

Lotka-Volterra 模型中 WLC 原理和瞬态动力学预测

预测多物种生态系统的演变是一个有趣的问题。具有必要预测能力的复杂模型需要结构稳定的解决方案：系统参数的微小变化不会定性地扰乱其解决方案。当人们只对演化的渐近结果感兴趣时（随着时间的流逝，到无穷远处），问题就具有直接的数学图像，其中涉及动力学系统的简单吸引子（不动点或极限环）。但是，对于精确的演化预测，瞬态解的分析就显得至关重要。在本文中，在传统的 Lotka-Volterra 模型（某种意义上是广义的）的框架中，我们证明了代表多物种连续竞争的瞬态解可以重现和可预测。

一，引言

从 Lotka, Volterra 和 Gause 时代起，生态学家就一直使用动力学原理设计其模型和实验。如今，非线性动力学方法已成为分析生态系统演变的主要工具。传统上，生态理论最关注食物网的极限集的渐近状态及其稳定性[1][2]。但是，在复杂的生态模型中，竞争通常不会导致简单的吸引子（平衡或极限环），而是在达到极限之前会表现出混沌[3-6]或较长且复杂的瞬变。特别是近十年来，人们对瞬态生态动力学产生了浓厚的兴趣[5][7-10]。一般来说，在这种多物种竞争中的获胜者是不可预测的，因为由于动态的相互作用，不同物种在不同的时间成为了暂时的获胜者。从一组主要物种（易变状态）到另一种物种的顺序切换取决于与环境的相互作用：不同的环境条件导致不同的时间序列（瞬变）。这称为瞬态无胜者竞争（WLC）。[12-16]根据 WLC 动力学，亚稳态的持续时间是一个随机值。但是，从一个获胜者到另一个获胜者的切换顺序是可以重现的。

重要的，没有获胜者的竞争是在包含三个相互作用的媒介的系统中广为人知的现象，这些相互作用的媒介满足类似于投票悖论或剪刀石头布的关系。这种相互作用导致非传递性竞争或周期性行为。它的数学图像是一个稳定的异质循环。对于具有非传递性竞争的生态系统，关键点是某些区域的空间结构化。特别地，最近对三类大肠杆菌[11]进行的实验表明，非传递性和空间结构化对于生物膜中抑制物的进化都是必需的。

在本文中，我们考虑了具有许多相互作用物种的复杂生态系统中的传递（或瞬时）竞争。如果满足以下两个条件，则可以对演化进行预测：（i）生态网络的动力学模型在结构上是稳定的，并且（ii）与演化过程相对应的瞬态解在短期内失去了对初始条件的依赖时间。我们假设广义 Lotka-Volterra 模型对于描述 N 个竞争物种的进化是有效的，并且我们基于[17][18]，可以显示出对食物网演变的一些预测。

噪声决定了鞍形区域（即亚稳态集合）的“退出时间”。在[9]中作者提出了基于竞争性因子（物种）相互作用的可再现瞬态动力学的理论描述。在许多情况下，这种瞬态演变的数学图像是一个稳定的异宿通道（SHC），即，在一个异形区域附近的一组轨迹，该轨迹由鞍形（可置换集合）和不稳定的流形组成。对于[19]的广义多维 Lotka-Volterra 模型，我们已经证明，SHC 的亚稳态集的拓扑和序列不依赖于参数的微小变化。SHC 是结构稳定的对象。这种可再现性意味着可以预测瞬态竞争动态。

在更一般的情况下（多元），亚稳态集具有多维不稳定流形。对于这种情况，轨迹仅在存在噪声的情况下才显示规定的切换顺序。对应序列的数学图像是广义异宿信道（GHC）。在本文中，我们提出了关于在鞍具有多维不稳定流形的情况下，广义 Lotka-Volterra 模型的竞争瞬态可预测性的第一个结果。

二、广义 LOTKA-VOLTERRA 模型（GLVM）：瞬态竞争

我们将在以下形式的 GLVM 的框架内调查短暂的多物种竞争：

$$\frac{da_i}{dt} = a_i \left[\sigma_i(E) + \eta_i(t) - \sum_j^n \rho_{ij} a_j \right] \quad (1)$$

这里每个 $a_i \geq 0$ 代表第 i 种族的瞬时密度， $\rho_{ij} \geq 0$ 是种族 i 与 j 之间的相互作用强度， $\sigma_i(E)$ 是种族 i 的生长速率，它取决于环境参数 E ， η_i 是环境噪音。 $a_i [\sigma_i(E) + \eta_i(t)]$ 决定了物种 i 与环境的相互作用。我们将考虑非对称物种的相互作用 $\rho_{ij} \neq \rho_{ji}$ 。[20]中考虑了非对称性对食物网稳定性的作用。在这里，我们还假设[21]和[22]中的复杂相互作用。

