



中南大學
CENTRAL SOUTH UNIVERSITY

一类生态学复杂动力系统涌现现象的研究

A study of the emergence phenomenon of complex dynamic systems in ecology

姓名 王茜、彭奇、熊涛、陈鑫、李东润

导师 牛原玲

院校 中南大学数学与统计学院

邮箱 1306210106@csu.edu.com

2024 年 3 月 12 日

摘要

本项目研究的课题为一类具有涌现性质的庞大生态系统：系统内生物间相互作用，而作用结果同时反作用于物种本身，并调整生成新的动态关系。展现的结果在大数据上保持着涌现的秩序性。同时，系统内个体受作用系数（相互作用的扩散项）也动态调整，随时间项变化。

我们将该实际问题抽象为动力系统中随时间迭代的一类时滞微分方程（Delay Differential Equations, DDE）。与普通的微分方程不同，该方程包含了对过去时间的依赖，系统的响应取决于过去某个时间点的状态。

主要针对胡脊梁和 Jeff Gore 团队 2022 年刊登于 Science 的《Emergent phases of ecological diversity and dynamics mapped in microcosms》所提出的观点，结合历史相关讨论，作综述总结。并构建基于广义 *lotka – Volterra* 方程的时滞微分方程。该模型满足如下优点：(1) 可以通过过去时间项的统计数据，对未来作更清晰的预测；(2) 在生态系统中某些特定群落关系，如捕食-被捕食，计算将更为简便。周期性预测会更强；(3) 某些情况下，等价于一个常微分方程组，可以简化为 ODE 模型。

关键词： 延迟微分方程（DDE）；系统生物学；复杂动力系统

Abstract

The subject of this project is a type of large-scale ecosystem with emergent properties: interactions among organisms within the system, whose outcomes simultaneously affect the species themselves and adjust to generate new dynamic relationships. The exhibited results maintain emergent orderliness in big data. Additionally, the coefficients of interaction within the system (diffusion terms of interactions) dynamically adjust with time.

We abstract this practical problem into a class of delay differential equations (DDE) iterating over time in dynamical systems. Unlike ordinary differential equations, these equations incorporate dependencies on past times, where the system's response depends on the state at some past time point.

This project primarily focuses on a synthesis and summary of the viewpoints proposed by the Hu, Jilong, and Jeff Gore team in their 2022 publication in Science titled "Emergent phases of ecological diversity and dynamics mapped in microcosms," along with relevant historical discussions. Furthermore, we construct delay differential equations based on the generalized Lotka-Volterra equation. This model possesses the following advantages: (1) clearer predictions can be made about the future through statistical data on past time points; (2) for certain specific community relationships in ecosystems, such as predator-prey interactions, calculations become more straightforward, enhancing the predictability of periodicity; (3) in certain scenarios, it is equivalent to a system of ordinary differential equations (ODEs) and can be simplified into an ODE model.

Key Words: Delay differential equations (DDEs); Systems biology; Complex dynamical systems.

目录

| | |
|-----------------------------|----|
| 摘要 | I |
| Abstract | II |
| 第一章 绪论 | 1 |
| 第一节 关于复杂系统 | 1 |
| 第二节 关于涌现现象 | 2 |
| 第二章 预备知识 | 4 |
| 第一节 国内外的研究现状和脉络进展 | 4 |
| 第二节 Lotka-Volterra 模型 | 5 |
| 第三节 时滞微分方程 | 6 |
| 第四节 生态学系统的实验与理论 | 6 |
| 第三章 带时滞项的 Lotka-Volterra 模型 | 9 |
| 第一节 模型建立 | 9 |
| 第二节 效果拟合 | 10 |
| 第三节 稳定性分析 | 12 |
| 3.3.1 原方程稳定性分析 | 12 |
| 3.3.2 时滞微分方程稳定性分析 | 13 |
| 第四节 代码块 | 15 |
| 第四章 结论 | 19 |
| 参考文献 | 20 |
| 致谢 | 22 |

第一章 绪论

第一节 关于复杂系统

生态学理论一直致力于解决和描述自然生态系统中物种的多样性和相关的复杂动力学行为。以期望数学为基础，构建生态系统发展的数学模型和近似预测，借助现代的科学计算工具和新的数学方法，使得曾很难处理的复杂生态群落间的动力学系统有了巨大的突破。

在数学理论方面，相当长一段时间内，由于科学家缺乏描述和预测生物动力系统的统一框架。所构建的数学模型要么只能局限在狭窄的个体或特点的两个物种之间，要么只能对整体的宏观现象进行笼统的处理和分析。

在生态学理论方面，大量物种在自然界共存，相互作用组成复杂的生态群落。如何理解大量物种共存是生态学的核心挑战之一。群落内物种的复杂动力学行为、这些行为如何塑造生态系统的功能、物种多样性的改变对种群稳定性的影响。这些问题始终得不到解决，长期以来存在争论。

生态学理论一直致力于解决和描述自然生态系统中物种的多样性和相关的复杂动力学行为。以期望数学为基础，构建生态系统发展的数学模型和近似预测，借助现代的科学计算工具和新的数学方法，使得曾很难处理的复杂生态群落间的动力学系统有了巨大的突破。

在数学理论方面，相当长一段时间内，由于科学家缺乏描述和预测生物动力系统的统一框架。所构建的数学模型要么只能局限在狭窄的个体或特点的两个物种之间，要么只能对整体的宏观现象进行笼统的处理和分析。

在生态学理论方面，大量物种在自然界共存，相互作用组成复杂的生态群落。如何理解大量物种共存是生态学的核心挑战之一。群落内物种的复杂动力学行为、这些行为如何塑造生态系统的功能、物种多样性的改变对种群稳定性的影响。这些问题始终得不到解决，长期以来存在争论。

对于复杂系统，其中许多小实体相互作用后产生大实体，大实体又展现了组成它的小实体所不具有的特性。哲学上有个专有的词汇来描述——涌现(emergence)。而该现象这也广泛存在于诸学科之内，如热力学，气象学，电路

