \mathbb{E}(d^{-1}\boldsymbol{x}_1^\top \boldsymbol{x}_2) = \mathbb{E}\left(\frac{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_1)\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_2)\prod_{\ell=1}^{d-N}\theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top\boldsymbol{x}_1)\prod_{\ell=1}^{d-N}\theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top\boldsymbol{x}_2)\,(d^{-1}\boldsymbol{x}_1^\top\boldsymbol{x}_2)}{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_1)\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_2)\prod_{\ell=1}^{d-N}\theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top\boldsymbol{x}_1)\prod_{\ell=1}^{d-N}\theta(-\boldsymbol{h}_\ell^\top\boldsymbol{x}_2)}\right) \tag{A48}$$

直接计算典型重叠等价于计算 Gardner 体积，因为它作为归一化因子出现（例如参见 [55, 第 2]节）。由于我们使用了渐近式（A45）-（A47），方程（ $q = 1$ ）-（A41）的有效性仅限于 $\gamma = 1$附近。令 $N = d$，即无约束的情形 $q_0 = 2/3$ ，得到方程（A47）中的。作为比较，我们直接计算这一简单情形下的方程（A48）。再次使用鞍点近似，得到

$$q = \left(\frac{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_1)\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_2)(d^{-1}\boldsymbol{x}_1^\top\boldsymbol{x}_2)}{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_1)\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_2)}\right) = \sum_{i=1}^{d} d^{-1}\left(\frac{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_1)\, x_i^1}{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_1)}\right)\left(\frac{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_2)\, x_i^2}{\int \mathrm{d}\mu(\boldsymbol{x}_2)}\right) = \frac{2}{\pi} + O(d^{-1}). \tag{A49}$$

由于数值 $2/\pi \approx 0.637$ 与我们的结果 $2/3 \approx 0.667$高度吻合，我们认为方程（A47）在正文讨论的整个范围 $\gamma \in [0,1]$ 内都是很好的近似。

[1]J. Hofbauer 和 K. Sigmund，*Evolutionary Games and Population Dynamics*（剑桥大学出版社，剑桥，1998 年）。[2] L. A. Segel，*Modeling dynamic phenomena in molecular and cellular biology* 1984（剑桥大学出版社，）。[3] H. L. Smith 和 P. Waltman，*The theory of the chemostat: dynamics of microbial competition* 13，第 卷（剑桥大学出版社，1995 年）。[4] F. Brauer、C. Castillo-Chavez 和 C. Castillo-Chavez，*Mathematical models in population biology and epidemiology* 2 2012，第 卷（施普林格，）。[5] J. Harte，*Maximum entropy and ecology: a theory ofabundance, distribution, and energetics*（牛津大学出版社，2011 年）。[6] A. J. Lotka，《有机系统中某些节律关系的分析札记》，《美国国家科学院院刊》**6**，410（1920）。[7] V. Volterra，*Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*（Societ`a anonima tipografica"Leonardo da Vinci"，1926 年）。[8] L. Glass 和 S. A. Kauffman，《连续非线性生化控制网络的逻辑分析》，《理论生物学杂志》**39**，103（1973）。

[9] S. Jain 和 S. Krishna，自催化集合与演化模型中复杂性的增长，《物理评论快报》**81**，5684（1998）。[10] D. Stoki´c、R. Hanel 和 S. Thurner，简单基因相互作用网络模型中混沌边缘的膨胀，《物理评论 E——统计、非线性与软物质物理》**77**，061917（2008）。[11] S. Belga Fedeli、Y. V. Fyodorov 和 J. R. Ipsen，大型复杂系统中由非线性产生的韧性，《物理评论 E》**103**，022201（2021）。[12] R. M. May，大型复杂系统会稳定吗？，《自然》**238**，413（1972）。[13] G. Bunin，具有洛特卡-沃尔泰拉动力学的生态群落，《物理评论 E》**95**，042414（2017）。[14] V. Ros、F. Roy、G. Biroli、G. Bunin 和 A. M. Turner，具有随机非互易相互作用的广义洛特卡-沃尔泰拉方程：平衡态的典型数量，《物理评论快报》**130**，257401（2023）。[15] M. Clenet、F. Massol 和 J. Najim，大型洛特卡–沃尔泰拉微分方程系统中的平衡态与存活物种，《数学生物学杂志》**87**，13（2023）。[16] C. A. Serv´an、J. A. Capit´an、J. Grilli、K. E. Morrison，

