与隐藏性状的相互作用会引发多样化，并掩盖其起源

Vikas Kumar Jha[†]、Praveen V[†]、Suman Chakraborty 和 Vaibhav Madhok[*]

印度理工学院马德拉斯分校物理系，印度金奈 *600036*

[†]这些作者贡献相同。 [*]通讯作者： madhok@physics.iitm.ac.in

arXiv:2611.30408v1 [q-bio.PE] 23 Nov 2026

摘要。 适应性多样化通常是根据少数可测量性状推断出来的，尽管进化动力学源于许多相互作用的表型维度。因此，未测量的性状可能不仅会使推断产生偏差：它们还可能通过彼此间的相互作用，决定多样化是否发生。本文通过将表型空间划分为焦点扇区和隐藏扇区，建立了关于适应性多样化起始及其归因的理论。消去隐藏扇区可得到一个精确的有效算子。单独看来具有稳定作用的隐藏性状，与其他性状耦合后，可能使原本稳定的表型失稳，并产生一个促成多样化的复合模态：这种相互作用创造了多样化，而不只是增强多样化。相反，当隐藏扇区本身具有多样化倾向时，焦点性状的多样化是对隐藏变量驱动过程的相关响应：无论采用何种针对焦点性状的有效描述，甚至包括通过消去隐藏扇区得到的精确描述，都无法预测它们所呈现的变异；而稳定焦点性状虽能减少这种变异，却无法将其消除。这些效应在接近隐藏扇区自身阈值时最为显著，因此，即使耦合到焦点性状的程度不高，稳定作用较弱的隐藏性状也可能产生巨大影响；它们还可能在彼此没有直接相互作用的焦点性状之间产生相关性。起始与可观测性是两回事：具有相同主导特征值的系统，在测量性状上的投影可能大不相同，因此该理论同时考察完整算子以及焦点扇区与隐藏扇区的划分。个体基础模拟再现了预测的阈值和方差定律、耦合引发的性状分裂，以及诱导相关性的反转。与未测量性状的相互作用既能创造适应性多样化，也能决定测量表型中观察到的多样化是否可归因于这些性状。

一句话摘要。 与隐藏表型性状的相互作用可在原本稳定的种群中诱发多样化，在临界性附近放大多样化，并推动测量性状所呈现却无法解释的多样化。

引言

表型或性状是生物体的生理、行为或形态表现，由其遗传构成（基因型）与环境相互作用而产生。生物体细胞内数以万计的基因之间的复杂相互作用，能够产生大量的解剖、生理和行为性状。在数量众多的性状中，只有少数能够轻易识别或直接测量，例如身高、体型和体色。我们将这些称为可观测性状。相比之下，许多性状在特定研究中无法直接观测，只通过内部或生理特征表现出来——例如代谢率、激素和基因表达水平、免疫参数或微生物组组成。我们将这些称为隐藏性状。有趣的是，这些性状不一定彼此独立；相反，它们能够相互影响，并作为复杂系统的组成部分彼此作用，从而可能产生丰富的涌现行为 [1–3]。

根据达尔文的进化论，自然界中观察到的表型极其多样，这种多样性是祖先种群通过突变和自然选择等过程逐渐改变并分化而形成的 [4–6]。突变会产生表型特征的变异，而自然选择则决定在特定环境条件下，哪些变异有利于生存和繁殖。经过许多代，这些变异的积累及其差异化的生存和繁殖可能导致群体分化，并最终形成新的物种 [4, 7, 8]。

令人惊讶的是，自然种群所呈现的表型变异往往远超简单的突变—选择图景所能预期的程度，而进化谱系也可能反复发生多样化[9]。理论研究表明，频率依赖的竞争有利于稀有表型，并可维持变异或引发多样化，但一维模型通常需要较强的生态位分化 [10, 11]。在多维表型中，微弱的相互作用可以共同形成一个方向，使该方向上的竞争曲率超过稳定化曲率。这一机制意味着，随着性状维度增加，多样化发生的可能性也越来越大；这一点已

通过解析方法和个体基础模型得到证实 [11–14]。

然而，据我们所知，关于进化多样化的理论研究主要聚焦于可观测性状或明确建模的性状。大量未观测性状的作用，尤其是它们与可观测性状之间复杂相互作用对多样化的影响，在很大程度上仍未得到探索。与测量性状相关的未测量性状会扭曲对选择的估计，这是数量遗传学中的一个经典问题 [15, 16]。但尚未有人考察它们对频率依赖性竞争下多样化起始的影响。本文通过探究未测量性状如何

改变根据测量性状推断出的多样化，来填补这一空白。

答案可由对竞争减稳定化算子的分块消元得出。消去隐藏块后，会产生一个精确的焦点自能，其符号由隐藏扇区的稳定性决定。稳定隐藏模态会放大焦点性状的多样化，并且能够被精确消去，从而得到有效的焦点描述；而本身会朝多样化方向失稳的隐藏模态则无法如此处理：它们会驱动焦点性状发生变异，而任何仅针对焦点性状的描述都无法预测这种变异。隐藏扇区接近边际稳定性时，这种效应会变得极为敏感。我们利用个体基础动力学检验这些预测，并区分稳健的符号层面预测与仍依赖于模型的定量效应大小。此外，多样化的根本判据可以表述为谱边缘穿越。与之密切相关的谱边缘穿越还决定了大型生态群落的稳定性 [17, 18], ，出现在竞争二次型的 Roy 最大根统计量中[19, 20], ，并刻画尖峰随机矩阵相变[21–24], ，还与受限随机景观中的拓扑相变相关联 [25–29]。这些联系为研究有限尺寸涨落和低秩扰动提供了成熟的数学框架。混沌辅助隧穿中的分块消元提供了一个有益的类比 [30]。在这种情形下，消去一个大型混沌扇区会修饰规则态之间的有效耦合。在这里，消去隐藏性状会修饰焦点性状空间中的有效多样化算子。这种类比体现在结构上：两种情况下，消去一个扇区都会通过舒尔补产生一个有效算子。此类分块消元也应用于群落生态学：消去一组物种后，可为另一组物种得到一个有效竞争矩阵 [31]；而在这里，被消去的块由未测量的性状构成，问题在于，观察其余性状的观察者能够推断出什么。

逻辑斯蒂增长模型与多样化的谱判据

一种成熟的、用于描述进化动力学的数学框架，是具有表型依赖性竞争和环境容纳量的逻辑斯蒂增长模型 [32–34]。根据逻辑斯蒂增长模型，种群密度 ϕ 的演化遵循

$$\partial_t \phi(\boldsymbol{x},t) = r\,\phi(\boldsymbol{x},t)\left[1 - \frac{\int a(\boldsymbol{x},\boldsymbol{y})\,\phi(\boldsymbol{y},t)\,d\boldsymbol{y}}{\mathcal{K}(\boldsymbol{x})}\right]. \quad (1)$$

在这一框架中，群体动力学受两种相互竞争的效应支配：竞争核$a(\boldsymbol{x},\ \boldsymbol{y})$，它量化了表型为 $\boldsymbol{x}$和 $\boldsymbol{y}$的个体之间的竞争强度；以及环境容纳量函数 $\mathcal{K}(\boldsymbol{x})$，它描述了环境对表型为 $\boldsymbol{x}$的个体的适宜度。

我们使用多维高斯竞争模型 [11] 来勾勒基本思路，其中竞争核和承载能力分别为

$$\begin{aligned} a(\boldsymbol{x},\boldsymbol{y}) &= \exp\!\left[-(\boldsymbol{x}-\boldsymbol{y})^{\mathsf{T}} A(\boldsymbol{x}-\boldsymbol{y})\right], \\ \mathcal{K}(\boldsymbol{x}) &= K_0 \exp\!\left(-\boldsymbol{x}^{\mathsf{T}} K \boldsymbol{x}\right), \end{aligned} \quad (2)$$

其中 A 和 K 是对称正定矩阵，而 $\boldsymbol{x}$是列向量。A 和 K 的非对角元素具有不同的生物学解释。 A 的非对角元素影响表型空间中生态相似性轴的方向，而 K 的非对角元素则描述了环境施加的稳定化选择中不同表型方向之间的相关性（图 1a）。正定性确保竞争在表型相同的个体之间最强，并且承载能力在 $\boldsymbol{x} = 0$处达到唯一最大值。因此，竞争核引入了频率依赖性竞争：表型相似的个体彼此之间竞争更激烈，因此常见表型可能承受比稀有表型更强的竞争压力。这种频率依赖性能够产生分裂选择，从而促进多样化。相比之下，环境容纳量函数代表稳定化选择，偏好更接近环境最适点 $\boldsymbol{x} = 0$的表型。当竞争的分裂作用在某个方向上超过环境容纳量的稳定作用 $\boldsymbol{q}$，即

$$\boldsymbol{q}^{\mathsf{T}} A \boldsymbol{q} > \boldsymbol{q}^{\mathsf{T}} K \boldsymbol{q}, \quad (3)$$

变异沿着 $\boldsymbol{q}$ 得以维持；在高斯模型中，这一条件既是必要的，也是充分的 [11]。

我们定义竞争减稳定化形式[1]

$$M \equiv A - K. \quad (4)$$

当性状空间中存在一个方向，使得沿该方向竞争超过稳定化时，多样化便会开始；也就是说，当 M 不再是负半定时：

$$\lambda_{\max}(M) > 0, \quad (5)$$

其中 $\lambda_{\max}$ 表示 M 的最大特征值。等价地， $n_+(M) \geq 1$, 其中 n_+ 为惯性指数的正指标，而多样化方向的数量为

$$N_{\mathrm{div}} = n_+(M). \quad (6)$$

根据西尔维斯特惯性定律 [35]， M 的惯性在合同变换下保持不变，因此，方程（5）–（6）与性状坐标的选择无关，尽管 M 自身的特征值并非如此。导致多样化的方向是广义特征向量$A\boldsymbol{v} = d\,K\boldsymbol{v}$ ，其满足 $d > 1$，沿这些方向，动力学解耦为相互独立的一维模型，且 $a/k = d$ [11]。当 M 的最大特征值变为正值时，多样化便开始（图1b）。

[1]在性状坐标发生变换 $\boldsymbol{x} \mapsto S\boldsymbol{x}$ 时， M 按合同变换，即 $M \mapsto S^{\mathsf{T}} M S$；下文的舒尔补在分块对角 S 下也如此。本文中的所有论述都涉及这类矩阵的惯性指数，而惯性指数在合同变换下保持不变；不过，在方便时，我们仍将 M 和 M_{eff} 称为算子。