系统（1）的相空间由包括在相空间中的流形 $\{a_i = 0\}$ 界定。我们专注于控制参数空间中的区域，在没有噪声的情况下，轴上所有非平凡的不动点（固定点） $a_i^0 = \sigma_i / \rho_{ii} > 0, a_j^0 = 0, j \neq i$ 是鞍点。在该地区，可能存在长的多物种过渡（即生物多样性）。这些的必要条件如下：对于每个增量 i ，即在平衡 $(0 \cdots 0 \sigma_i 0 \cdots 0)$ 处线性化的矩阵特征值，至少有一个正数： $\sigma_j - \rho_{ji} \sigma_i > 0$ 。

每个鞍具有一维或多维的不稳定分离线（流形）。不稳定分离线将前一个鞍与下一个鞍（或具有稳定平衡的鞍）相连。对于多物种竞争，相空间中存在异质序列（由连接它们的鞍和异质轨迹组成）是结构稳定且非常普遍的现象。

从理论的角度来看，对某些生态位中物种演化的预测意味着对瞬态轨迹的分析，这些瞬态轨迹代表了该位生态位在模型相空间中的竞争。因此，本文的目的是回答以下问题：方程（1）的参数条件是什，从而保证此类瞬态的可重复性。瞬态行为的可再现性意味着，在瞬态轨迹附近，系统大部分会忘记初始条件。重现性以及瞬态的结构稳定性使预测成为可能。但是，这种预测无法确定。首先，

由于我们考虑多维不稳定鞍形流形情况，因此无法唯一确定下一个鞍形；其次，即使在一维不稳定分离的情况下，系统花费在鞍形附近的时间（“退出”时间）是随机变量。预期退出值通过参考文[23][24]估计为（假设在稳定流形上选择了初始点）为

$$\tau_e = \frac{1}{\lambda} \ln\left(\frac{1}{|\eta|}\right) \quad (2)$$

其中， λ 是线性化系统在鞍形平衡点处的矩阵的最大正特征值，而 $|\eta|$ 是一个噪音水平。在参考文献[19]中，我们分析了由一维不稳定流形（一个稳定的异宿通道）产生的瞬变的数学图像。在这里，我们用二维和三维不稳定鞍形流形分析更实际的情况。在这些情况下，瞬变的动力学更加复杂，并且在存在噪声的情况下变得类似于 SHC。我们将这种瞬态动力学的数学图像称为广义异宿通道（GHC）。

三、广义异宿通道“GHC”

在参考文献[19]中介绍了 SHC 的定义。SHC 是由从一个鞍点的一个小邻域到另一个鞍形点的领域轨迹组成的管道，这些鞍形均衡的有限集合按规定的方式排序。从轨道平衡点的附近开始，每条轨迹都跟随不稳定的一维分离线，直到到达下一个轨道的附近。要获得 SHC，必须在鞍上施加条件：它们中的每一个都必须是耗散的，并具有一维不稳定流形。系统中 SHC 的发生是结构上稳定的事件，这意味着 SHC 持续受到小噪声的作用。SHC 中的运动可以描述为鞍状平衡之间的切换顺序。

对于多维不稳定流形，通过遵循多维不稳定流形中的任何方向，到达鞍形附近的轨迹具有多种选择。不过，最好在平衡点处对应于线性化系统的最大正特征值的方向。如果系统受到小噪声的影响，则优先选择变得可行，从而使得靠近对应于最强不稳定流形的出口点之一的可能性更高。因此，通过调整系统的参数，可以组织由一维强不稳定流形连接的一系列鞍。如果达到这一目的，我们就说该系统具有 GHC。下面我们给出不考虑噪声的数学定义。