设计等领域。对于系统科学和生物动力学，相关研究也一直存在。

本课题所要研究的就是这样一类具有复杂关系的庞大生态系统，我们无法通过逐一分析每一物种的相互作用得到总体的结论，因此我们借助足够的实验数据以及有效的数学手段，

近几年，MIT 的胡脊梁和 Jeff Gore 团队带来了相关工作的最新进展。他们结合理论和微生物群落实验，证明了只需掌握少量群落尺度的变量，就可以预测复杂生态系统的行为。并在生态网络中发现了“粗粒化描述方法”：只需要测取基本的变量，就可以像热力学统计方法那样，描绘出总体的状况。其理论和实验结果表明，只需要知道“物种数量”和：“平均种间相互作用强度”这两个粗粒化参数，就可以预测生态群落中涌现的动力学相位以及相变。该理论声称物种数量和平均种间相互作用的增加会导致群落在三个涌现的动力学相之间发生相变——从所有物种稳定共存相——转变到部分物种稳定共存相——最终转变到物种数量随时间持续震荡相。其中高物种多样性和群落持续震荡之间存在正反馈。

第二节 关于涌现现象

涌现（emergence）或称创发、突现、呈展、演生，是一种现象，为许多小实体相互作用后产生了大实体，而这个大实体展现了组成它的小实体所不具有的特性。自然界里体现出随机性可以产生复杂有序结构。

在生物学界，由于自然界中微生物数目及种类庞大，多种微生物相互作用，不独立存在，其间关系复杂而又难以验证。研究者们对所要研究的生态系统或微生物系统，要么只能简单地研究独立元素或两个元素的作用模型，要么只能对整体系统做出宏观解释。对于其复杂的中间状态却无能为力。

在物理学界，类似的问题同样存在。微观上，物理学家可以很容易计算出两个原子之间的相互作用；宏观（近似为数量趋于无穷大时）上，可以用温度、压强等指标来描述这些原子集合的状态。然而，问题落在具体研究某种数量时同样无法得到理想模型。

针对这类由大量单元互相作用组成的系统，其活动呈现非线性，往往形成具备无数层级的复杂组织。与简单系统相对，该系统被称为复杂系统。复杂系统存在广泛，不限于常见的力学，热学，生态学，气象学等多领域，复杂系统时刻困扰着人们，成为进展的瓶颈。而在这庞大的难以计量的系统下，却能够有秩序的产生，让人不得不感叹宇宙造物的奇妙。关于这种混沌的对立面-涌现，

其相关性理论的研究也随之产生。

涌现在一定的组织层次上表征出的新特性，物理系统中的 emergence 常见于热力学统计中，处理微观粒子的宏观效应。在生物学中，生命是复杂性的主要来源，演化是不同生命形式背后的主要进程，生命系统展示了一套独特而复杂的层级组织，大数量的研究极具意义。

作为混沌现象的对立面，涌现代表着秩序 (order)。考夫曼曾指出，自然的选择过程始终伴随着另一个方面：自组织。这是由一定范围中相互作用的基本要素的性质及其作用规则、边界条件决定的。考夫曼将其称为 “Order for free” – “spontaneous order”。

从生物系统的演化出发，梅菲尔德引进了信息这个考察要素。一方面，相对于无序或混乱，所谓有序的状态或结构可以解释为包含或呈现了某种信息，这是一般信息理论的常见观点；另一方面，特定结构的形成，需要特定的信息——梅菲尔德发现，用信息操纵与积累——计算——可以很好或很简明地解释如生物这样复杂系统演化的过程。

他将宇宙中的事物从结构/秩序的产生方式角度，划分为两个基本类型：第一个基本类型是所谓 “structure for free” (自发的结构)，第二个基本类型是所谓 “purposeful structure” (目的性结构)。前者以随机运动为动力，仅仅在基本的物理规律上就可以从混沌状态中自然地形成，例如晶体。而后者才是真正感兴趣的复杂结构——梅菲尔德认为，它们的形成需要/依赖于特定的信息 (他称之为指令, instructions)。

这种秩序的形成的体现就是涌现性的展现。而我们要研究的这一类生态群落，其种群数目庞大，种间关系复杂，它的生态系统的稳定性却始终能够保持。

第二章 预备知识

本篇说明文章的研究背景和所需要的部分数学和生物学知识。包括课题国内外研究进展，生物学上的 *Lotka – Volterra* 模型，时滞微分方程的介绍，以及已有的生态学实验展示。

第一节 国内外的研究现状和脉络进展

1960 年，G. Evelyn Hutchinson 在美国自然主义者协会会议上，提出了“浮游生物悖论 (the paradox of the plankton)”。在一瓶海水中，存在着各种浮游生物，他们都在争夺相同的营养元素。根据达尔文的进化论，随着时间的推移，最后只有一种生物会占据生态位。但最后的结果是：竞争物种在生态系统中得以稳定共存。该悖论引起学界的注意。

1972 年，Robert May 在中用数学方法发现生态网络复杂性的增加必然导致其失去稳定性。May 通过少量粗粒化参数（例如物种数量和种间相互作用强度的统计分布）预测复杂生态网络的行为，展示大量物种和强烈的种间相互作用下群落稳定性的丧失。这和人们一贯继承的达尔文“竞争排斥”理论相悖，被称为多样性-稳定性悖论。但是没有给出对于稳定性之外群落的复杂行为的描述，例如如何理解物种多样性，混沌震荡，以及群落动力学和多样性的相互作用。

1994 年，Peter Chesson 证明生态系统随时间的震荡能维持物种多样性。Chesson 提出一个多物种在变化环境中竞争的一般模型，使用一种通用方法表面了共存和竞争排斥机制主要限制与三个类别。一种经典机制不依赖于时间变化。一类包括被称为 *storage effect* 的机制，涉及到物种对环境波动的特定反应，竞争波动与环境波动间的关系，以及环境和竞争之间的相互作用。另一类取决于波动的竞争和不同物种间对竞争的非线性响应。

2020 年，MIT 学者 Jeff Gore 致力于用严谨的物理学方法研究“生物如何在复杂的社群中生存下去”这一问题。在中为解释生物如何在复杂的环境中生存，从简单到复杂，Gore 设计了一系列实验。Jeff Gore 采用了“自下而上”的研究思路：尝试理清每种微生物的作用，再推广到大范围微生物物种。但弊端很明显，当系统发展到一定规模，具备更加复杂的特性时，构建物种之间的相互关

系将变得异常困难。

2022 年, 胡脊梁与导师 Jeff Gore 以广义 Lotka-Volterra 数学模型结合群落实验, 发现微生物群落在互作强度和物种池数量这两个控制变量的增加下, 将依次经历稳定平衡-部分灭绝-持续震荡这三个动力学相。这一系列转变是较为普遍的, 不受模型其它参数影响。在进入持续震荡前, 群落将经历部分的物种灭绝, 但有趣的是, 震荡本身却以动态的方式维持群落的多样性。