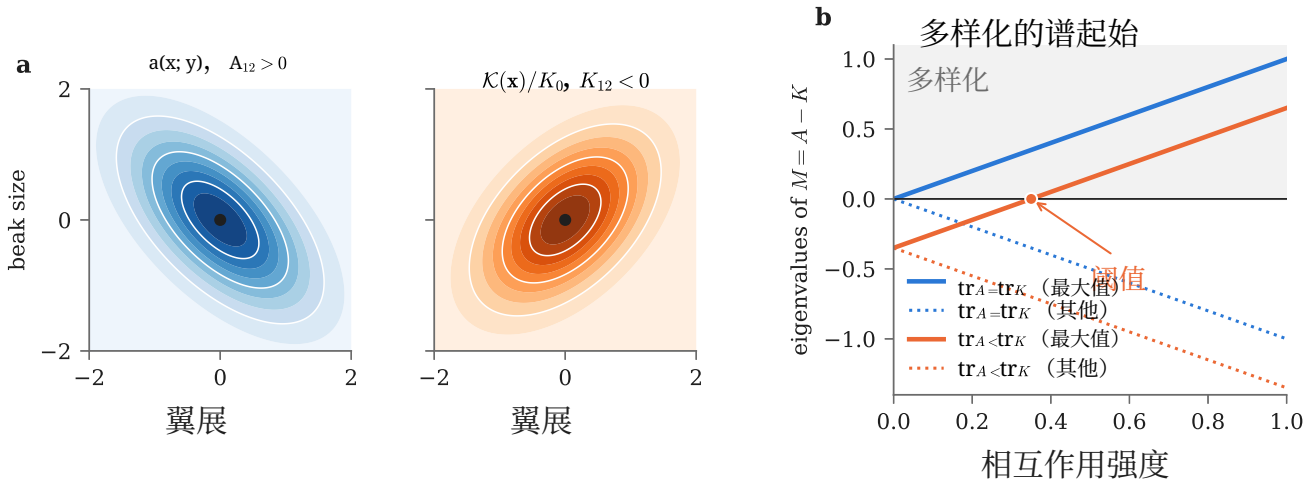

图1. 多样化的几何示意图与谱起始：(a) $A\,(A_{12} > 0$中的一个非对角元素（图中所示）会旋转每个个体周围生态相似性的等高线，而 $K\,(K_{12} < 0$中的一个非对角元素（图中所示）会旋转固定环境最优值的等高线。每个性状的平均值均设为零，并按比例缩放以匹配坐标轴。(b) 相互作用会使 M的特征值分裂，同时保持其总和不变（图示为$M = \left(\begin{smallmatrix} -\varepsilon & s \\ s & -\varepsilon \end{smallmatrix}\right)$，特征值为 $-\varepsilon \pm s$）。当总曲率平衡，即$\mathrm{tr}\,A = \mathrm{tr}\,K$时，任何非零分裂都会产生正特征值；而当稳定化更强，即$\mathrm{tr}\;A < \mathrm{tr}\;K$时，相互作用强度必须超过有限阈值[11]。

增加性状会改变这种交叉发生的可能性及其发生得有多突然，但判据仍是该特征值的符号。

如果生物体的生态属性由多个相互作用的性状决定，那么频率依赖选择产生多样性的条件便会放宽，以至于在高维表型空间中很容易满足 [11]：无论是 A 还是 K 中的非对角相互作用，都会使濒临多样化的种群跨越阈值（图1b）。

隐藏性状导致可观测性状的多样化与稳定化

迄今为止，我们一直将表型空间视为一般的性状空间，未区分可观测性状与隐藏性状。现在，我们将表型 $\boldsymbol{x}$ 划分为两个部分：可观测（焦点）性状，以坐标 $\boldsymbol{u}$表示；以及隐藏性状，以坐标 $\boldsymbol{w}$表示。因此，竞争减稳定化算子可写成分块形式：

$$M = \begin{pmatrix} M_{uu} & M_{uw} \\ M_{wu} & M_{ww} \end{pmatrix}. \tag{7}$$

当隐藏块 M_{ww} 非奇异时，通过分块消元可得到可观测性状空间中的精确有效算子：

$$M_{\mathrm{eff}} \equiv M/M_{ww} = M_{uu} - M_{uw}M_{ww}^{-1}M_{wu} = M_{uu} + \Sigma, \tag{8}$$

其中，$\Sigma \equiv M_{uw}(-M_{ww})^{-1}M_{wu}$ 是由隐藏扇区诱导的修正项。它可以解释为由可观测性状与隐藏性状之间的耦合修饰的隐藏部门预解式。请注意，必须对完整的竞争减稳定化算子 $M = A - K$进行约化。一般而言，分别消去 A 和 K 的隐藏块后再相减，并不能得到消去M的隐藏块后所获得的有效算子。

式（8）揭示了隐藏性状影响可观测性状动力学的一种直接机制。两个可观测性状之间可能不存在直接相互作用，但如果它们都与同一个隐藏性状相互作用，就会形成有效耦合（图 2）。诱导出的对角项会改变各个可观测性状的有效多样化倾向，而诱导出的非对角项则会在可观测性状之间产生有效关联。完整系统与约化系统中的多样化之间的精确关系，可由海因斯沃思惯性加法公式得出 [36]：

$$\mathrm{In}(M) = \mathrm{In}(M_{ww}) + \mathrm{In}(M_{\mathrm{eff}}), \tag{9}$$

其中 In 表示惯性指数，即正、负和零特征值的数量。该关系得出了关于多样化及其归因的三个有用预测。

稳定隐藏扇区。如果 $M_{ww} \prec 0$[2]，那么 $(-M_{ww})^{-1} \succ 0$，因此 $\Sigma \succeq 0$。由此可见，单独来看稳定的隐藏方向只会使有效焦点算子在 Loewner序上增大。此外，

$$n_+(M) = n_+(M_{\mathrm{eff}}),$$

因此，完整系统的每个正方向都在约化的可观测性状空间中有所体现。有趣的是，正如附录A3中所解释的，当焦点

[2]在本文中，$T \prec 0$ 和 $T \succ 0$ 分别表示 T 为负定和正定。

扇区本身稳定时，诱导出的多样化方向数量受焦点–隐藏耦合的秩限制，因此也受涉及的隐藏性状数量限制。

多样化隐藏扇区。如果 $M_{ww} \succ 0$，那么 $\Sigma \preceq 0$因此

$$n_-(M) = n_-(M_{\text{eff}}).$$

在这种情况下，M 的正向方向继承自隐藏块：$n_+(M) = n_+(M_{ww}) + n_+(M_{\text{eff}})$，其中 $n_+(M_{\text{eff}}) \le n_+(M_{uu})$，因此，单独来看稳定的焦点扇区不会带来任何贡献。然而，焦点性状仍会发生多样化，因为只要 $M_{uw} \neq 0$，每个多样化方向都有非零的焦点分量：由 $(M - \lambda_+)\,\boldsymbol{v} = 0$，$\boldsymbol{v}_u = (\lambda_+ I - M_{uu})^{-1} M_{uw} \boldsymbol{v}_w$。因此，只测量 $\boldsymbol{u}$ 的观察者会看到方差；但任何局限于 $\boldsymbol{u}$ 的描述都无法说明其成因，因为朴素焦点形式 M_{uu} 和精确的有效形式 M_{eff} 均为负定。我们将这种情形称为掩蔽：焦点性状呈现出由其他部分驱动的多样化。这与 Doebeli 和 Ispolatov 的观察 [11] 一致：沿复合方向发生的多样化，会表现为许多原始性状分量普遍具有正方差。催化与掩蔽的区别体现在实际效果上，而非表象上。在这两种情形中，焦点方差都是正的；但在催化中，通过稳定焦点性状，方差会消失（对于一个焦点性状和一个隐藏性状，按下文式（11）的记号，即在 $\varepsilon = c^2/\delta$ 时）；而在掩蔽中，只要 $\delta < 0$，对每个焦点边际而言，方差都会持续存在，因为当$\delta < 0$时，对所有 $\varepsilon > 0$，$\det M = \varepsilon\delta - c^2 < 0$（图 3）。换言之，当被消去块是稳定块时，消元会提供有用信息：当$M_{ww} \succ 0$ 且 $M_{uu} \prec 0$ 时，自然的有效描述应通过消去焦点块来获得，即 $M/M_{uu} = M_{ww} - M_{wu}M_{uu}^{-1}M_{uw} \succeq M_{ww}$，且它存在于隐藏坐标中。

混合隐藏扇区。若 $\boldsymbol{q}_\alpha$ 和 μ_α 分别为 M_{ww}的特征向量和特征值，则$M_{ww}\boldsymbol{q}_\alpha = \mu_\alpha \boldsymbol{q}_\alpha$ 和 $\boldsymbol{b}_\alpha = M_{uw}\boldsymbol{q}_\alpha$。因此，诱导修正项可写为

$$\Sigma = -\sum_\alpha \frac{\boldsymbol{b}_\alpha \boldsymbol{b}_\alpha^{\mathsf{T}}}{\mu_\alpha}. \tag{10}$$

因此，每个稳定隐藏模态（$\mu_\alpha < 0$）都会对 Σ贡献一个正半定项，而每个多样化隐藏模态（$\mu_\alpha > 0$）都会贡献一个负半定项。由此，上述两个定号扇区定律可视为这种模态分解的极限情形。

为说明我们的设想，我们考虑一个简单情形：两个彼此无直接耦合的稳定化焦点性状，以及一个与这两个焦点性状均耦合的稳定化隐藏性状。从数学上看，M 的相应结构为

$$M_{uu} = -\varepsilon I_2, \qquad M_{uw} = \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix}, \qquad M_{ww} = -\delta. \tag{11}$$

Then

$$M_{\text{eff}} = -\varepsilon I_2 + \frac{1}{\delta}\begin{pmatrix} c_1^2 & c_1 c_2 \\ c_1 c_2 & c_2^2 \end{pmatrix}. \tag{12}$$

复合分化方向为

$$\hat{\boldsymbol{c}} = \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix}, \tag{13}$$

沿此方向的特征值为

$$\frac{c_1^2 + c_2^2}{\delta} - \varepsilon. \tag{14}$$

因此，只有当$\hat{}\boldsymbol{c}$ 时，多样化才会沿此方向发生。相比之下，沿着与$\hat{}\boldsymbol{c}$正交的方向，系统仍然是稳定的，其特征值为 $-\varepsilon$。请注意，此处我们考虑的是一个稳定隐藏性状，对应于 $\delta > 0$，因此$M_{ww} = -\delta < 0$。与这个稳定隐藏性状的耦合仍可在 $c_1^2 + c_2^2 > \varepsilon\delta$时诱导可观测性状空间中的多样化。相反，若隐藏块具有多样化特性，$\delta < 0$，则诱导修正为负半定，有效焦点算子无法获得正特征值。完整系统仍恰好有一个多样化方向，该方向继承自隐藏性状，其焦点分量仍为 $\propto \hat{}\boldsymbol{c}$：焦点性状沿$\hat{}\boldsymbol{c}$多样化，表现为一种任何焦点描述都无法预测的相关响应。这就是图3所示的掩蔽状态。无论哪种情况，单个隐藏性状至多贡献一个方向（附录 A3），而与$\hat{}\boldsymbol{c}$正交的方向仍保持稳定。