A 具有多维不稳定流形的鞍的稳定异宿序列

在这里，我们首先考虑一个常微分方程组，

$$\dot{x} = X(x), \quad x \in \mathbb{R}^d \quad (3)$$

其中向量场 X 为 C^2 平滑。我们假设系统 (3) 具有 N 个平衡点 Q_1, Q_2, \dots, Q_N ，使得每个 Q_i 是具有一维强不稳定流形 $W_{Q_i}^u$ 的鞍型双曲点，它由 Q_i 和两个“分离线”组成，我们用 Γ_i^+ 和 Γ_i^- 表示 $W_{Q_i}^u \setminus Q_i$ 的连通分量。该流形对应于 Q_i 系统 (3) 处线性化的最大正特征值。我们还假设

$$\Gamma_i^+ \subset W_{Q_{i+1}}^s \quad (4)$$

是 Q_{i+1} 的稳定流形。

定义 1: 集合 $\Gamma := \bigcup_{i=1}^N Q_i \bigcup_{i=1}^{N-1} \Gamma_i^+$ 被称为杂斜序列 HS。用 $\lambda_1^{(i)}, \dots, \lambda_d^{(i)}$ 表示矩阵 $DX|_{Q_i}$ 的特征值。通过以上假设，至少一个特征值是正的。在不损失一般性的前提下，可以假定它们的订购方式是

$$\lambda_1^{(i)} > \dots > \operatorname{Re} \lambda_{m_i}^{(i)} > 0 > \operatorname{Re} \lambda_{m_i+1}^{(i)} \geq \dots \geq \operatorname{Re} \lambda_d^{(i)} \quad (5)$$

其中 $v_i = -\operatorname{Re} \lambda_{m_i+1}^{(i)} / \lambda_1^{(i)}$ 是鞍点。

定义 2: 如果满足 $v_i > 1, i=1, \dots, N$ ，则将杂合序列 Γ 称为稳定杂合序列 (SHS)。

对于 $m_i=1$ ，此定义与参考文献[13]中 SHS 的定义一致。如果 $m_i=1$ ，则条件暗示 T 的稳定性，在某种意义上说，从 Q_1 附近的某个点开始的每个轨迹都保持在 T 的附近，直到到达 Q_N 的附近。实际上，沿着该轨迹的运动可以看作是平衡平衡 $Q_i, i=1, 2, \dots, N$ 之间的一系列切换。如果 $m_i > 1$ ，那么如果我们使系统 (3) 受到小噪声的作用，它将表明系统 (1) 发生了 GHC。对于，如下所述我们将通过计算确认猜想。

四、无噪声情况下 GLVM 中的 SHS

鞍的选择。现在，我们考虑没有噪声的系统 (1)。我们寻找系统由非斜向轨迹链接，由鞍形 $S_k = (0, \dots, 0, \sigma_{i_k}, 0, \dots, 0)$ 组成的 SHS 的条件。鞍 S_k 具有以下增量 (S_k 处的线性化系统的特征值)： $\sigma_j - \rho_{j i_k} \sigma_{i_k}, j \neq i_k, -\sigma_{i_k}$ 。

选择鞍 $S_k = (0, \dots, 0, \sigma_{i_k}, 0, \dots, 0)$ 的方式如下：存在 $m_{i_k} - 1$ 个正本征值， $m_{i_k} > 1$ ，其中有最大值，其余本征值为负。然后验证以下不等式：

$$\sigma_{i_{k+1}} - \rho_{i_{k+1} i_k} \sigma_{i_k} > \sigma_{i_{k+1}}^{(2)} - \rho_{i_{k+1} i_k}^{(2)} \sigma_{i_k} > \dots > \sigma_{\beta_{k+1}} - \rho_{\beta_{k+1} i_k} \sigma_{i_k} > 0 \quad (6)$$

其中 $\beta_{k+1} = i_{k+1}^{m_{i_k} - 1}$ ，其他特征值均为负。

异位连接。为了确保存在一个连接 S_{k-1} 和 S_k 的倾斜轨道 Γ_{i_{k-1}, i_k} ，必须满足以下条件：

$$1 - \rho_{i_{k-1} i_k} \rho_{i_k i_{k-1}} \neq 0 \quad (7)$$

该轨道属于平面 $P_{i_{k-1}, i_k} = \bigcup_{j \neq i_{k-1}, i_k} \{a_j = 0\}$ ，其中点 S_k 具有一维强烈不稳定方向 (由 i_{k+1} 确定)。这个事实可以用与一维不稳定方向相同的方式来证明[13]。事实上，方程式 (1) 在平面 P_{i_{k-1}, i_k} 上的约束具有独立于不稳定流形维数的形式。

前进方向。在以下条件下：

$$-\sigma_{i_k} < \sigma_{i_{k-1}} - \rho_{i_{k-1} i_k} \sigma_{i_k} < 0 \quad (8)$$

$$\sigma_{i_k} - \rho_{i_k i_{k-1}} \sigma_{i_{k-1}} < \sigma_{i_{k-1}} - \rho_{i_{k-1} i_k} \sigma_{i_k} < 0 \quad (9)$$