第二节 Lotka-Volterra 模型

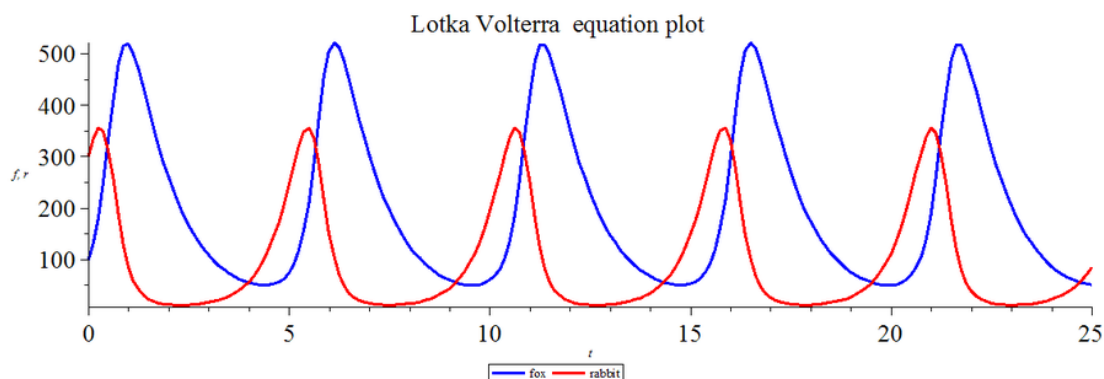
Lotka-Volterra 方程别称掠食者—猎物方程。是一个二元一阶非线性微分方程组成。经常用来描述生物系统中, 掠食者与猎物进行互动时的动态模型, 也就是两者族群规模的消长。

20 世纪 40 年代, Lotka (1925 年) 和 Volterra (1926 年) 奠定了种间竞争关系的理论基础。对 logistic 模型进行延伸, 提出 Lotka-Volterra 模型。该模型考虑环境容纳量 (K), 各物种数目 (N_i), 物种增长率 (r_i) 等变量, 得到如下关系:

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right)$$

该模型表明在物种单独生长时 ($i = 1$), 其增长形式符合 logistic 模型。在两个物种 (A,B) 竞争时, 根据作用系数 α, β 与 K_1, K_2 的比值, 决定了四种结果: A 胜、B 胜利、AB 都获胜、AB 稳定平衡。

此方程式拥有周期性的解, 但没有解析解。通过龙格—库塔法的数字计算之后, 掠食者与猎物的族群大小变化可以表达成两个曲线图形。生态上的实际大致依照此简单模式, 不过详细状况会有所出入。



第三节 时滞微分方程

由于本项目研究的课题为一类具有涌现性质的庞大生态系统。该系统内个体受作用系数（相互作用的扩散项）影响，关系随时间项变化，不断自我迭代。我们将这实际问题抽象为动力系统中随时间迭代的一类时滞微分方程（Delay Differential Equations, DDE）。与普通的微分方程不同，包含了对过去时间的依赖，系统的响应取决于过去某个时间点的状态。

在数学领域中，时滞微分方程（DDE）是一类其中未知函数在确定时刻的导数由先前时刻函数所决定的微分方程，对于 $X(t) \in R^n$ ，其一般形式为：

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(t, x(t), x_t)$$

其中 $x_t = x(\tau) : \tau \leq t$ 表示过去时间的解轨道。在这个方程中， f 是一个 $R \times R^n \times C^1$ 到 R 的泛函算子。对于连续性的延迟，我们有：

$$\frac{dx(t)}{dt} = f\left(t, x(t), \int_{-\infty}^0 x(t+\tau) d\mu(\tau)\right)$$

对于离散点构成的延迟，我们有：

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(t, x(t), x(t-\tau_1), \dots, x(t-\tau_m))$$

其中 $\tau_1 > \tau_2 > \dots > \tau_m > 0$

第四节 生态学系统的实验与理论

胡脊良教授运用了广义 Lotka-Volterra (gLV) 模型来模拟生态群落的长期动态和多样性，体现了外来物种池的扩散效果。

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j t\right) + D$$

r_i : 物种具有的生长速度

K_i : 物种承载能力

N_i : 物种 i 的丰富度，即一定面积或体积内某一物种的个体数目

α_{ij} : 物种 i 和物种 j 的交互强度，取决于物种 j 对物种 i 生长的抑制强度

D : 外界物种池对本地生态系统的扩散速率

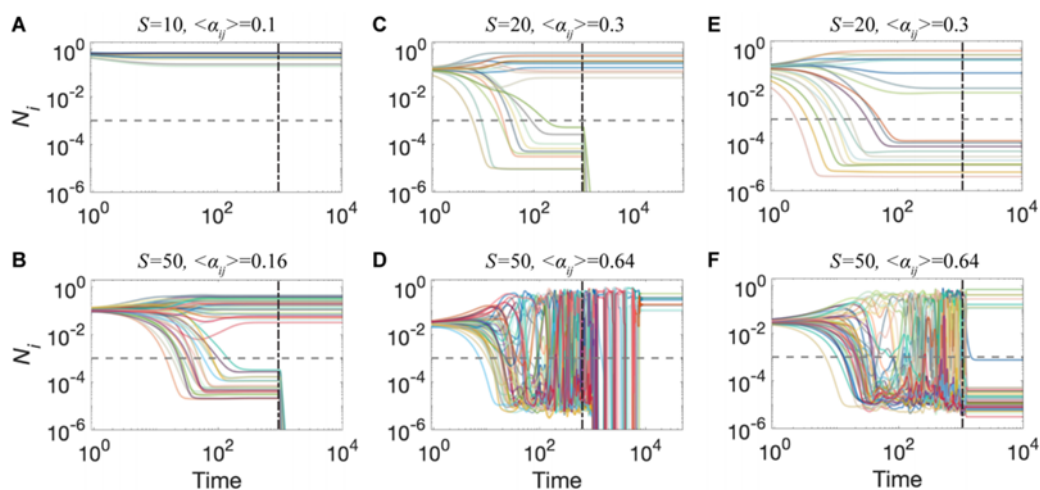


图 2.1 相图 1

A-D: 表示在传播速率被阻断情况下群落丰富度变迁的时间序列。

A: 在 $t=10^3$ ，相图 1 中群落抵达相互共存的稳定阶段。在 $t=10^3$ 后停止物种的扩散并未明显改变物种的丰富度。

B-C: $t=10^3$ 后阶段，相图 2 的群落处于物种丰富度稳定共存的平衡点，其中部分物种处于物种灭绝的阈值下。而在停止了物种扩散后，只有处在灭绝阈值下的物种在稳定阶段得以存活。