有趣的是，由于修正项 Σ 中出现的是 M_{ww} 的逆，因此当 M_{ww} 的奇异值接近零时，焦点–隐藏耦合的影响会更加显著。在我们的示例中，修正项的大小

$$\Sigma = \frac{1}{\delta}\begin{pmatrix} c_1^2 & c_1 c_2 \\ c_1 c_2 & c_2^2 \end{pmatrix} \tag{15}$$

会随着隐藏模态趋近临界性而增大，这一点在图 3 中也很明显。隐藏块 M_{ww} 奇异的情形将在附录 A2 中讨论。

的符号决定了诱导耦合的方向，进而决定了多样化方向。当 $c_1 = c_2 = c$ 时，沿 $(1,\ 1)$ 方向的特征值为 $2c^2/\delta - \varepsilon$，当$2c^2 > \varepsilon\delta$ 时，该特征值变为正值。反转一个耦合项的符号，会使多样化方向变为 $(1,\ -1)$，如图 4c 所示。这种符号反转尤其值得关注，因为它改变的是分化模态的方向，而不仅仅是边缘方差的大小；这种变化无法由纯粹的对角修正产生。现在，我们通过个体模拟来验证这些结论。

个体检验

在此，我们将静态预测与式（1）在高斯突变下的连续时间出生–死亡模拟结果进行比较。这些动力学包含有限种群

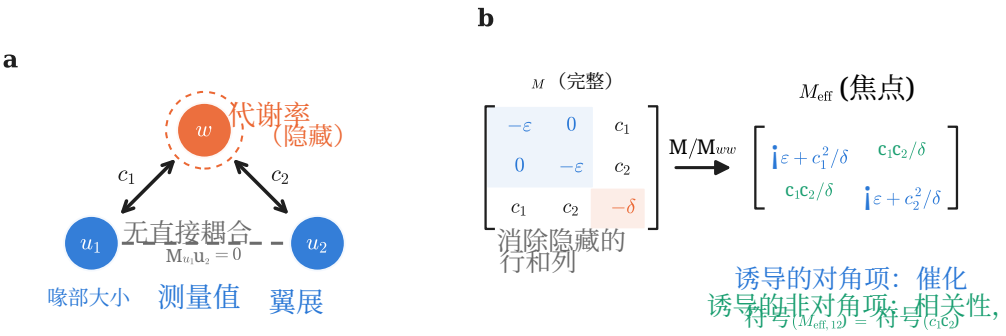

图2。用于说明归因机制的示意图：(a) 测量性状——喙部大小和翼展——之间无直接耦合，但二者都与隐藏性状 h （例如代谢率）相互作用。(b) 对于隐藏边际 $-\delta$ 和耦合 c_1，c_2，消除隐藏性状会使焦点对角元增加 c_i^2/δ，并使焦点非对角元增加 c_1c_2/δ。

漂变、突变诱导方差，以及局部二次约化中未包含的非线性生态反馈。个体基础模拟采用与逻辑斯蒂模型[37]对应的随机出生–死亡过程实现。每个个体 i由其性状向量 $\boldsymbol{x}_i$表征，并被赋予恒定出生率 $\rho_i = 1$；其死亡率则由 $\gamma_i = N_{\text{eff}}(i)/\mathrm{K}(\boldsymbol{x}_i)$给出。对于由 N 个体组成的群体，个体 i所经历的有效密度为 $N_{\text{eff}}(i) = \sum_{j\neq i} a(\boldsymbol{x}_j, \boldsymbol{x}_i)$，其中 $a(\boldsymbol{x}_j, \boldsymbol{x}_i)$是高斯竞争核。因此，总事件率为$U = \sum_i(\rho_i + \gamma_i)$。每个计算步骤中，按照相应事件率的比例随机选取出生或死亡事件。发生出生事件时，将一个后代加入群体，其性状向量由亲本性状向量加上一个方差较小的高斯随机位移得到；发生死亡事件时，则将选中的个体从群体中移除。模拟时间根据总事件率 U对应的等待时间向前推进。请注意，尽管我们的解析处理未明确纳入突变，但如 Doebeli 和 Ispolatov [11]所述，引入突变后，定性结论仍保持不变。除非另有说明，$K_0 = 500$ （因此 $N \approx 500$–900），每个性状的突变步长标准差为 $\sigma_{\text{mut}} = 0.015$，每次运行持续2–6 $\times 10^6$ 个事件；报告的方差取每次运行后半段的平均值，误差条表示独立随机种子之间的离散程度。以0.05、0.25和0.50的表型分布宽度初始化的模拟，均收敛到相近的最终方差，这提供了基本的平衡检验。

单个性状的方差。在一维情况下，高于多样化阈值的高斯平衡具有如下方差

$$\sigma^2_{\text{div}} = \frac{a-k}{2ak}. \tag{16}$$

低于阈值时，有限突变会维持一个虽小但非零的方差。模拟再现了多样化在 $a = k$ 起始，以及阈值以上预测的方差尺度（图4a）。

隐藏性状催化。与稳定隐藏性状耦合的亚阈值焦点性状，其方差会高于突变下限；随着隐藏性状趋近临界性，这种效应会增强，即随着 δ趋近于零而减小。对于一个焦点性状 x 和一个隐藏性状，其中 $A = I$ 且 M 如下面公式（31）所示，平稳种群沿着 M 的多样化特征向量呈高斯分布，并集中分布于其上（附录 A1），因此焦点方差为

$$\begin{aligned}\mathrm{Var}(x) &= \frac{1}{2}\,\frac{\lambda_+}{1-\lambda_+}\,\frac{c^2}{c^2+(\varepsilon+\lambda_+)^2},\\ \lambda_+ &= \tfrac{1}{2}\Big[-(\varepsilon+\delta)+\sqrt{(\varepsilon-\delta)^2+4c^2}\Big],\end{aligned} \tag{17}$$

当 $c^2 > \varepsilon\delta$ 时，其他情况下为零。模拟得到的方差在整个隐藏边际上定量地符合式（17），在较大的 δ 处甚至降至突变下限（图4a，右）。

在四次模型中，式（2）中的指数替换为其平方，$a = \exp[-((\boldsymbol{x}-\boldsymbol{y})^{\mathsf{T}}A(\boldsymbol{x}-\boldsymbol{y}))^2]$ 和$\mathcal{K} = K_0\exp[-(\boldsymbol{x}^{\mathsf{T}}K\boldsymbol{x})^2]$ [11], 的多样化会产生不同的簇，而非拓宽的高斯分布。二次理论并不直接适用于这一模型——最优值处的曲率为零，且一维阈值位于 $a \approx 0.25k$ 而非 $a = k$ [11]——因此我们仅将其作为定性检验，用以验证所预测的耦合效应方向和符号：耦合两个各自低于阈值的性状，会使观测分布从单峰变为两个不同峰，从而为多样化提供更清晰的定性惯性（图4b）。

非对角符号检验。对于公式（12）中的构造，焦点性状在设计上彼此不耦合。

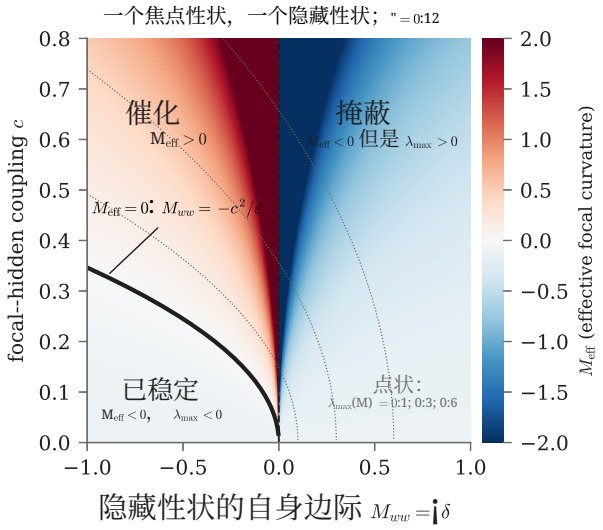

图3. 隐藏性状阈值两侧的催化与掩蔽：对于 $\varepsilon = 0.12$，该图展示了一个焦点性状与一个隐藏性状耦合时的两种状态。虚线垂直线标示隐藏性状阈值 $M_{ww} = 0$；黑色实线曲线为 $M_{\rm eff} = 0$，即 $M_{ww} = -c^2/\varepsilon$。对于 $M_{ww} < 0$ （隐藏性状自身保持稳定），焦点性状在曲线下方趋于稳定，在曲线上方受到催化。对于 $M_{ww} > 0$ （隐藏性状自身发生多样化）， $M_{\rm eff} < 0$ 始终如此，但完整系统在任意 c 下都会发生多样化：这就是掩蔽状态，在这种状态下，焦点性状表现出的变异无法由任何针对焦点性状的描述预测。左侧曲线下方，焦点性状趋于稳定（$M_{\rm eff} < 0$, $\lambda_{\max} < 0$）。点状等高线： $\lambda_{\max}$（M）。在这两种状态下，$|M_{\rm eff}|$ 均随 $M_{ww} \to 0$ 增大。

移除隐藏耦合后，它们之间的相关性仍接近于零。与 $c_1c_2 > 0$的耦合会产生约为 $+0.6$的正相关性，而反转其中一个耦合的符号则会产生约为 -0.6的负相关性。这种符号反转与理论关系一致

$$\operatorname{sign}(\Sigma_{12}) = \operatorname{sign}(c_1c_2), \tag{18}$$

见图 4c.