以及 S. Allesina，随机生态系统中多物种的共存，《自然·生态与进化》**2**，1237（2018）。[17] T. Arnoulx de Pirey 和 G. Bunin，许多物种的生态波动：作为灭绝边缘处跳跃过程，《物理评论 X》**14**，011037（2024）。[18] E. Mallmin、A. Traulsen 和 S. De Monte，强相互作用模型群落中稀有种和丰富种的混沌更替，《美国国家科学院院刊》**121**，e2312822121（2024）。[19] I. Akjouj、M. Barbier、M. Clenet、W. Hachem、M. Ma¨ıda、F. Massol、J. Najim 和 V. C. Tran，生态学中的复杂系统：大型洛特卡–沃尔泰拉模型与随机矩阵导论，《英国皇家学会会刊 A 辑》**480**，20230284（2024）。[20] R. Casey、H. d. Jong 和 J.-L. Gouz´e，基因调控网络的分段线性模型：平衡态及其稳定性，《数学生物学杂志》**52**，27（2006）。[21]S. Jain 和 S. Krishna，演化网络中合作、相互依存与结构的出现模型，《美国国家科学院院刊》**98**，543（2001）。[22] Y. Takeuchi, *Global dynamical properties of Lotka-Volterra systems* 1996（世界科学出版社，）。[23] M. Clenet、H. El Ferchichi 和 J. Najim，具有成对相关相互作用的大型洛特卡–沃尔泰拉系统中的平衡态，《随机过程及其应用》**153**，423（2022）。[24] J. Grilli、M. Adorisio、S. Suweis、G. Barab´as、J. R. Banavar、S. Allesina 和 A. Maritan，大型生态群落的可行性与共存，《自然通讯》**8**，14389（2017）。[25] R. D. Morton、R. Law、S. L. Pimm 和 J. A. Drake，关于生态群落组装模型，《生态学》，493（1996）。[26] S. Pettersson、V. M. Savage 和 M. N. Jacobi，物种相互作用约束增强的生态系统稳定性，《物理评论 E》**102**，062405（2020）。[27] R. Hanel、M. P¨ochacker 和 S. Thurner，生活在混沌边缘：基因调控动力学的最小非线性模型，《英国皇家学会哲学汇刊 A 辑：数学、物理与工程科学》**368**，5583（2010）。[28] E. Gardner，神经网络模型中的相互作用空间，《物理学杂志 A：数学与通论》**21**，257（1988）。[29] D. J. Amit、C. Campbell 和 K. Wong，具有符号受限突触的神经网络相互作用空间，《物理学杂志 A：数学与通论》**22**，4687（1989）。[30] H. J. Sommers、A. Crisanti、H. Sompolinsky 和 Y. Stein，大型随机非对称矩阵的谱，《物理评论快报》**60**，1895（1988）。[31] A. F. Filippov, *Differential equations with discontinuous righthand sides: control systems* 18，第卷（施普林格科学与商业媒体，1988 ）。[32] R. Z. Khas' minskii，线性随机系统渐近稳定性的充要条件，《概率论及其应用》**12**，144（1967）。[33] C. Kuehn，自适应催化网络的多尺度动力学，《自然现象数学建模》**14**，402（2019）。[34] T. M. Cover 和 B. Efron，超球面上的几何概率与随机点，《数学年刊—数理统计，213（1967）。[35] M. Talagrand，神经网络中的自平均与相互作用空间，《随机结构与算法》**14**，199（1999）。[36] M. M´ezard、G. Parisi 和 M. A. Virasoro, *Spin glass theory and beyond: An Introduction to the Replica Method and Its Applications* 9，第卷（世界科学出版社，1987）。[37] F. Colonius 和 W. Kliemann, *Dynamical systems and linear algebra* 158，第卷（美国数学学会，2014）。[38] H. H. Nguyen 和 S. O' Rourke，椭圆律，《国际数学研究通知》2015，7620 2014( ), https://academic.oup.com/imrn/article-pdf/2015/17/7620/5379034/rnu174.pdf。[39] F. Benaych-Georges 和 O. Zeitouni，非正规随机矩阵的特征向量，（2018）。[40] S.-S. Byun、N.-G. Kang、J. O. Lee 和 J. Lee，椭圆随机矩阵的实特征值，《国际数学研究通知》2023，2243（2023）。[41] H. H. Nguyen 和 S. O'Rourke，椭圆律，《国际数学研究通知》2015，7620（2015）。[42] L. Horstmeyer、T. M. Pham、J. Korbel 和 S. Thurner，在不了解网络的情况下预测自适应网络系统的崩溃，《科学报告》10，1223（2020）。[43] S. Allesina 和 S. Tang，复杂生态系统的稳定性判据，《自然》483，205（2012）。[44] F. Benaych-Georges 和 R. R. Nadakuditi，大型随机矩阵的有限低秩扰动的特征值与特征向量，《数学进展》227，494 2011( )。[45] A. Katok 和 B. Hasselblatt, *Introduction to the moderntheory of dynamical systems*, 54（剑桥大学出版社，1995）。[46] C. Rao、K. Z. Coyte、W. Bainter、R. S. Geha、C. R. Martin 和 S. Rakoff-Nahoum，驱动早产儿微生物群组装的多界生态因素，《自然》591，633（2021）。[47] C. Hauert、M. Holmes 和 M. Doebeli，进化博弈与种群动力学：公共品博弈中的合作维持，《英国皇家学会会刊B辑：生物科学》273，2565（2006）。[48] E. Oja，作为主成分分析器的简化神经元模型，《数学生物学杂志》15，267（1982）。[49] R. Mahony 和 P.-A. Absil，球面上的连续时间瑞利商流，《线性代数及其应用》368，343（2003）。[50] U. Helmke 和 J. B. Moore, *Optimization and dynamical systems* 2012（施普林格科学与商业媒体，）。[51] J. G. Wendel，几何概率中的一个问题，《数学斯堪的纳维亚》11，109（1962）。[52] T. M. Cover，线性不等式系统的几何与统计性质及其在模式识别中的应用，《IEEE电子计算机汇刊》，326（1965）。[53] T. M. Cover，随机博弈不公平的概率，《数理统计年鉴》37，1796（1966）。[54] S. Cenci 和 S. Saavedra，非线性种群动力学的结构稳定性，Phys. Rev. E 97，012401（2018）。[55] A. Engel, *Statistical mechanics of learning*（剑桥大学出版社

' 2001）。

[56] S. Franz 和 G. Parisi，《最简单的拥挤模型》，《物理学杂志 A：数学与理论》**49**，145001（2016）。[57] M. Shcherbina 和 B. Tirozzi，严格解 Gardner 问题，《数学物理通讯》**234**，383 (2003)。