D: 在相图 3 的 A 群落数量呈现出持续的震荡起伏。而在传播被终止后，处在灭绝阈值下的物种消失。在一段时间后（大概 $t=10^4$ ）群落中物种丰富度显著降低，幸存下来的物种抵达平衡阶段。从参数变化的指向，超过 10^3 次的模拟，有超过百分之九十的实验群落在传播被阻断后抵达了平衡阶段。

E-F: 展示在 $t=10^3$ 时群落中物种数最丰富的种群的时间序列。

E: 对于已经抵达稳定性的群落，在第二阶段时，维持物种的最大丰富度对群落发展没有影响。

F: 在阶段三中，在 $t=10^3$ 时，一个快速又短暂时刻后，群落处于一个稳定共存的平衡阶段。由中的数据给出，经过 10^3 次实验后，百分之 93 的物种在固定最大丰富性物种后抵达平衡阶段。

通过对上图的分析，当物种池中物种数量较少且物种间相互作用强度恒定时（即 $\langle a_{ij} \rangle$ 固定），所有物种处于一个稳定的状态。随着物种池的扩大，一部分物种属于物种相互作用弱势的一方，物种数量低于灭绝阈值并最终趋于稳定。

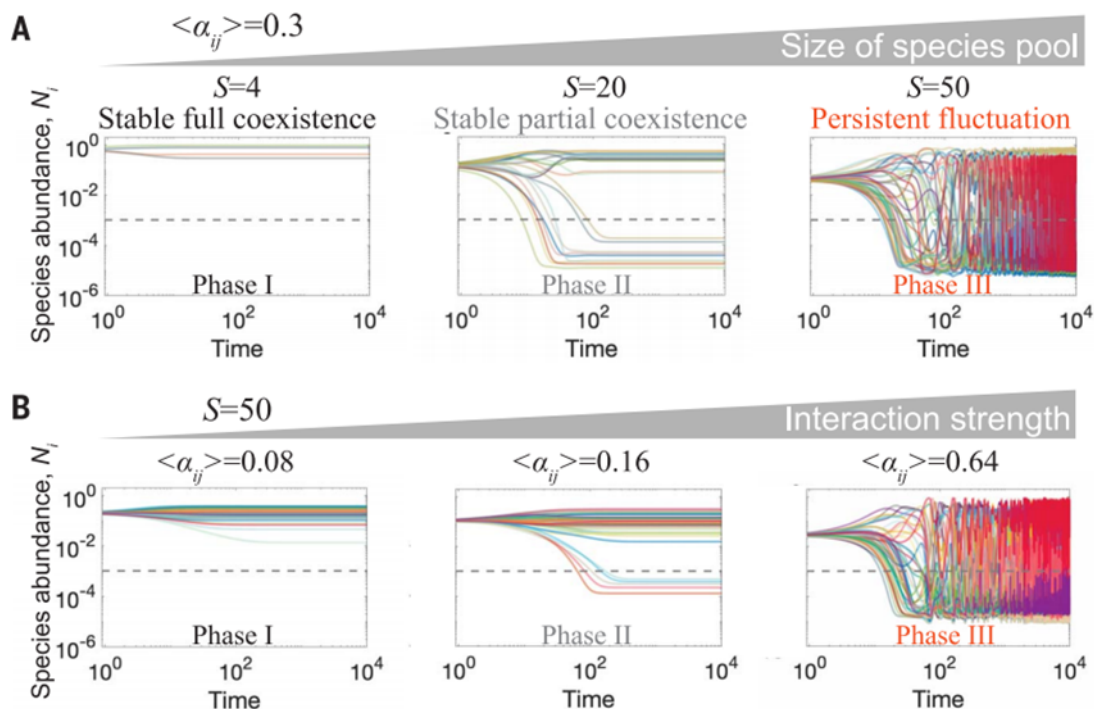


图 2.2 相图 2

当物种池扩大到一定程度，物种池中的所有物种丰富度处于一种周期性的波动中。当 $S=4$ 时，所有的物种增长基本稳定，后均为方程的平衡点；当 $S=20$ 时，部分物种消亡，在后均为方程的平衡点；而当 $S=50$ 时，所有物种的增长持续波动，方程具有周期性。固定物种池的大小，逐渐增强物种间的相互作用，一部分物种数量会低于物种灭绝阈值并趋于稳定。且加强到一定阶段，所有物种会同 A 一样进入周期性的波动之中。

第三章 带时滞项的 Lotka-Volterra 模型

群落间种群的发展往往符合周期性，在技术路线上，延迟微分方程（DDE）起核心作用。群落发展并不具有瞬时性，时间延迟项的添加可以省去很大精力。例如，在一个包含生产者浮游植物，消费者浮游动物、鱼类，分解者，以及无机营养物质的小池塘中，浮游植物消耗无机营养物质进行光合作用，而浮游植物被浮游动物捕食，浮游动物又被鱼捕食，同时分解者在一定延迟时间 s 内将生产者、消费者的尸体分解并补充至无机营养物质当中。因此，无机营养物质的增加不仅取决于 t 时刻浮游植物的数量，还取决于 $t-s$ 时刻生产者、消费者的种群数量。我们适当添加一个延迟项，便可以大大简化计算所带来的复杂。

第一节 模型建立

基于广义的 Lotka – Volterra 方程：

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j t \right)$$

添加时滞项 τ ，我们得到

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j (t - \tau_{ij}) \right) + D \quad (3.1)$$

这个模型描述了物种之间的相互作用，以及它们之间的时滞效应。通过适当选择参数和时滞项，可以模拟出不同情况下的生态系统动态行为，例如周期性波动、稳定共存等。

作为生态系统建模中一个重要的考虑因素，时滞项（或称延迟项）的选取与实际生态系统中物种施加作用产生的延迟效果有关。选择的数值通常需要结合具体的生态系统和研究目的来确定。这与物种的活动特征，具体观测所得的数据有关。本模型为了展示呈现效果，一般地，我们选取该数值为 1，以方便后续定性拟合。

第二节 效果拟合

任务：选取一定的扩散率作为参考组，模拟低维和高维的情况

使用工具：matlab 仿真软件

核心函数：dd23 函数

（方法：该函数为 Matlab 中用于解决时 DDE 的函数。User 提供一个函数句柄来描述微分方程，以及时间范围、初始条件等信息，返回系统一个结构体 sol，包含给定时间范围内的数值解）