分离线 $\Gamma_{i_{k-1}i_k}$ 沿一个引导方向到达 S_k ，并与平面 $P_{i_{k-1}i_k}$ 上的 a_{ik} 轴相交，在此处我们使用[13]中给出的相同参数。

鞍的耗散性。鞍值

$$v_{i_k} = \frac{\rho_{i_{k-1}i_k} \sigma_{i_k} - \sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_{k+1}} - \rho_{i_{k+1}i_k} \sigma_{i_k}} \quad (10)$$

为每个鞍 S_k 定义。我们假设

$$v_{i_k} > 1, \quad k = 1, \dots, N. \quad (11)$$

这意味着每个鞍 S_k 都是“耗散的”。

我们在下面显示出，在这些条件下，系统 (1) 产生 GHC， $m_{i_k}=2,3$ ，它对应于具有二维或三维不稳定流形的鞍。

五、结果

在本节中，我们在模型 1 上施加条件以满足第三节的假设来确认了 GHC 的存在。

A 带有二维不稳定流形的 GHC

对于模型 1，我们重新制定了第三节中所述的条件来获得二维情况。

鞍的选择。在第三节选择属于 SHS 的鞍 $S_k = (0, \dots, 0, \sigma_{i_k}, 0, \dots, 0), k = 2, \dots, m$ 使得存在两个正特征值，其中一个最大，这样

$$\begin{aligned} \sigma_{i_{k+1}} - \rho_{i_{k+1}i_k} \sigma_{i_k} &> \sigma_{i_{k+1}}^{(2)} - \rho_{i_{k+1}i_k}^{(2)} \sigma_{i_k} > 0, \\ i_{k+1}^{(2)} &\neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}\}, \end{aligned} \quad (12)$$

而其他特征值是负数。

$$\begin{aligned} \sigma_i - \rho_{ii} \sigma_{i_k} &< 0, \\ 1 \leq i \leq n, \quad i &\neq \{i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}\}. \end{aligned} \quad (13)$$

因此，所有点 $S_k, 2 \leq k \leq N$ 是具有二维不稳定流形的鞍。而且，由于只有一个对应于 i_{k+1} 方向的最大特征值，因此系统倾向于在有或没有小噪声影响的情况下朝该方向发展。

为了简化计算，我们在参数上施加以下条件：

$$\frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 1 > \rho_{i_{k-1}i_k} > \frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}}, \quad (14)$$

$$\frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} > \rho_{i_{k+1}i_k} > \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} - 1, \quad (15)$$

$$\frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(2)}}{\sigma_{i_k}} > \rho_{i_{k+1}i_k}^{(2)} > \frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(2)}}{\sigma_{i_k}} - \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} + \rho_{i_{k+1}i_k}, \quad i_{k+1}^{(2)} \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}\}, \quad (16)$$

$$\rho_{ii_k} > \rho_{i_{k-1}i_k} + \frac{\sigma_i - \sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}}, \quad (17)$$

$$1 \leq i \leq n, i \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}\}.$$

因此，对于模拟过程，以下值是合适的：

$$\rho_{i_{k-1}i_k} = \frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 0.51, \quad (18)$$

$$\rho_{i_{k+1}i_k} = \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} - 0.5 \quad (19)$$

并设置了方程 19 的值。我们有

$$\rho_{i_{k+1}i_k}^{(2)} = \frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(2)}}{\sigma_{i_k}} - 0.25, \quad i_{k+1}^{(2)} \neq i_{k+1}, \quad (20)$$

$$\rho_{ii_k} = \rho_{i_{k-1}i_k} + \frac{\sigma_i - \sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 2, \quad (21)$$

$$\text{for } 1 \leq i \leq n, i \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}\}.$$

我们进行了十组 GLVM 动力学 100 次仿真，使用 Milstein 积分方案 25 进行积分，其中 $n = 25$ 和 $N = 8$ ，乘性噪声级为 $5 \cdot 10^{-4}$ 。将增长率 σ_i 设置为从 (5,10) 内的随机数，并保持 100 次仿真的变化小于 10^{-4} 。 $a_i(t)$ 的初始条件是随机设置的，从 (0, 0.001) 统一设置，但 $a_0(0)$ 除外，其设置为 0-0.01。图 1 中显示了一个示例。