掩蔽检验。一个焦点性状与一个隐藏性状耦合，且 $\delta < 0$ 时，对于每个焦点边缘 ε，方差都高于突变下限；而当 $\delta > 0$时，一旦 $\varepsilon > c^2/\delta$，方差便回落至接近下限（图 5a； $c = 0.4$, $|\delta| = 0.5$, 阈值 $\varepsilon = 0.32$）。在这两种机制下，平稳种群在（u, w）平面上都是一条直线，并在测量轴上留下可见的投影（图 5b,c），因此在快照中无法区分，只能通过 ε扫描加以区分。隐藏驱动的焦点方差符合式（17），其中 $\delta < 0$；也就是说，它会随隐藏驱动模态中焦点所占比例 $c^2/\left(c^2 + (\varepsilon + \lambda_+)^2\right)$ 的增大而衰减，而该模态自身的方差仍为一阶量。

高维自平均与边缘敏感性

到目前为止，我们一直关注焦点—隐藏耦合的作用，因此也关注隐藏扇区的自能修正如何改变可观测性状。对于稳定化隐藏扇区，我们发现，当自能修正足够强，能够克服焦点扇区的稳定化裕度时，可观测性状便会发生多样化。现在我们要考察，随着隐藏性状空间的维数增加，这种修正会如何变化。具体而言，自能是趋近于有限值，还是会随着隐藏维度数量的增加而无限增长或减小？对于单个焦点性状和 h维隐藏扇区，公式（10）给出

$$\Sigma = -\sum_{\alpha=1}^{h} \frac{b_\alpha^2}{\mu_\alpha}. \tag{19}$$

对于稳定化隐藏扇区， $\mu_\alpha < 0$ 对所有 $\alpha \in \{1, 2, \ldots, h\}$均成立，因此每个隐藏模态都会对 Σ作出正贡献。如果每个 h 隐藏模态都具有量级为一的耦合，且隐藏特征值保持在量级为一，那么总修正通常会随 h线性增长。因此，要得到非平凡的高维极限，每个模态的耦合强度都必须随维数增加而减小。具体而言，取 $b_\alpha \asymp h^{-1/2}$可得 $b_\alpha^2 \asymp h^{-1}$，因此，只要 μ_α保持在量级为一， h个模态的累积贡献就可以保持在量级为一。

为获得可控的大h 极限，考虑一个经过稳定化的隐藏块

$$M_{ww} = -\delta I_h + W_h, \tag{20}$$

其中， W_h 是一个中心对称随机矩阵，其特征值服从半径为 R的半圆分布；令焦点—隐藏耦合向量的元素方差为$R^2/(4h)$。这一选择使M的所有非对角元素——无论是焦点—隐藏耦合还是隐藏—隐藏耦合——在统计上都相同，方差为 $R^2/(4h)$：焦点性状仅因被测量而与众不同。对于 $\delta > R$,

$$\begin{aligned} \Sigma_h &= \boldsymbol{v}^{\mathsf{T}}(\delta I_h - W_h)^{-1}\boldsymbol{v} \xrightarrow[h\to\infty]{} \Sigma_\infty(\delta), \\ \Sigma_\infty(\delta) &= \frac{R^2}{4}\, g_{\rm sc}(\delta) = \tfrac{1}{2}\Big(\delta - \sqrt{\delta^2 - R^2}\Big), \end{aligned} \tag{21}$$

（见附录A4），使用半圆分布的斯蒂尔切斯变换

$$g_{\rm sc}(\delta) = \frac{2}{R^2}\Big(\delta - \sqrt{\delta^2 - R^2}\Big). \tag{22}$$

因此，对于具有 $M_{uu} = -\varepsilon$的单一焦点性状，当隐藏扇区修正超过焦点稳定化强度 $\Sigma_\infty > \varepsilon$时，就会发生多样化。在高维极限下，转变变得陡峭：远离阈值时，多样化要么几乎必然发生，要么几乎完全不会发生。增加隐藏性状的数量会使这一转变更加陡峭，但本身并不能保证多样化。这与 Doebeli 和 Is- polatov [11] 的发现并不矛盾：他们发现，在高维情况下，多样化几乎必然发生。在他们研究的情形中，耦合强度为一阶量， M 的谱上边缘随 $2\sigma\sqrt{h} - \varepsilon$ 增长，并最终对任何 ε都越过零；而经维度归一化的耦合则趋于有限极限。这两种说法描述的是耦合强度随性状数量变化的不同尺度

，哪种尺度适用于某一特定生物体，是一个需要通过实证回答的问题。

由式（22）可知，自能是隐藏边际的递减函数。多样化要求 $\Sigma_\infty > \varepsilon$，因此存在一个临界隐藏边际

$$\delta^* = \varepsilon + \frac{R^2}{4\varepsilon}, \qquad \varepsilon \le R/2, \tag{23}$$

超过该临界值后，无论 h 变得多大，隐藏扇区都无法催化多样化；低于该临界值时，它以趋近于一的概率做到这一点（图 6b）。当 $\varepsilon > R/2$ 时，自能永远不会达到 ε，因为其最大值在谱边缘 $\delta = R$处取得，且为 $R/2$；此时，无论边际为何，隐藏扇区都无法催化多样化。

迄今为止，我们考察了用于竞争算子和稳定化算子的高斯随机矩阵系综。将这一分析置于已有随机矩阵谱转变的更广阔背景中，有助于理解其意义。若 A 和 K 被建模为 Wishart 矩阵，则矩阵对（A, K）的广义特征值与 Fisher/Jacobi 型随机矩阵系综的特征值相关。此时，最大的广义特征值类似于 Roy 最大根；在适当的渐近条件下，其边缘涨落可呈现 Tracy–Widom 统计 [19,20, 38]。

固定秩焦点结构或结构化的焦点—隐藏耦合，同样可以视为随机背景的低秩变形。在尖峰随机矩阵系综中，此类扰动可通过 BBP 型跃迁 [21–24]产生离群特征值并促成特征向量对齐。这为当前模型中显著多样化方向的出现提供了有用的谱类比。

算子 $K - A = -M$ 也可以视为描述参考表型局部稳定性的随机类 Hessian 算子。当其最小特征值穿过零时，局部稳定性便会丧失，这将当前的谱判据与随机景观中拓扑变化和复杂性跃迁的广义理论联系起来 [25–28]。最后，生态雅可比矩阵中的 May–Wigner 转变提供了一个与生态稳定性相关的谱转变，不过二者并非完全对应，因为生态雅可比矩阵通常是非对称的，而此处考察的算子 $K - A$ 是对称的 [17, 18, 29]。

序贯消去作为精确的逐次消去

类似于 Wilson 式抽取，对一个性状进行积分消去会重整化其余性状之间的耦合，而边际 $\delta = -M_{rr} > 0$ 则控制诱导修正的强度。具体而言，消去单个性状 r 会将每个其余矩阵元变换为

$$M_{ij} \longmapsto M_{ij} - \frac{M_{ir}M_{rj}}{M_{rr}}. \tag{24}$$

反复消去性状，等价于对整个被消去的块取舒尔补。尽管中间的耦合通常取决于性状的消去顺序，但最终的约化算子与顺序选择无关。一种自然的抽取方式是按照边际 $\delta = -M_{rr} > 0$ 对稳定模态排序，并从边际最大者开始依次消去。按照这种方案，近边际模态会保留到流的后期。

令 δ_c 为截断值，使得所有满足 $\delta > \delta_c$ 的稳定模态都被消去，而所有满足 $\delta \le \delta_c$ 的模态都予以保留。若 $\rho(\delta)$ 是单位边际内稳定模态的密度，且耦合方差与边际无关，取值为 $R^2/4$，则被消去模态产生的累积修正为

$$\Sigma(\delta_c) = \frac{R^2}{4}\int_{\delta_c}^{\infty} \frac{\rho(\delta)}{\delta}\, d\delta. \tag{25}$$

取对数尺度 $\ell = -\ln \delta_c$,

$$\frac{d\Sigma}{d\ell} = \frac{R^2}{4}\,\rho(\delta_c). \tag{26}$$

该流方程阐明了边缘边界附近的行为。尽管 $1/\delta$ 式（25）中的核使近边际模态的重要性远超其比例，但在当前情况下，它们的总贡献在集体边缘处并不发散。在大h 极限下，半圆谱密度在边缘处按平方根趋于零，$\sqrt{\delta - R}$。因此，式（25）中的被积函数在边缘处仍然可积。式（26）进一步凸显了这一点：自能修正的变化率与模态密度成正比；当趋近谱边缘时 $\rho(\delta_c) \to 0$, 因此 $d\Sigma/d\ell \to 0$。因此，进一步消去所带来的自能修正在边缘附近逐渐减缓，使自能趋于有限极限值，而非发散。

集体谱边缘需要与单个模态相关的极点加以区分。在大h极限下，自能 Σ_∞ 保持有限$\delta \downarrow R$，但其导数呈平方根奇异性并发散。然而，对于有限系统，当隐藏特征值异常接近零时，单次实现可能出现共振峰。因此，如图6a 所示，大系统的稳健预测是边缘敏感性增强和有限尺寸涨落加剧，而非系综均值发散。

结论与未来展望

在本研究中，我们广泛关注不可观测性状在可观测性状《进化》中的作用。多个表型性状可能通过生态相互作用彼此关联，但这类复杂相互作用如何影响多样化过程，并不显而易见。我们的研究结果表明，部分可观测性会从根本上改变人们根据表型数据推断适应性多样化的方式。通过将表型空间划分为焦点扇区和隐藏扇区，并

消除隐藏扇区，我们在焦点空间中得到一个修正后的有效算子，其修正项由隐藏部门预解式决定。这一自能为三个原本看似无关的效应提供了统一描述：稳定的隐藏性状可以催化在孤立状态下保持稳定的焦点性状发生多样化；多样化的隐藏性状驱动可观测部门所呈现却无法解释的多样化；隐藏性状介导的相互作用则可以在不存在直接耦合的焦点性状之间产生相关性。这些效应的方向由焦点性状与隐藏性状之间的耦合决定，而当某个隐藏模态接近临界性时，它们的幅度会变得尤其敏感。

分析还表明，多样化方向的数量取决于完整的竞争减稳定化算子，而非仅由测量性状决定。具体而言，多样化转变对应于 $M = A - K$ 的谱上边缘穿过零点，而分块消元则决定了这一转变在受限可观测子空间中的表现形式。在高维隐藏扇区中，按维数归一化的耦合会产生有限的自能，并通过自平均使多样化转变更加尖锐。因此，未观测性状数量的增加并非只是增添无法解释的变异；它还可能系统性地重整化测量性状所呈现的有效进化几何。

个体模拟支持该理论的主要预测。在一维高斯模型中，模拟重现了多样化阈值和预测的维持方差尺度。隐藏性状耦合会沿预测方向增加焦点性状的变异，而四次模型则通过耦合诱导的性状分裂，提供了更直接的惯性。此外，反转一个隐藏性状与焦点性状之间耦合的符号，会使原本互不耦合的焦点性状之间所诱导相关性的符号反转。这些结果支持这样一种解释：隐藏相互作用不仅决定是否发生多样化，还决定仅凭一组受限的测量性状所呈现的多样化，究竟能否归因于这些性状本身。