参数上，我们选择扩散率 $\alpha_{ij} = 0.3, D = 10^{-7}, \tau = 1$ 。在维度方面分别选取 4, 20, 50，以代表低维到高维的不同情况。

S=4

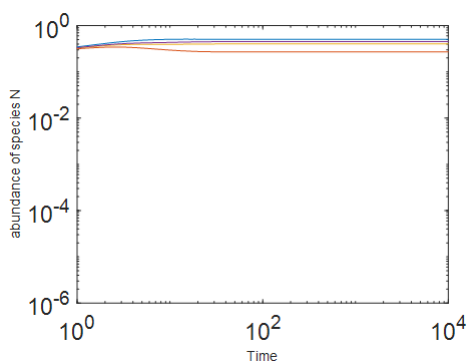


图 3.1 原方程

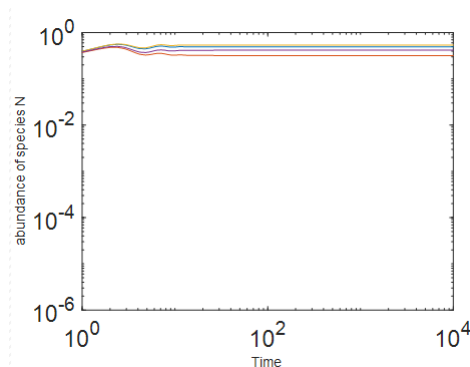


图 3.2 添加时滞项

S=20

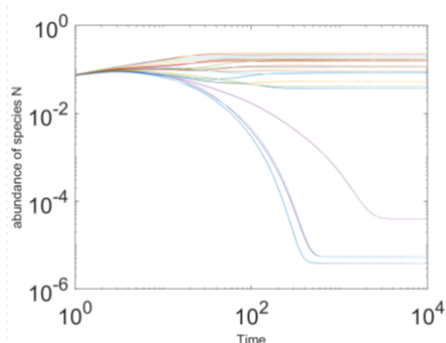


图 3.3 原方程

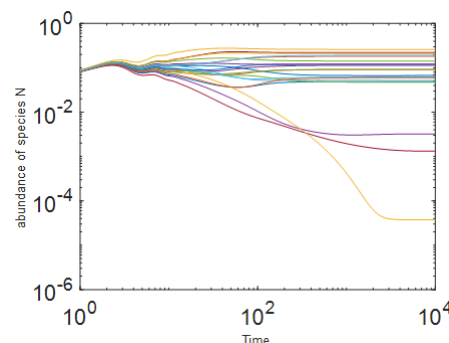


图 3.4 添加时滞项

$S=50$

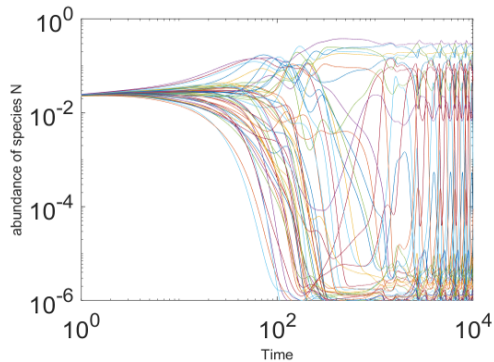


图 3.5 原方程

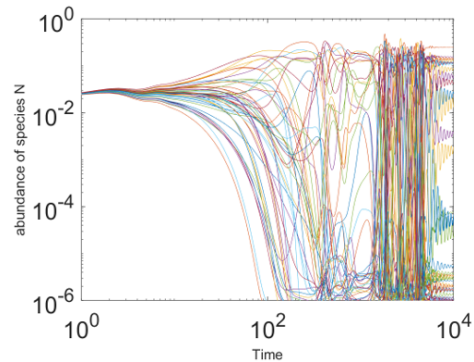


图 3.6 添加时滞项

相同点：

(1) 相比较原广义 Lotka - Volterra 模型中的常微分方程，以最终结果而言，引入延迟项后生态系统的稳定性结果并没有显著变化。

(2) 低维情况下一段时间后达到稳定。

(3) 高维情况下的稳定性结果（持续震荡）仍然出现。

异同点：

(1) 在初期一段时间内所有种群进行了规律的震荡，而原本不会发生。

(2) 系统的不稳定性或波动相较更早地出现, 越高维的情况下，系统周期性震荡出现的越早。

第三节 稳定性分析

3.3.1 原方程稳定性分析

考虑方程

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j(t - \tau_{ij}) \right) + D \quad (3.2)$$

其中 D 的值数量级小，带来的影响微乎其微，我们近似取 0。联系实际情况，我们只需要分析方程的正平衡点。记方程的正平衡点为 $P = (p_1, p_2, \dots, p_n)$ ，做变换 $y_i = \ln \frac{N_i}{p_i}$ ，代入方程，得到：

$$\frac{dy_i}{dt} = \sum_{j=1}^S a_{ij} p_j (e^{y_j} - 1) \quad (3.3)$$

该方程的原点即为其稳定点，对应方程 (3.2) 的正平衡点。接下来我们讨论该点的稳定性，我们构造如下 *Liapunov* 函数：

$$V = \sum_{i=1}^S (e^{y_i} - y_i - 1) \quad (3.4)$$

为一个具有无穷大下界的正定函数，沿方程的解轨道计算全导数：

$$\frac{dV}{dt} = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S a_{ij} p_i p_j (e^{y_i} - 1)(e^{y_j} - 1) = \frac{1}{2} \omega^T (A + A^T) \omega \quad (3.5)$$

其中 $\omega = (p_i(e^{y_i} - 1))_{n \times 1}$ ；当 $A + A^T$ 为负定矩阵时，该方程的稳定点是全局渐近稳定的。

原实验取了一组服从 $[0, std]$ 间的均匀分布的随机数作为 α_{ij} 的取值，其中 $\alpha_{ii} = 1$ 。而又由于对称矩阵的正负定性可以有其特征值的符号确定，一个对称矩阵是负定的当且仅当该矩阵的特征值全小于 0。因此我们随机选取了 10000 个 $(A + A^T)$ 进行数值实验观察其特征值分布，有如下结论：

图 1、2、4、5 中特征值分布均在小于 0 区域，说明方程的稳定点是全局渐近稳定的，生物意义为各物种丰度最后趋于一个定值，这与原实验结论相同。而图 3、6 特征值分布同时在正负之间，这说明方程特征值可能同时取到正负，因而可能会出现不稳定现象，即原实验中的周期震荡现象。