在图 2 中，我们提供了如图 1 所示的几个运行的统计数据。我们在第一次运行中观察到，整个序列的发生率为 54%，其中位数为 66.5，这似乎是非常低的。我们注意到当序列不出现时，使用相同的精确参数进行了新实验，但附加条件为 $i_{k+2}^{(2)} \neq i_{k+1}^{(2)}$ 参见图 3，这意味着的 S_{k+1} 和 S_{k+2} 的不稳定流形的轨迹不会属于同一平衡。

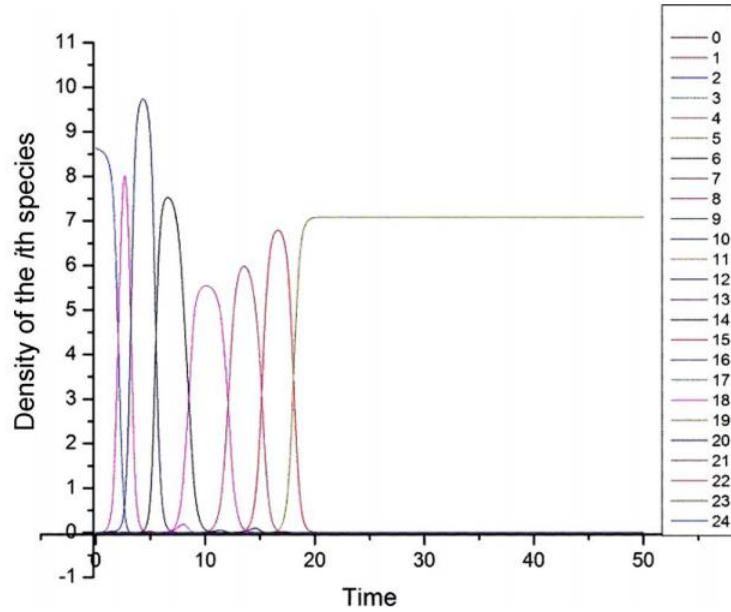


图1 按照 25、4、6、14、18、22、1、5 的顺序连接 25 个变量和 8 个鞍的单个运行的说明性示例。它是部分可重现状态的序列（与参考文献 6 比较）。

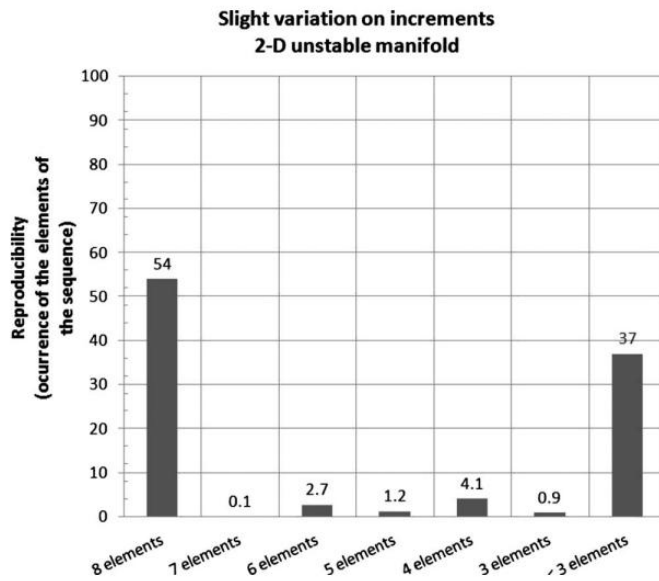


图2 具有二维不稳定流形的重现性级别。这里用十组测试的平均值表示，每个测试有 100 个试验。分布是双峰的，这意味着系统可以恢复整个序列（八个元素的出现），也可以只经历序列的最后几个步骤。

在图 4 中，我们观察到整个序列的发生率为 81.1%，中位数为 95。结果由 27.1% 证明，中位数非常接近 100。我们认为这是因为条件 i_{k+1} 会造成这种影响，使系统将发展到与预期序列不同的平衡。最终，它返回到预期序列的最后一部分，并且通过避免这种情况，系统发生这种偏离的可能性很小。