生物学后果。由此可以得到一些结论，而将所有性状都视为已观测的处理无法揭示这些结论。首先，一个测量性状是否发生多样化，并不是该性状自身生态学的属性。测量 $a_{uu} < k_{uu}$ 并得出稳定化选择排除了多样化的结论并不可靠，因为隐藏修正可以取任意符号，并且在接近隐藏边际时无界；反过来，一个测量值所反映的生态学表明应当保持稳定的性状却发生多样化，这是隐藏驱动因素的预期惯性，而不是测量错误的证据。其次，在发生多样化的群体中，测量性状之间的相关性未必反映它们之间的任何直接相互作用：一个共享的隐藏性状会诱导符号为 c_1c_2 的相关性，而反转一个耦合也会使其反转。这是一种具有生态学、频率依赖起源的潜变量预测，而非多效性起源，并且可以通过操纵隐藏性状加以检验。

其第三，最有可能驱动观测到的多样化的性状，是那些所受净选择最弱的性状。接近边际的隐藏性状是公式（10）中的杠杆臂，其贡献为 $\propto 1/|\mu_\alpha|$；按选择强度对候选性状进行排序的扫描会将它们排在最后。第四，仅凭焦点数据无法排除隐藏驱动因素，但可以通过操纵进行检验：使焦点性状稳定化，会在有限阈值处消除催化的多样化，而只会减弱由隐藏因素驱动的多样化。相比之下，测量一个候选隐藏性状并发现其与焦点性状存在关联，与这两种机制都相容。 第五，在具有许多弱耦合隐藏性状的生物体中，结果会变得可预测，而非因个体而异：修正会自平均为一个由两个数值决定的确定值，即总耦合方差和典型隐藏边际；多样化则会在后者上表现为阈值现象（公式（23））。第六，消元排序为有限预算下实验研究者应测量哪些性状提供了一个有原则的答案：应选择最接近其自身阈值的性状，而不是效应最大的性状。 最后，当未测量的部分是不稳定部分时，任何局限于测量性状的模型都无法预测这些性状的多样化；有效理论存在于隐藏坐标中，而测量性状只是随行者。这是对推断的限制，而不是对观测的限制。

尽管焦点—隐藏约化本身是精确的，但目前的推导是针对二次竞争减稳定化算子构建的。因此，未来工作的一个自然方向，是将精确的隐藏性状消元扩展到超越竞争与稳定化景观二次描述的情形。具体而言，可以纳入高阶项，以确定隐藏部门自能如何偏离二次区制，以及有效焦点描述如何在超越多样化阈值后演化。这样的扩展将直接建立当前高斯理论与四次模型中所观测到的成簇行为之间的分析联系；对于后者，二次判据并不直接适用，同时仍保留消除未观测表型自由度这一核心思想。

第二个方向是系统研究随机性和有限种群效应。目前的理论预测了多样化转变的位置和方向，而由此产生的变异幅度则取决于人口统计噪声和非线性生态反馈。因此，有限种群理论可以确定确定性谱转变如何在有限种群规模下变得平滑，以及观测方差和簇数如何随种群规模变化。

最终，该理论提出了一种具体的实证策略：与其简单地将未测量性状视为统计不确定性的来源，不如考察接近其自身

多样化阈值的潜在性状组合，是否能够预测测量性状中增强的变异、诱导的相关性或表观多样化。因此，可以利用能够同时测量多个表型维度的实验系统，检验焦点变异是否是对某一隐藏性状的相关响应。以候选隐藏性状为条件可以确定这种关联，但本身并不能将催化与掩蔽区分开来，因为在这两种情况下，平稳种群都集中在单一方向上；具有区分作用的操纵是使焦点性状保持稳定：这会在有限阈值处消除催化多样化，但只会减弱隐藏性状驱动的多样化。更一般而言，该框架为区分以下两类多样化提供了路径：一类是观察到的性状所固有的多样化，另一类则是由尚未测量的表型维度产生或驱动的多样化。

总的来说，这些结果确立了隐藏性状消元是一种普遍机制：不完整的表型观测能够通过该机制重塑表观的进化动力学。核心对象并非焦点性状本身，而是在考虑隐藏扇区后得到的有效算子。这一视角在多维进化动力学、部分观测系统的有效理论，以及高维多样化的谱描述之间架起了桥梁。

未来实验研究的一个重要方向，是检验与未观测性状的耦合是否能够在原本稳定的可观测性状中诱发多样化。尽管据我们所知，目前尚缺乏此类直接的实验检验，但已有若干研究指出了密切相关的现象：潜在生物变异能够影响可观测的表型多样化。在 黏细菌 中，实验进化研究表明，表型多样化在一种环境条件下可以保持潜伏状态，而在另一种环境条件下表现出来 [39]。类似地，番茄实验显示，隐性遗传变异的组合能够相互作用，从而导致花序结构发生显著变化 [40]。尽管这些研究并未直接检验本文所建立的隐藏性状—焦点性状耦合机制，但它们凸显了潜在变异作为可观测表型变化来源的更广泛实验意义。因此，对本文所提出机制进行直接实验检验，将是进一步将隐藏性状效应与适应性多样化的可观测模式联系起来的重要一步。

分析细节

A1 高斯平衡与维持方差定律

假设稳态密度 $\phi^*(\boldsymbol{x}) \propto \exp(-\boldsymbol{x}^\mathsf{T} B \boldsymbol{x})$。高斯卷积得出

$$\int a(\boldsymbol{x},\boldsymbol{y})\phi^*(\boldsymbol{y})\,d\boldsymbol{y} \propto \exp\{-\boldsymbol{x}^\mathsf{T}[A - A(A+B)^{-1}A]\boldsymbol{x}\}. \tag{27}$$

将此指数与承载能力相匹配，得到

$$B = A(A-K)^{-1}A - A \tag{28}$$
$$= K + K(A-K)^{-1}K. \tag{29}$$

当 $A - K \succ 0$时，$B \succ 0$ 且协方差为$(2B)^{-1} = \frac{1}{2}(K^{-1} - A^{-1})$。在一维情况下，这便化简为方程（16）。

当 $A - K$ 具有混合惯性时，$\exp(-\boldsymbol{x}^\mathsf{T} B\boldsymbol{x})$ 不可归一化，因此方程（29）无法定义协方差。相反，稳态可由 Doebeli 和 Ispolatov 的解耦方法得到 [11]：令 S 满足 $S^\mathsf{T} A S = I$且 $S^\mathsf{T} K S = D = \mathrm{diag}(\kappa_1,\dots,\kappa_m)$。在坐标系 $\boldsymbol{y} = S^{-1}\boldsymbol{x}$ 中，动力学分解为相互独立的一维模型，其中 $a = 1$ 且$k = \kappa_i$，因此每个满足 $\kappa_i < 1$ 的方向都具有方差$(1-\kappa_i)/(2\kappa_i)$，而每个满足 $\kappa_i \geq 1$ 的方向都会收敛到最优值，只有突变会使其扩散。因此

$$\mathrm{Cov}(\boldsymbol{x}) = \tfrac{1}{2}\, S\,[D^{-1} - I]_+\, S^\mathsf{T}, \tag{30}$$

其中 $[\cdot]_+$ 仅保留正对角元素。对于$A - K \succ 0$ 每个元素都为正，且式（30）简化为 $(2B)^{-1}$；一般而言，平稳测度在发散子空间上呈高斯分布，并沿稳定方向集中。

考虑一个由单个焦点性状 x与单个隐藏性状 h耦合而成的系统。为简便起见，设竞争矩阵为 $A = I$，并写作

$$M = A - K = \begin{pmatrix} -\varepsilon & c \\ c & -\delta \end{pmatrix}, \qquad \varepsilon > 0, \tag{31}$$

其中，ε 刻画焦点性状的阈下曲率，δ 刻画隐藏性状的稳定性（$\delta > 0$ 稳定，$\delta < 0$ 自身会发散），而c表示焦点性状与隐藏性状之间的耦合。由于 $K = A - M$，承载力矩阵为

$$K = \begin{pmatrix} 1+\varepsilon & -c \\ -c & 1+\delta \end{pmatrix}. \tag{32}$$

当 $A = I$时，S 是 K的正交特征基，而 $\kappa_i = 1 - \lambda_i(M)$，因此，当且仅当对应的 M 特征值为正时，某个方向才会发散。只要 det $M = \varepsilon\delta - c^2 < 0$，$M$就恰有一个正特征值，

$$\lambda_+ = \tfrac{1}{2}\Big[-(\varepsilon+\delta) + \sqrt{(\varepsilon-\delta)^2 + 4c^2}\Big], \tag{33}$$

的单位特征向量 $\boldsymbol{v} \propto (c,\ \varepsilon + \lambda_+)^\mathsf{T}$。稳态群体沿着 $\boldsymbol{v}$ 呈高斯分布，方差为$\frac{1}{2}\lambda_+/(1-\lambda_+)$ 并在其横向上高度集中，而焦点性状的方差是方程（$\mathbf{1}$，1) 中的元素，见式（30），

$$\mathrm{Var}(x) = \frac{1}{2}\,\frac{\lambda_+}{1-\lambda_+}\,\frac{c^2}{c^2 + (\varepsilon+\lambda_+)^2}, \tag{34}$$

即式（17）。对于 $\delta > 0$，它在 $c^2 = \varepsilon\delta$阈值处连续趋于零；对于 $\delta < 0$，无论 $c \neq 0$ 还是 ε，它始终为正，这就是掩蔽状态。（$\frac{1}{2}(K^{-1} - I)$ 的 $(\mathbf{1},\mathbf{1})$ 项与此相差稳定化方向的贡献；当 M 是不定矩阵时，它不是方差。）

A2 极点处的多样化

当隐藏块 M_{ww} 是奇异矩阵时，普通的舒尔补没有定义。

令完整算子为

$$M(\mu) = \begin{pmatrix} M_{uu} & M_{uw} \\ M_{wu} & M_{ww}(\mu) \end{pmatrix}, \tag{35}$$

其中 $M_{ww}(\mu)$ 有一个单特征值 μ，其归一化特征向量为 $\boldsymbol{v}$。假设其余隐藏特征值始终与零保持一定距离。在以 $\boldsymbol{v}$ 开始的隐藏正交基中，写为

$$M_{ww}(\mu) = \begin{pmatrix} \mu & 0 \\ 0 & M_{ww}^{\perp} \end{pmatrix}, \qquad M_{uw} = \begin{pmatrix} \boldsymbol{b} & M_{uw}^{\perp} \end{pmatrix}, \tag{36}$$

其中

$$\boldsymbol{b} = M_{uw}\boldsymbol{v} \in \mathbb{R}^p. \tag{37}$$

可以先消去非临界隐藏模态。定义

$$\widehat{M}_{uu} = M_{uu} - M_{uw}^{\perp}(M_{ww}^{\perp})^{-1}M_{wu}^{\perp}. \tag{38}$$