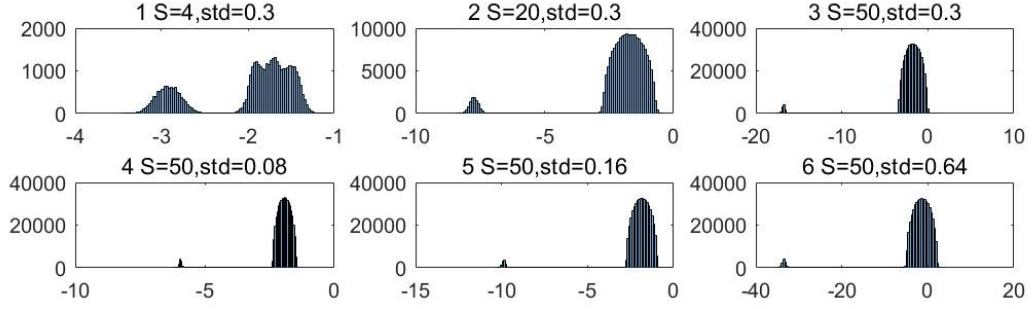


图 3.7 相图 2

3.3.2 时滞微分方程稳定性分析

我们已经知道，系统的涌现现象不仅依赖于相互作用强度和物种种类数量，还会依赖于延迟项的选取，并且会存在一个临界延迟，当延迟项低于临界延迟时系统稳定，当延迟项高于临界延迟时系统出现周期震荡。考虑添加延迟项的方程：

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j(t - \tau_{ij}) \right) + D \quad (3.6)$$

添加后，方程的动力学性质更为复杂，我们考察其局部稳定性。将系统作线性化处理。令 $x_i(t) = N_i(t) - N_i^*$ ，其中 N_i^* 表示系统的正平衡解 N^* 的第 i 个分量。做如下推导：

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= \frac{dN_i}{dt} \\ &= f_i(N_i(t), N_i(t - \tau)) \\ &= \sum_{j=1}^S A_{ij} x_j(t) + \sum_{j=1}^S B_{ij} x_j(t - \tau) \end{aligned} \quad (3.7)$$

根据链式法则，有：

$$\begin{aligned} &\frac{df_i(N(t), N(t - \tau))}{dt} \\ &= \sum_{j=1}^S \frac{\partial f_i}{\partial N_j(t)} \frac{\partial N_j(t)}{\partial t} + \sum_{j=1}^S \frac{\partial f_i}{\partial N_j(t - \tau)} \frac{\partial N_j(t - \tau)}{\partial t} \\ &= \sum_{j=1}^S A_{ij} \frac{\partial x_j(t)}{\partial t} + \sum_{j=1}^S B_{ij} \frac{\partial x_j(t - \tau)}{\partial t} \end{aligned} \quad (3.8)$$

得到 $A_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial N_j(t)}|_{z^*}$, $B_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial N_j(t-\tau)}|_{z^*}$, 经计算有:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = \sum_{j=1}^S B_{ij} x_j(t - \tau) \quad (3.9)$$

其中 B_{ij} 为矩形 $B = \text{diag}(N^*) \cdot A$ 中元素, 得到的系统的特征值 γ_i 满足:

$$\gamma_i = b_i e^{-\gamma_i \tau} \quad (3.10)$$

其中 b_i 为 B 的特征值。接下来对两端同时取实部和虚部有:

$$\text{Re}[\gamma] = \xi = e^{-\tau \xi} (\alpha \cos \tau v + \beta \sin \tau v)$$

$$\text{Im}[\gamma] = v = e^{-\tau \xi} (\beta \cos \tau v - \alpha \sin \tau v)$$

其中 $\alpha = \text{Re}[b]$, $\beta = \text{Im}[b]$ 令 $\xi = 0$, 计算出介于稳定与不稳定之间的临界延迟值 τ_0 满足:

$$v = \alpha^2 + \beta^2$$

$$\tau_0(\alpha, \beta) = \frac{1}{|v|} \arctan \left| \frac{\alpha}{\beta} \right| \quad (3.11)$$

取 $\tau_0(\alpha, \beta)$ 中最小值作为临界延迟值 τ_0 。接下来我们取 $S = 20$, 相互作用强度均值 0.3 为例子, 计算得到 $\tau_0 \approx 1.5708$ 。分别取 $\tau = 1.57, \tau = 1.58$ 。Matlab 模拟结果如下:

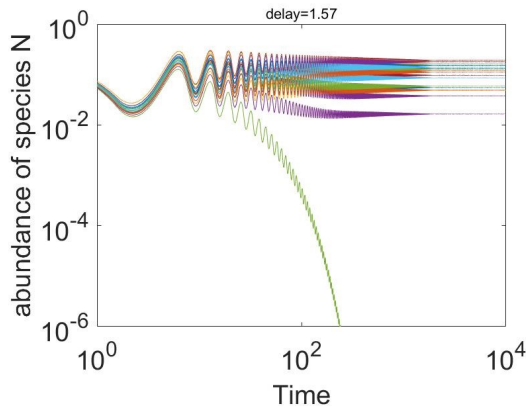


图 3.8 delay=1.57

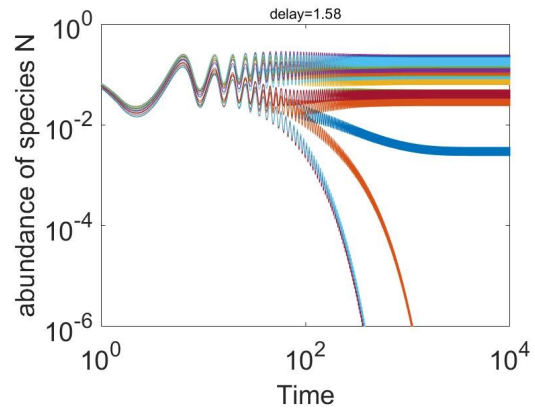


图 3.9 delay=1.58

我们得到: 当低于临界延迟 ($\tau = 1.57$) 时, 系统最终趋于稳定; 而当高于临界延迟 ($\tau = 1.58$) 时, 系统出现了震荡, 变得不稳定。