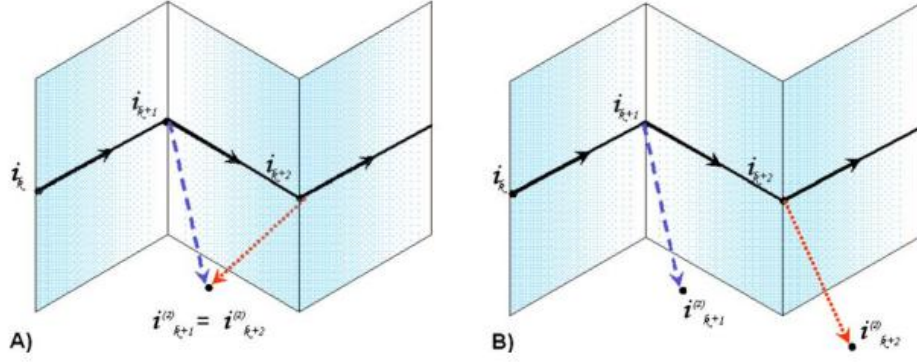


图3 (a)：存在连接鞍座 S_{k+1} 和 S_{k+2} 以及另一个（相同）平衡的异宿率轨迹。(b) 没有属于 S_{k+1} 和 S_{k+2} 的不稳定流形的轨迹达到相同的平衡。

B. 带有三维不稳定歧管的 GHC

对于模型 (1)，我们重新制定了第 2 节中描述的条件使得存在三维情况。

鞍座的选择。在第三节选择属于 SHS 的鞍 $S_k = (0, \dots, 0, \sigma_{i_k}, 0, \dots, 0), k = 2, \dots, m$ 使得存在三个正特征值，其中一个最大，除了不等式 (12)，我们还需

$$\begin{aligned} \sigma_{i_{k+1}} - \rho_{i_{k+1}i_k} \sigma_{i_k} &> \sigma_{i_{k+1}}^{(3)} - \rho_{i_{k+1}^{(3)}i_k} \sigma_{i_k} > 0, \\ i_{k+1}^{(3)} &\neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}\}, \end{aligned} \quad (22)$$

而其他特征值是负的

$$\begin{aligned} \sigma_i - \rho_{ii} \sigma_{i_k} &< 0, \\ 1 \leq i \leq n, i &\neq \{i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}, i_{k+1}^{(3)}\}. \end{aligned} \quad (23)$$

因此，所有点 $S_k, 2 \leq k \leq N$ 都是具有三维不稳定歧管的鞍。再一次，由于只有一个最大特征值对应于 i_{k+1} 方向，因此系统倾向于朝着该方向发展，而该方向在小噪声的影响下已得到充分体现。

以与二维情况相同的方式，我们对系统 (1) 的参数施加以下条件：可以以与二维情况相同的方式进行验证，这些条件暗示着以下事实：序列中的鞍具有三维不稳定歧管。

$$\frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 1 > \rho_{i_{k-1}i_k} > \frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}}, \quad (24)$$

$$\frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} > \rho_{i_{k+1}i_k} > \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} - 1, \quad (25)$$

$$\frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(2)}}{\sigma_{i_k}} > \rho_{i_{k+1}i_k}^{(2)} > \frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(2)}}{\sigma_{i_k}} - \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} + \rho_{i_{k+1}i_k},$$

$$i_{k+1}^{(2)} \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}\},$$

$$\frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(3)}}{\sigma_{i_k}} > \rho_{i_{k+1}i_k}^{(3)} > \frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(3)}}{\sigma_{i_k}} - \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} + \rho_{i_{k+1}i_k},$$

$$i_{k+1}^{(3)} \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}\},$$

$$\rho_{ii_k} > \rho_{i_{k-1}i_k} + \frac{\sigma_i - \sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}},$$

$$1 \leq i \leq n, i \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}, i_{k+1}^{(3)}\}.$$

因此，对于仿真过程，下面的值是合适的，

$$\rho_{i_{k-1}i_k} = \frac{\sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 0.51,$$

$$\rho_{i_{k+1}i_k} = \frac{\sigma_{i_{k+1}}}{\sigma_{i_k}} - 0.5$$

并设置了等式（30）的值。我们有

$$\rho_{i_{k+1}i_k}^{(2)} = \frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(2)}}{\sigma_{i_k}} - 0.25, \quad i_{k+1}^{(2)} \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}\},$$

$$\rho_{i_{k+1}i_k}^{(3)} = \frac{\sigma_{i_{k+1}}^{(3)}}{\sigma_{i_k}} - 0.25, \quad i_{k+1}^{(3)} \neq \{i_{k-1}, i_k, i_{k+1}, i_{k+1}^{(2)}\},$$

$$\rho_{ii_k} = \rho_{i_{k-1}i_k} + \frac{\sigma_i - \sigma_{i_{k-1}}}{\sigma_{i_k}} + 2,$$

为了验证具有 3 维不稳定歧管的 GHC 的可重复性，我们进行了 10 组 100 次模拟的实验。在那里，我们使用了与二维不稳定流形情况相同的参数。图 5 显示了获得的结果。