舒尔补的商性质给出了焦点扇区加上单个临界隐藏坐标上的精确约化算子：

$$\widehat{M}(\mu) = \begin{pmatrix} \widehat{M}_{uu} & \boldsymbol{b} \\ \boldsymbol{b}^{\mathsf{T}} & \mu \end{pmatrix}. \tag{39}$$

对于 $\mu \neq 0$，消去最终隐藏坐标可得

$$M_{\text{eff}}(\mu) = \widehat{M}_{uu} - \frac{\boldsymbol{b}\boldsymbol{b}^{\mathsf{T}}}{\mu}. \tag{40}$$

因此，与简单隐藏阈值相关的所有奇异行为都包含在一个明确的秩一项中。常规隐藏扇区将背景焦点算子从 M_{uu} 改变为 M_{uu}，但不会改变极点结构。

这种约化也阐明了接近临界性的含义。隐藏扇区可能是高维的，但只有那些趋近于零且通过 M_{uw} 发生耦合的隐藏特征向量才会产生奇异贡献。维数本身并不会产生极点。

如果 M_{uu} 可逆，则恰好在隐藏阈值处的惯性指数可通过消去焦点块而非奇异隐藏块得到：

$$\operatorname{In}\widehat{M}(0) = \operatorname{In}(\widehat{M}_{uu}) + \operatorname{In}\left(-\boldsymbol{b}^{\mathsf{T}}\widehat{M}_{uu}^{-1}\boldsymbol{b}\right). \tag{41}$$

当 $M_{uu} \prec 0$ 且 $\boldsymbol{b} \neq 0$时，方程（41）中的标量为正，因此完整系统在 处 $\mu = 0$有一个正方向。对于 $M_{uu} \succ 0$，该标量为负，因此边缘模态贡献一个稳定化方向，正向方向的数量保持不变。当仅隐藏模态达到零时，完整算子通常是不定的，而非奇异的。

A3 多样化方向数量与隐藏性状

我们先考虑一个稳定性隐藏中介，即 $M_{ww} = -\Delta$ 其中 $\Delta > 0$ 为常数。设焦点扇区 $M_{uu} = -P$, $P \succ 0$的维数 $p \times p$ 任意且稳定。因此，消去隐藏性状后，有效焦点算子为

$$M_{\text{eff}} = -P + \frac{M_{uw}M_{uw}^{\mathsf{T}}}{\Delta}. \tag{42}$$

将刚度归一化耦合定义为

$$\boldsymbol{\alpha} = \frac{P^{-1/2}M_{uw}}{\sqrt{\Delta}}, \tag{43}$$

then

$$M_{\text{eff}} = P^{1/2}\left(-I_p + \boldsymbol{\alpha}\boldsymbol{\alpha}^{\mathsf{T}}\right)P^{1/2}, \tag{44}$$

其中，I_p 是 p维单位矩阵。由于合同保持惯性指数，$(-I_p+\boldsymbol{\alpha}\boldsymbol{\alpha}^{\mathsf{T}})$和 M_{eff}的正、负特征模态数量相同。归一化矩阵 $-I_p+\boldsymbol{\alpha}\boldsymbol{\alpha}^{\mathsf{T}}$ 沿 $\boldsymbol{\alpha}$ 的特征值为 $-1+\|\boldsymbol{\alpha}\|^2$，在其正交补上的特征值为 -1。因此，当且仅当下式成立时，它恰有一个正特征值

$$\|\boldsymbol{\alpha}\|^2 = \frac{\boldsymbol{c}^{\mathsf{T}}P^{-1}\boldsymbol{c}}{\Delta} > 1. \tag{45}$$

现在，假设隐藏块是稳定的，且维数任意：

$$M_{ww} = -H, \qquad H \succ 0, \tag{46}$$

则归一化刚度耦合矩阵 is

$$C = P^{-1/2}M_{uw}H^{-1/2}, \tag{47}$$

以及有效焦点矩阵

$$M_{\text{eff}} = P^{1/2}\left(-I_p + CC^{\mathsf{T}}\right)P^{1/2}. \tag{48}$$

令 $\sigma_1(C) \geq \sigma_2(C) \geq \cdots$表示 C的奇异值。相互作用诱导的正焦点方向的数量为

$$n_+(M_{\text{eff}}) = \#\{a : \sigma_a(C) > 1\}. \tag{49}$$

特别地，有效秩为r 的稳定隐藏扇区，至多能在自身稳定的焦点扇区中诱导出 r 个相互独立的焦点多样化方向。（若不作出假设 $M_{uu} \prec 0$，一般上界为 $n_+(M_{\text{eff}}) \leq n_+(M_{uu}) +$ 秩 M_{uw}。）因此，一种隐藏性状会产生一个归一化耦合向量，最多能形成一个正通道。多个相互独立的隐藏耦合轮廓可以形成多个焦点通道，但前提是它们经刚度归一化后的奇异值超过 1。

A4 维度归一化耦合的高维自能

让我们考虑一个随机耦合矩阵

$$M_{uw} = \frac{1}{\sqrt{h}}S^{1/2}G_h, \tag{50}$$

其中 h 是隐藏扇区的维数。这里，$G_h \in \mathbb{R}^{p\times h}$ 包含相互独立的标准高斯条目，并且与 M_{ww}相互独立。对称正定矩阵 S 编码了总焦点耦合协方差。将式（50）代入自能可得

$$\Sigma_h = \frac{1}{h}\, S^{1/2} G_h\, \mathcal{R}_h(\delta)\, G_h^{\mathsf{T}} S^{1/2}, \tag{51}$$

其中 $\mathcal{R}_h(\delta)$ 是 M_{ww} 的预解式，其定义见公式（20）。给定 M_{ww}后，预解式 $\mathcal{R}_h(\delta)$是固定的，并且独立于 G_h。因此，

$$\mathbb{E}[\Sigma_h \mid M_{ww}] = \frac{1}{h}\, S^{1/2}\, \mathbb{E}\big[G_h \mathcal{R}_h(\delta) G_h^{\mathsf{T}}\big]\, S^{1/2}. \tag{52}$$

利用高斯二阶矩恒等式$\mathbb{E}[G_{ia}G_{jb}] = \delta_{ij}\delta_{ab}$，我们得到

$$\begin{aligned}\mathbb{E}\big[(G_h \mathcal{R}_h G_h^{\mathsf{T}})_{ij}\big] &= \sum_{a,b} (\mathcal{R}_h)_{ab}\, \mathbb{E}[G_{ia}G_{jb}] \\ &= \delta_{ij} \sum_{a} (\mathcal{R}_h)_{aa} = \delta_{ij}\, \mathrm{tr}\, \mathcal{R}_h.\end{aligned} \tag{53}$$

因此，

$$\mathbb{E}\big[G_h \mathcal{R}_h G_h^{\mathsf{T}}\big] = \mathrm{tr}(\mathcal{R}_h)\, I_p, \tag{54}$$

从而

$$\mathbb{E}[\Sigma_h \mid M_{ww}] = \frac{\mathrm{tr}\, \mathcal{R}_h(\delta)}{h}\, S = m_h(\delta)\, S, \tag{55}$$

其中 $m_h(\delta) = h^{-1}\,\mathrm{tr}\mathcal{R}_h(\delta)$。因此，我们可以将自能写为

$$\Sigma_h = m_h(\delta) S + [\Sigma_h - m_h(\delta) S]\,, \tag{56}$$

其中第一项是条件均值，第二项表示随机焦点—隐藏耦合引起的涨落。在谱收敛条件下，我们有

$$m_h(\delta) \longrightarrow g_\nu(\delta) = \int \frac{1}{\delta - x}\, \nu(dx). \tag{57}$$

此外，采用 $h^{-1/2}$ 式（50中的归一化后，自能是 h 相互独立的隐藏模态贡献之和，每项的量级为 h^{-1}。因此，只要预解式在谱隙约束下保持一致有界，这些贡献的累积涨落就会按 $h^{-1/2}$的速度减小。于是，当 $h \to \infty$时，涨落项的均方趋于零，并且

$$\Sigma_h(\delta) \longrightarrow \Sigma_\infty(\delta) = g_\nu(\delta)\, S, \tag{58}$$

这证明了隐藏部分修正的自平均性。

A5 三个焦点性状与三个隐藏性状中的多样化

我们考虑三个焦点性状 $\boldsymbol{u} \in \mathbb{R}^3$ 与三个隐藏性状 $\boldsymbol{w} \in \mathbb{R}^3$耦合。令

$$M = \begin{pmatrix} -\varepsilon I_3 & C \\ C^{\mathsf{T}} & -\delta I_3 \end{pmatrix}, \qquad C = c \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \\ s & s & s \end{pmatrix}, \tag{59}$$

其中 $s = \pm 1$ 是一个自由符号。消去隐藏扇区后，可得到精确的有效焦点算子

$$M_{\mathrm{eff}} = -\varepsilon I_3 + \frac{1}{\delta} C C^{\mathsf{T}}. \tag{60}$$

由于

$$C C^{\mathsf{T}} = 3c^2 \begin{pmatrix} 1 & 1 & s \\ 1 & 1 & s \\ s & s & 1 \end{pmatrix}, \tag{61}$$

有效算子变为

$$M_{\mathrm{eff}} = -\varepsilon I_3 + \frac{3c^2}{\delta} \begin{pmatrix} 1 & 1 & s \\ 1 & 1 & s \\ s & s & 1 \end{pmatrix}. \tag{62}$$

其最大特征值为

$$\lambda_{\max}(M_{\mathrm{eff}}) = -\varepsilon + \frac{9c^2}{\delta}, \tag{63}$$

因此，当

$$c^2 > \frac{\varepsilon \delta}{9}. \tag{64}$$

相应的焦点多样化方向为

$$\boldsymbol{v}_{\parallel} = \frac{1}{\sqrt{3}}(1, 1, s)^{\mathsf{T}}, \tag{65}$$

这给出 $(1,\ 1,\ 1)$ 对应于 $s = +1$ 以及 $(1,\ 1,\ -1)$ 对应于 $s = -1$。两个正交焦点模态的特征值仍保持稳定，为 $-\varepsilon$（见图 7）。