第四节 代码块

```

1 N0 = 0.25 * ones(4, 1);
2 alpha_mean = 0.3;
3 alpha_std_factor = 0.3;
4 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(4); % 生成 alpha_ij
5 alpha(logical(eye(size(alpha)))) = 1; % 将 alpha_ii 设为 1
6 D = 1e-7;
7 f = @(t, N) N.*(1 - alpha * N) + D ;
8 tspan = [0 1e4];
9 [t, N] = ode45(f, tspan, N0); %ode45是求解非刚性微分方程一中阶方法
10 loglog(t, N); %在t轴和N轴上应用以10为底的对数刻度来绘制t和N坐标
11 axis([1 1e4 1e-6 1]); %设置t轴范围为[1, 1e4],N轴范围为[1e-6,1]
12 ax = gca; %
13 ax.XAxis.FontSize = 10;
14 ax.YAxis.FontSize = 10;
15 xlabel('Time','FontSize',12);
16 ylabel('abundance of species N','FontSize',12);

```

代码 3.1 Matlab 代码

```

1 N0 = 0.02 * ones(50, 1);
2 alpha_mean = 0.5;
3 alpha_std_factor = 0.5;
4 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(50); % 生成 alpha_ij
5 alpha(logical(eye(size(alpha)))) = 1; % 将 alpha_ii 设为 1
6 D = 1e-7;
7 tau = 1;
8 f = @(t, N, Ndelay) N.*(1 - alpha * Ndelay) + D;
9 Nt = @(t) N0;
10 tspan = [0 1e4];
11 sol = dde23(f, tau, Nt, tspan); %求解带有固定时滞的时滞微分方程
12 loglog(sol.x, sol.y);
13 %在t轴和N轴上应用以10为底的对数刻度来绘制t和N坐标
14 axis([1 1e4 1e-6 1]); %设置t轴范围为[1, 1e4],N轴范围为[1e-6,1]
15 ax = gca;
16 ax.XAxis.FontSize = 20;
17 ax.YAxis.FontSize = 20;
18 xlabel('Time','FontSize',12);
19 ylabel('abundance of species N','FontSize',12);

```

代码 3.2 Matlab 代码

```

1 clear
2 close all
3 clc
4
5 A=[-4,1,0,0;1,-4,1,0;0,1,-4,1;0,0,1,-4]
6 a=diag(A,2)

```

代码 3.3 Matlab 代码

```

1 N0 = 0.05 * ones(20, 1);
2 alpha_mean = 0.5;
3 alpha_std_factor = 0.5;
4 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(20); % 生成 alpha_ij
5 alpha(logical(eye(size(alpha)))) = 1; % 将 alpha_ii 设为 1
6 D = 1e-7;
7 f = @(t, N) N.*(1 - alpha * N) + D ;
8 tspan = [0 1e4];
9 [t, N] = ode45(f, tspan, N0); %ode45是求解非刚性微分方程一中阶方法
10 loglog(t, N); %在t轴和N轴上应用以10为底的对数刻度来绘制t和N坐标
11 axis([1 1e4 1e-6 1]); %设置t轴范围为[1, 1e4],N轴范围为[1e-6,1]
12 ax = gca; %
13 ax.XAxis.FontSize = 10;
14 ax.YAxis.FontSize = 10;
15 xlabel('Time','FontSize',12);
16 ylabel('abundance of species N','FontSize',12);

```

代码 3.4 Matlab 代码

```

1 N0 = 0.25 * ones(4, 1);
2 alpha_mean = 0.5;
3 alpha_std_factor = 0.5;
4 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(4); % 生成 alpha_ij
5 alpha(logical(eye(size(alpha)))) = 1; % 将 alpha_ii 设为 1
6 D = 1e-7;
7 f = @(t, N) N.*(1 - alpha * N) + D ;
8 tspan = [0 1e4];
9 [t, N] = ode45(f, tspan, N0); %ode45是求解非刚性微分方程一中阶方法
10 loglog(t, N); %在t轴和N轴上应用以10为底的对数刻度来绘制t和N坐标
11 axis([1 1e4 1e-6 1]); %设置t轴范围为[1, 1e4],N轴范围为[1e-6,1]
12 ax = gca; %
13 ax.XAxis.FontSize = 10;
14 ax.YAxis.FontSize = 10;
15 xlabel('Time','FontSize',12);
16 ylabel('abundance of species N','FontSize',12);

```

代码 3.5 Matlab 代码

```

1 alpha_mean = 0.3;
2 alpha_std_factor = 0.3;
3 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(20);
4 alpha(logical(eye(size(alpha))))=1;
5 alpha

```

代码 3.6 Matlab 代码

```

1 clc;clear;
2 N0 = 0.02 * ones(50, 1);
3 alpha_mean = 0.3;
4 alpha_std_factor = 0.3;

```

```

5 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(50);
6 alpha(logical(eye(size(alpha)))) = 1;
7 D = 1e-7;
8 tau = 1;
9 f = @(t, N, Ndelay) N.*(1 - alpha * Ndelay) + D;
10 Nt = @(t) N0;
11 tspan = [0 1e4];
12
13 sol = dde23(f, tau, Nt, tspan);
14 loglog(sol.x, sol.y);
15 axis([1 1e4 1e-6 1]);
16 ax = gca;
17 ax.XAxis.FontSize = 20;
18 ax.YAxis.FontSize = 20;
19 xlabel('Time','FontSize',20);
20 ylabel('abundance of species N','FontSize',20);

```

代码 3.7 Matlab 代码

```

1 N0 = 0.05 * ones(20, 1);
2 alpha_mean = 0.3;
3 alpha_std_factor = 0.3;
4 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(20);% 生成 alpha_ij
5 alpha(logical(eye(size(alpha)))) = 1;% 将 alpha_ii 设为 1
6 D = 1e-7;
7 tau = 1;
8
9 f = @(t, N, Ndelay) N.*(1 - alpha * Ndelay) + D;
10 Nt = @(t) N0;
11 tspan = [0 1e4];
12 sol = dde23(f, tau, Nt, tspan);%求解带有固定时滞的时滞微分方程
13 loglog(sol.x, sol.y);
14 %在t轴和N轴上应用以10为底的对数刻度来绘制t和N坐标
15 axis([1 1e4 1e-6 1]);%设置t轴范围为[1, 1e4],N轴范围为[1e-6,1]
16 ax = gca;
17 ax.XAxis.FontSize = 20;
18 ax.YAxis.FontSize = 20;
19 xlabel('Time','FontSize',12);
20 ylabel('abundance of species N','FontSize',12);