我们观察到，我们获得了 35.7% 的重现性，中位数为 42.5。根据二维情况的先前经验以及相似的经验，我们进行了一个新实验，该实验具有相同的精确参数，但具有附加条件： i_{k+2} ，见图 6，目的是避免系统发展到与预期顺序不同的平衡时的行为。再一次，结果显著改善，如图 7 所示。

在这里，我们观察到以中位数 93 获得了 74.2% 的可重复性。结果提高了 38.5%，中位数又非常接近 100。进行了与二维情况相似的经验。

因此，本文的主要结果是，尽管异宿面序列中的鞍形歧管具有多维性，但仍具有很高的重现性。

我们得到以下观察。当选择非最大正特征值时，对于二维情况，请参见图 3；对于三维情况，请参见图 6。预期序列出现的概率非常大。

如我们所见，在最后一种情况下，观察到全序列的概率要高得多。目前，我们对此没有任何解释。

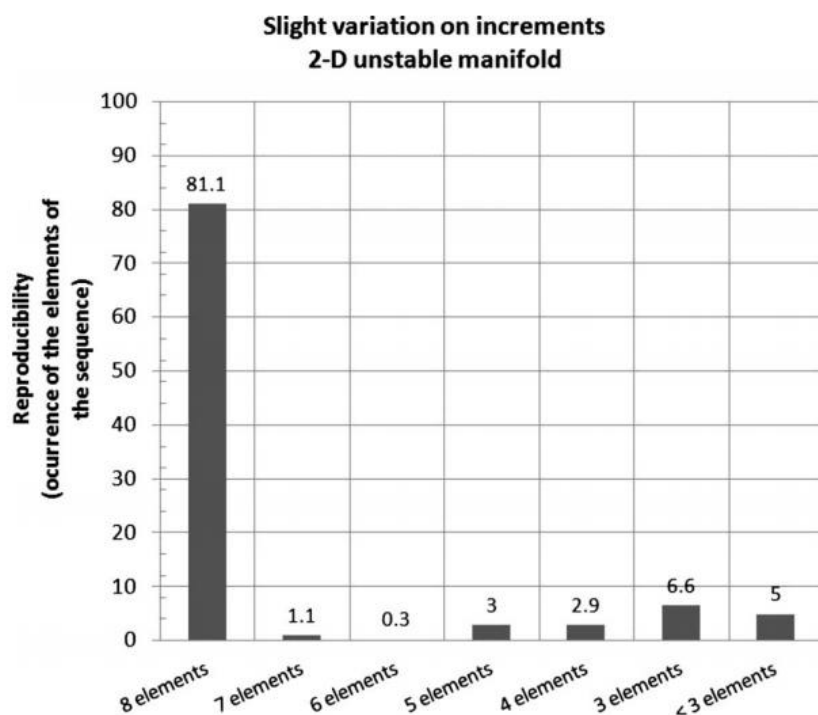


图 4 通过避免歧管碰撞来避免二维不稳定歧管的重现性水平，如图 3 所示。通过在矩阵结构中引入排斥机制并附加条件 $i_{k+2}^{(2)} \neq i_{k+1}^{(2)}$ ，可重现性水平显著提高。同样，它代表了十个试验的平均值，每个试验运行 100 次。分布是双峰的，与图 2 相同。