参考文献

[1] M 表型整合：研究复杂表型的生态学与进化。生态学通讯，6:265–272，2003。[2] B. Hallgrímsson、R. S. Jamniczky、N. Young、C. Ro- lian、J. K. Parsons、R. A. Boughner 和 M. M. Mar- cucio。整合与复杂表型的进化。生态学、进化与系统学年度评论，50:1–23，2019。[3] S. Chakraborty 和 S. Chakraborty。选择-重组-突变动力学：梯度、极限环与闭不变曲线。《物理评论*E*》，108:064404，2023。[4] C. Darwin。《论物种起源：通过自然选择》。John Murray，伦敦，1859。[5] R. D. H. Barrett 和 D. Schluter。现存遗传变异带来的适应。生态学与进化趋势，23:38–44，2008。[6]P. D. Sniegowski 和 R. E. Lenski。突变与适应：从进化视角看定向突变争议。生态学、进化与系统学年度评论，26:553–578，1995。[7] J. A. Coyne 和 H. A. Orr。物种形成。Sinauer Associates，马萨诸塞州桑德兰，2004。[8] M. Nei 和 M. Nozawa。突变与选择在物种形成中的作用：从 Hugo de Vries 到现代基因组时代。基因组生物学与进化，3:812–829，2011。

[9] S. A. H. Geritz、E. Kisdi、G. Meszéna 和 J. A. J. Metz。进化奇异策略与进化树的适应性生长和分支。进化生态学，12:35–57，1998。

[10] U. Dieckmann 和 M. Doebeli。同域物种形成导致物种起源。《自然》，400：354–357，1999。

[11] M. Doebeli 和 I. Ispolatov。复杂性与多样性。《科学》，328：494–497，2010。

[12] F. Débarre、S. L. Nuismer 和 M. Doebeli。多维（共同）进化稳定性。《美国博物学家》，184：158–171，2014。

[13] I. Ispolatov, V. Madhok, 以及 M. Doebeli. 高维表型空间中适应性多样化的个体基础模型。《理论生物学杂志》，390：97–105，2016。

[14] M. Doebeli 和 I. Ispolatov。高维表型空间中的多样性与协同进化动力学。《美国博物学家》，189：105–120，2017。

[15] R. Lande 和 S. J. Arnold。相关性状上选择的测量。《进化》，37：1226，1983 1210：–。

[16] T. Mitchell-Olds 和 R. G. Shaw。自然选择的回归分析：统计推断与生物学解释。《进化》，41:1149–1161，1987。[17] R. M. May。大型复杂系统会稳定吗？《自然》，238:413–414，1972。[18] S. Allesina 和 S. Tang。复杂生态系统的稳定性判据。《自然》，483:205–208，2012。[19] S. N. Roy。论一种启发式检验构造方法及其在多元分析中的应用。《数学统计年刊》，24:220–238，1953。[20] I. M. Johnstone。多元分析与 Jacobi 系综：最大特征值、Tracy–Widom极限和收敛速率。《统计年刊》，36:2638–2716，2008。[21] J. Baik、G. Ben Arous 和 S. Péché。非零复样本协方差矩阵最大特征值的相变。《概率年刊》，33 1697，2005 1643: – 。[22] F. Benaych-Georges 和 R. R. Nadakuditi。大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– 521，2011。[23] I. M. Johnstone 和 B. Nadler。秩一备择假设下的 Roy最大根检验。《生物统计学》，104 193，2017 181: – 。[24] Q. Wang 和 J. Yao。大维尖峰Fisher矩阵的极端特征值及其应用。《统计年刊》，45:415–460，2017。[25] Y. V. Fyodorov。随机能量景观的复杂性、玻璃化转变以及随机矩阵谱行列式的绝对值。《物理评论快报》，92:240601，2004。

[26] Y. V. Fyodorov 和 C. Nadal。玻璃化转变点随机景观极小值数量的临界行为及 Tracy–Widom分布。《物理评论快报》，109:167203，2012。

[27] A. Auffinger、G. Ben Arous 和 J. Černý。随机矩阵与自旋玻璃的复杂性。《纯数学与应用数学通讯》，66：165–201，2013。

[28] V. Ros, G. Ben Arous, G. Biroli, 和C. Cammarota. 尖峰张量模型和简单玻璃态模型中的复杂能量景观。《物理评论*X*》，9:011003，2019年。

[29] Y. V. Fyodorov 和 B. A. Khoruzhenko。May–Wigner失稳转变的非线性类比。《美国国家科学院院刊》，113:6827–6832，2016。

[30] S. Tomsovic 和 D. Ullmo。混沌辅助隧穿 . 《物理评论*E*》，50:145–162，1994。

[31] A. Ferrera, A. Pascual-García, and U. Bastolla. 有效竞争决定模型生态系统的全局稳定性。理论生态学，10:195–205，2017。

[32] P.-F. Verhulst。关于人口增长所遵循规律的论述。数学与物理通讯，10:113–121，1838。

[33] J. Roughgarden。竞争物种之间的资源分割——一种协同进化方法。《理论人口生物学》，9:388–424，1976。[34] R. MacArthur 和 R. Levins。共存物种的限制相似性、趋同与分化。《美国博物学家》，101:377–385，1967。[35] R. A. Horn 和 C. R. Johnson。《矩阵分析》。剑桥大学出版社，剑桥，1985。[36] E. V. Haynsworth。分块厄米矩阵的惯性指数的确定。《线性代数及其应用》，1:73–81，1968。[37] V. Madhok。由确定性微观生态过程产生的进化动力学。《物理评论*E*》，101:032411，2020。[38] C. A. Tracy 和 H. Widom。能级间距分布与艾里核。《数学物理通讯》，159:151–174，1994。[39] O. Rendueles 和 G. J. Velicer。通往无尽奇妙形态的隐秘路径：细菌运动性的复杂性塑造潜在表型的多样化。《*BMC*生态与进化》，20:148，2020。[40] S. G. Zebell、C. Martí-Gómez、B. Fitzgerald、C. P. Cunha、M. Lach、B. M. Seman、A. Hendelman、S. Sretenovic、Y. Qi、M. Bartlett、Y. Eshed、D. M. Mc-Candlish 和 Z. B. Lippman。隐性变异通过层级上位性推动植物表型变化。《自然》，644:984–992，2025。

我们感谢 Anusandhan国家研究基金会 (ANRF) 通过资助编号 ANRF/ARGM/2025/002679/TS 提供的资金支持。

我们还感谢使用基于人工智能的工具协助提升稿件的清晰度和呈现效果、完善示意图，并交叉核验模拟代码和数值结果。本研究中提出的所有科学思想、分析、诠释和结论均由作者全权负责。