```

代码 3.8 Matlab 代码

```

1 s=30;%物种种类数量
2 alpha_mean = 0.3; %相互作用强度的均值
3 alpha_std_factor = 0.3;
4 alpha = alpha_mean + alpha_std_factor * rand(s);
5 alpha(logical(eye(size(alpha)))) = 1; %生成相互作用矩阵
6 % D = 1e-7; %生成扩散率
7 %求解临界延迟
8 r=ones(s,1);
9 B=-inv(alpha)*r;

```

```
10 J=diag(B)*alpha;
11 [V,D]=eig(J);
12 store=zeros(s,1);
13 for i=1:s
14     j=D(i,i);
15     store(i)=store(i)+1/abs(j)*atan(abs(real(j)/imag(j)));
16 end
17 delayc=min(store);
18
19 N0 = 0.25 * ones(s, 1);
20 delay = 1.58;
21 f = @(t, N, Ndelay) N.*(1 - alpha * Ndelay) ;%输入时滞方程
22 Nt = @(t) N0;
23 tspan = [0 1e4];%求解区间
24 sol = dde23(f, delay, Nt, tspan);%求解dde
25
26 loglog(sol.x, sol.y);%绘图
27 axis([1 1e4 1e-6 1]);
28 ax = gca;
29 ax.XAxis.FontSize = 20;
30 ax.YAxis.FontSize = 20;
31 xlabel('Time','FontSize',20);
32 ylabel('abundance of species N','FontSize',20);
33 title('delay=1.58');
```

代码 3.9 Matlab 代码

第四章 结论

1. 生态系统展示出的涌现现象：

生物群落在互作强度和物种池数量这两个控制变量的增加下，将依次经历稳定平衡-部分灭绝-持续震荡这三个动力学相。

在作用强度恒定时：在初期，随着物种池扩大，物种数目增多。其中相互作用弱势的一方，物种数量低于灭绝阈值并最终趋于稳定。当达到一定阶段，部份物种会发生灭绝。而当物种数目处于更高维时，所有物种的增长会周期性的持续性波动。

在物种数目固定时：随着作用强度的增大，部分物种数量会低于物种灭绝阈值并趋于稳定。当到一定阶段，所有物种会进入周期性的波动中。

2. 模型的稳定性的结果：

通过稳定点分析，得到原 *Lotka* 模型的稳定点是全局渐近稳定。这意味着一个生态系统在外部干扰下有自我调节的能力。而特征值的正负反映了周期震荡的结果。代表着生态系统中存在的复杂相互作用和竞争关系。

当添加了时滞项后，系统稳定性情况与延迟时间存在关联。当低于临界延迟时，系统最终趋于稳定；而当高于临界延迟时，系统出现了震荡，变得不稳定。

参考文献

- [1] Hu J, Amor DR, Barbier M, Bunin G, Gore J. Emergent phases of ecological diversity and dynamics mapped in microcosms. *Science*. 2022 Oct 7;378(6615):85-89. doi: 10.1126/science.abm7841. Epub 2022 Oct 6. PMID: 36201585.
- [2] Akio Matsumoto, Ferenc Szidarovszky, Stability switching curves in a Lotka – Volterra competition system with two delays, *Mathematics and Computers in Simulation*, Volume 178, 2020.
- [3] K.S. Al Noufaey, T.R. Marchant, M.P. Edwards, The diffusive Lotka – Volterra predator – prey system with delay, *Mathematical Biosciences*, Volume 270, Part A, 2015, Pages 30-40, ISSN 0025-5564.
- [4] A.V. Platonov, Analysis of the dynamical behavior of solutions for a class of hybrid generalized Lotka – Volterra models, *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, Volume 119, 2023, 107068, ISSN 1007-5704.
- [5] Li Ma, Jianping Gao, Dong Li, Wenyan Lian, Dynamics of a delayed Lotka – Volterra competition model with directed dispersal, *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, Volume 71, 2023, 103830, ISSN 1468-1218.
- [6] P. Chesson, *Theor. Popul. Biol.* 45, 227–276 (1994).
- [7] Stefano Allesina, A Tour of the Generalized Lotka-Volterra Model. (2020)
- [8] C. Ratzke, J. Barrere, J. Gore, *Nat. Ecol. Evol.* 4, 376–383 (2020).
- [9] E. Benincà, B. Ballantine, S. P. Ellner, J. Huisman, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112, 6389–6394 (2015).
- [10] O. S. Venturelli, A. C. Carr, G. Fisher, R. H. Hsu, R. Lau, B. P. Bowen, S. Hromada, T. Northen, A. P. Arkin, Deciphering microbial interactions in synthetic human gut microbiome communities. *Mol. Syst. Biol.* 14, e8157 (2018).
- [11] C. Ratzke, J. Barrere, J. Gore, Strength of species interactions determines biodiversity and stability in microbial communities. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 376–383 (2020).
- [12] P. Bizeul, J. Najim, Positive solutions for large random linear systems. *Proc. Am. Math. Soc.* 149, 2333–2348 (2021).

- [13] L. W. Hugerth, A. F. Andersson, Analysing microbial community composition through amplicon sequencing: From sampling to hypothesis testing. *Front. Microbiol.* 8, 1561 (2017).
- [14] A. Altieri, F. Roy, C. Cammarota, G. Biroli, Properties of equilibria and glassy phases of the random Lotka-Volterra model with demographic noise. *Phys. Rev. Lett.* 126, 258301 (2021).
- [15] Delay effects on the stability of large ecosystems
- [16] Effect of delay on the emergent stability patterns in Generalized Lotka-Volterra ecological dynamics

致谢

我们衷心感谢所有为完成这篇论文所做出贡献的人。我们特别感谢牛原玲导师在整个研究过程中给予我们宝贵的指导、支持和鼓励。她的专业知识和指导对我们的工作起到了至关重要的作用。

我们深深感谢研究团队的成员们，他们的合作、奉献和辛勤工作对项目的成功至关重要。每一位团队成员都在这个项目中发挥了重要作用，我们对他们的贡献心存感激。

我们衷心感谢该领域的前辈，他们的贡献丰富了我们的研究，增加了我们发现的深度。

最后，我们要感谢大学生创新创业平台为开展这项研究提供了必要的资源和设施。他们的支持在实验和分析的完成过程中起到了不可或缺的作用。他们的资金援助使我们能够开展这项研究。他们对我们的工作的投资对推动科学知识和理解至关重要。

对于所有在任何方面对这篇论文做出贡献的人，我们向你们致以最诚挚的感谢。你们的支持和参与是不可或缺的，我们对你们的贡献深表感激。