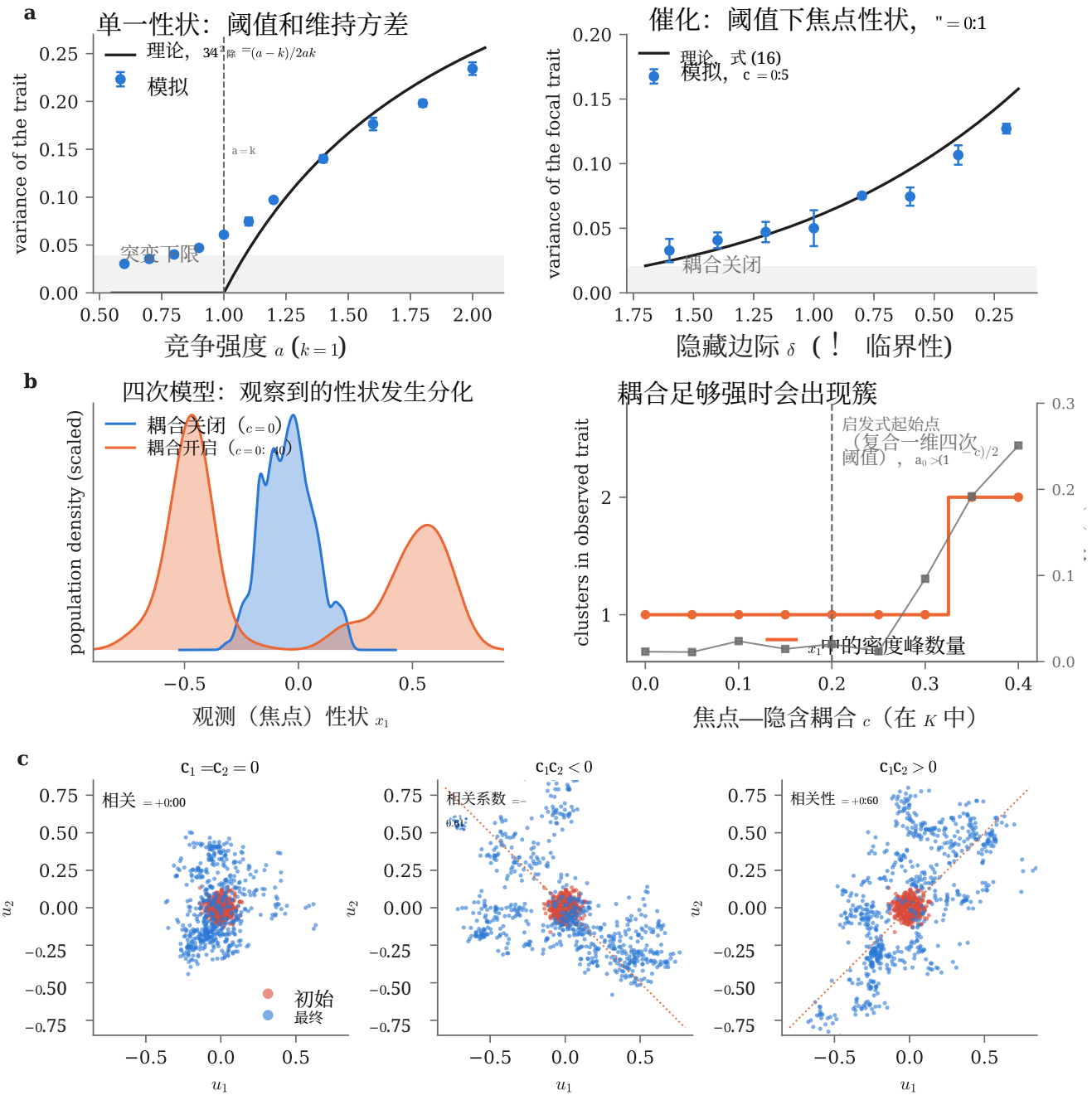

图4. 用于检验谱预测和归因预测的模拟：(a) 左：在一维情况下，方差在阈值 $a = k = 1$ 以下保持在突变下限，在阈值以上则遵循方程 (16)，误差在 $\sim 6\%$以内（$\sigma_{\text{mut}} = 0.03$，$4 \times 10^6$ 次事件，三个随机种子）。右：一个亚阈值焦点性状（$\varepsilon = 0.1$）与一个稳定隐藏性状（$c = 0.5$）耦合后，其方差会随隐藏边际 δ 趋近于零而增大，并遵循方程 (17)；阴影带表示耦合关闭时的方差。(b) 四次模型，$a(\boldsymbol{x}, \boldsymbol{y}) = \exp[-((\boldsymbol{x}-\boldsymbol{y})^{\mathsf{T}} A(\boldsymbol{x}-\boldsymbol{y}))^2]$, $\mathrm{K} = K_0 \exp[-(\boldsymbol{x}^{\mathsf{T}} K \boldsymbol{x})^2]$, , 其中 $A = a_0 I$、$a_0 = 0.4$和 $K = \left(\begin{smallmatrix} 1 & -c \\ -c & 1 \end{smallmatrix}\right)$：每个性状单独来看都低于一维四次阈值。左：耦合关闭和开启时观测性状 x_1 的核密度。右：x_1 中的密度峰数量（橙色）和 $\mathrm{Var}(x_1)$（灰色，右轴）随 c的变化；虚线表示启发式起始点，该起始点通过将四次模型限制在复合方向 $(1,1)/\sqrt{2}$ 上，并应用 Doebeli 和 Ispolatov [11] $a_0 > \frac{1}{2}(1-c)$ 提出的一维四次阈值得出。测得的起始点位于更大的 c处，这符合预期，因为超出二次模型范围后，该判据并非精确。(c) 两个焦点性状与一个隐藏性状耦合，如方程 (11) 所示，$\varepsilon = 0.1$, $\delta = 0.2$, $|c_1| = |c_2| = 0.4$, $\sigma_{\text{mut}} = 0.03$：无耦合时相关性接近零；$c_1 c_2 > 0$时为正相关，$c_1 c_2 < 0$时为负相关（点线表示预测方向）。红色表示初始种群；蓝色表示经历 3×10^6 次事件后。消元使 M_{eff} 沿 $(1, 1)$ 方向的特征值从 -0.1 变为 $+1.5$；反转其中一个耦合后，则选取 $(1, -1)$。

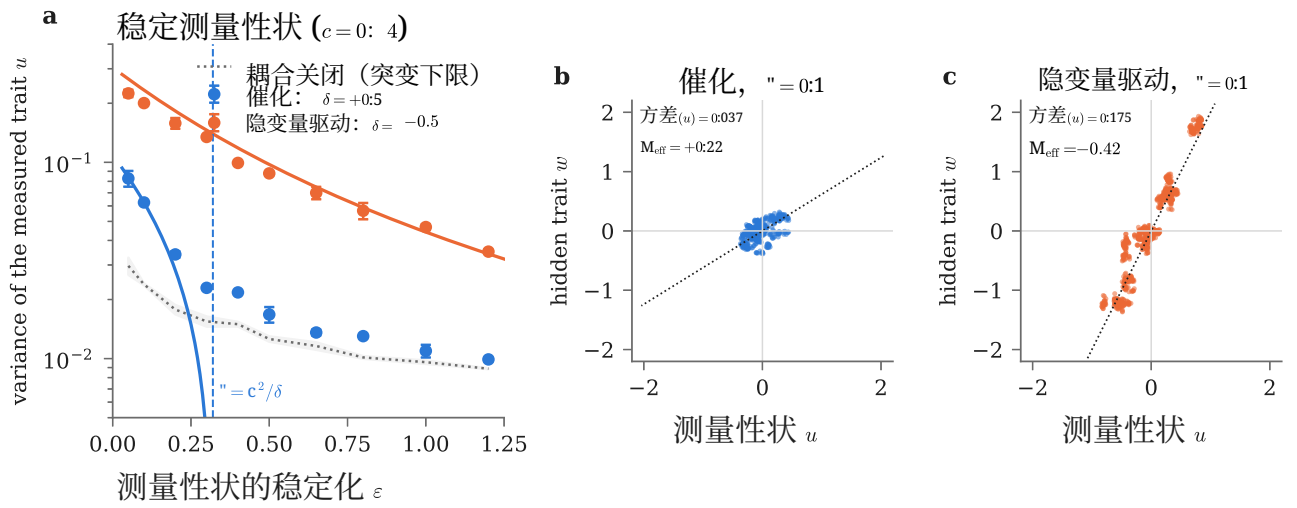

图5。催化与掩蔽的区别在于稳定化测量性状，而非观察该性状：一个测量性状 u 与一个隐藏性状$c = 0.4$耦合；该隐藏性状要么自身稳定（$\delta = +0.5$，蓝色），要么自身发生多样化（$\delta = -0.5$，橙色）； $A = I$, 6×10^6 次事件，两个随机种子。(a) u 的方差随其自身稳定化程度 ε的变化。超过 $\varepsilon = c^2/\delta = 0.32$ 后，催化方差降至突变下限（灰色带，耦合关闭），并在 $\varepsilon \approx 0.65$时达到下限；隐藏变量驱动的方差则随隐藏驱动模态中焦点性状所占比例而衰减，但永远不会达到下限，而 Var(w) 保持在约0.55至0.8之间（未显示）。实线：方程（17）；带灰色带的虚线：关闭耦合后的模拟。(b,c) 两种机制下 $\varepsilon = 0.1$ 时的快照：群体沿 M 的主特征向量呈线状分布（虚线），且两种情况下 u 均有明显离散； M_{eff} 符号相反。

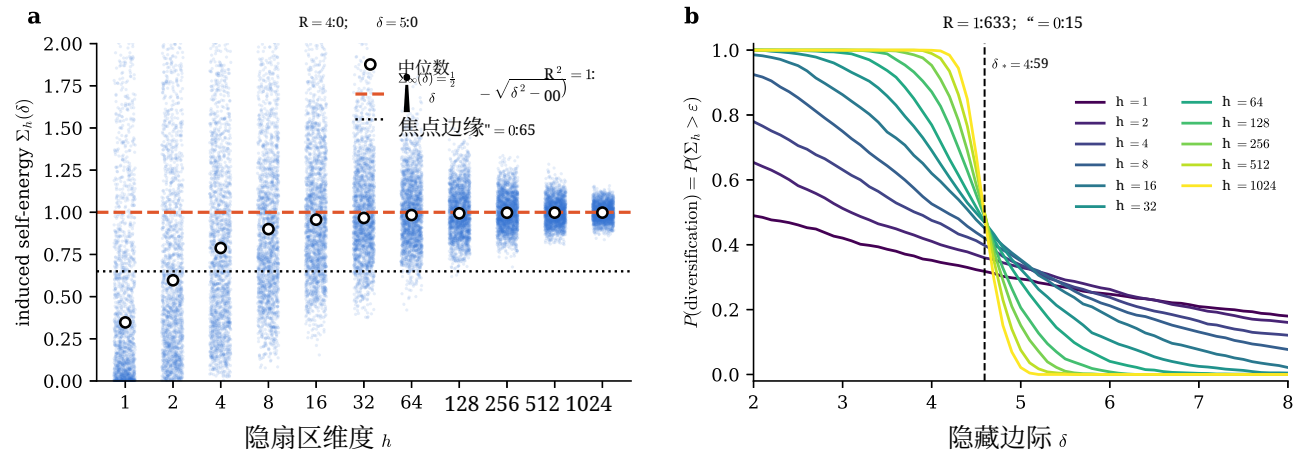

图6. 随着隐藏扇区维度增加，自能与多样化阈值的锐化：(a) 随着隐藏扇区维度增加，焦点性状的自能修正趋于一个确定值，且不同随机矩阵实现之间的波动随维度增加而减小。每种维度均展示了2000个随机矩阵实现（散点），白色圆圈表示中位数。随着维度增加，中位数趋近于理论预测值。参数值为 $R = 4.0$， $\varepsilon = 0.65$，以及$\delta = 5.0$。(b) 在高维随机隐藏扇区中，按维数归一化的耦合产生一个有限的自能极限，其表达式由式（21）给出。当这一修正超过焦点稳定裕度时，焦点性状会发生多样化。随着隐藏扇区维度增加，当隐藏边际越过 δ^*时，多样化概率从1变为0的过程会更加陡峭，从而使多样化起始越来越陡峭。参数值为 $R = 1.6330$ 和$\varepsilon = 0.15$。

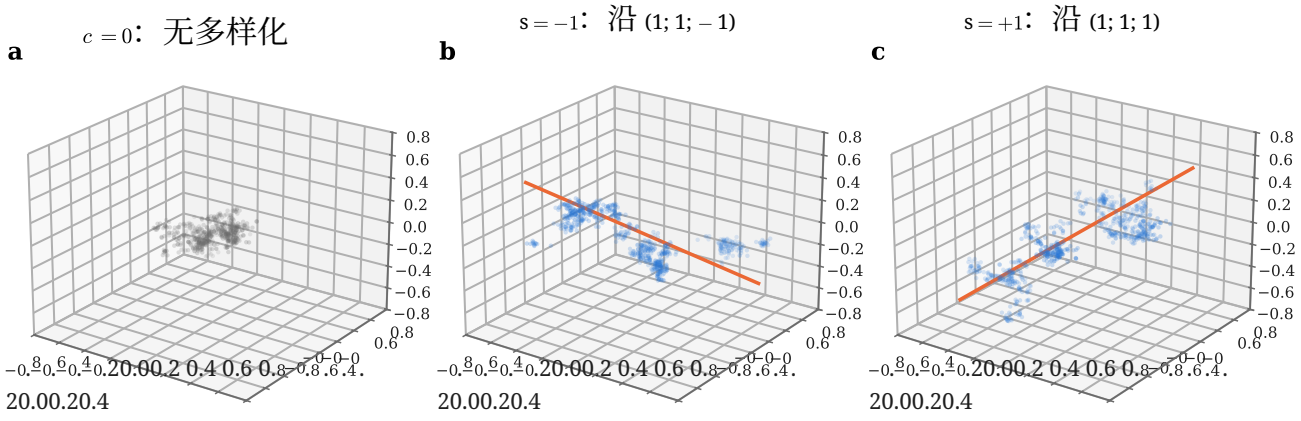

图7. 三个焦点性状和三个隐藏性状中的多样化：子图 (a) 对应非耦合情形（$c = 0$），此时不会发生多样化，因为焦点性状和隐藏性状各自都稳定。子图 (b) 展示了沿 $(1, 1, -1)$ 方向发生的多样化（ $s = -1$），而子图 (c) 展示了沿 $(1, 1, 1)$ 方向发生的多样化（ $s = 1$）。这些图是在发生 3×10^6 次出生–死亡事件后得到的，其中 $\varepsilon = 0.1$、 $\delta = 0.2$ 和 $c = 0.2$，并且存在突变（ $\sigma_{\mathrm{mut}} = 0.015$）；橙色线条标示了预测方向，测量得到的焦点协方差的主特征向量与各方向的夹角均小于 3°。