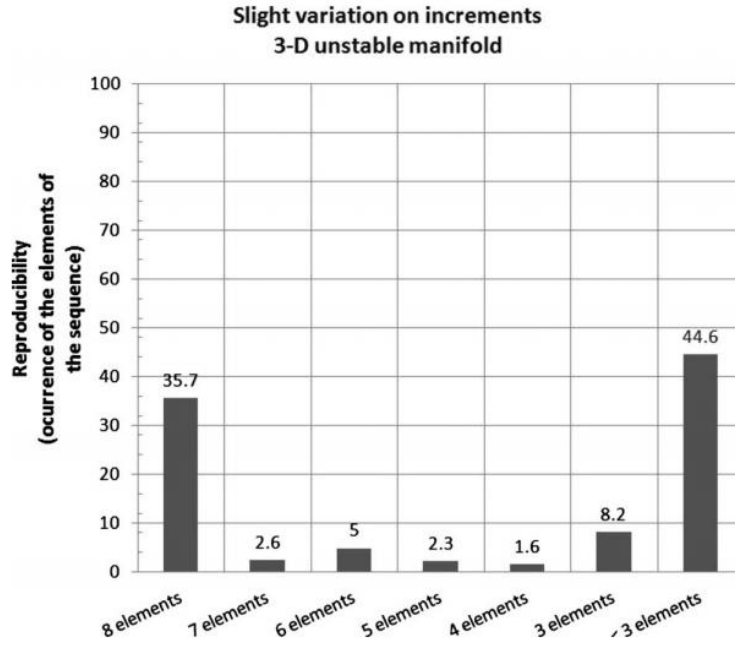
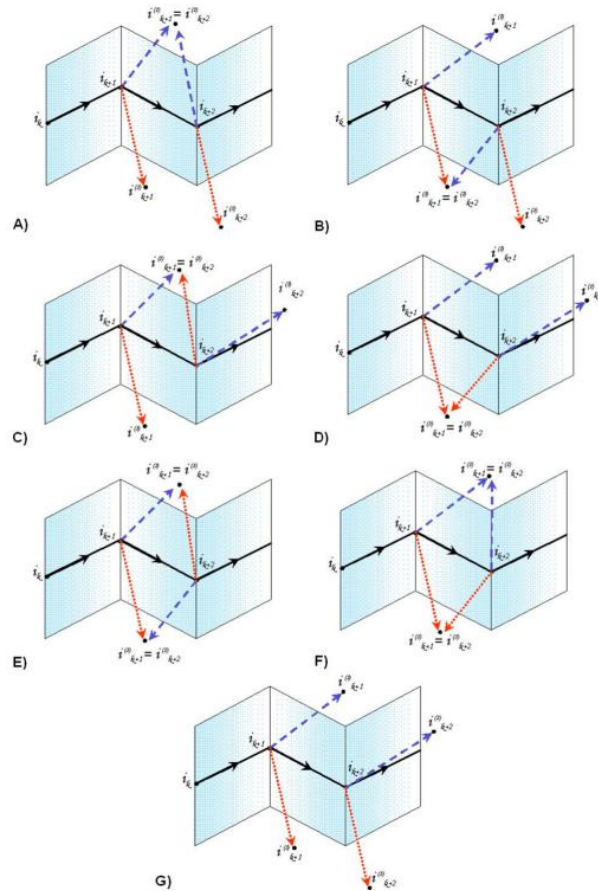


图 5 具有三维不稳定歧管的可重复性级别。在这里它代表了十个试验的平均值，每个试验进行 100 次。分布是双峰的，这意味着系统可以恢复八个元素的整个序列出现，也可以只经历序列的最后几个步骤。



图。6.在线着色对于三维情况，AF 对应于图 3a 的情况，G 对应于图 3b 的情况。

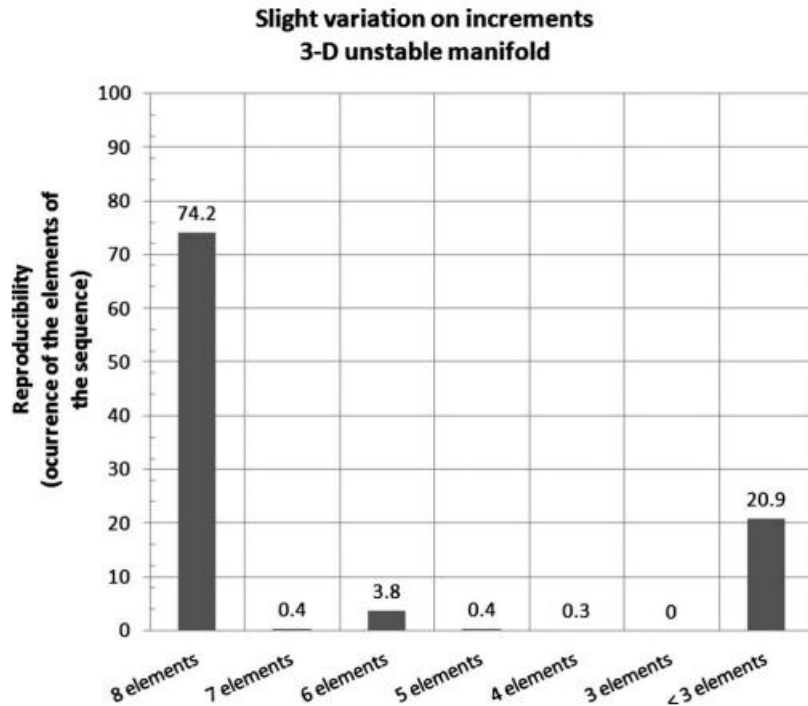


图7 通过避免歧管碰撞来避免三维不稳定歧管的再现性水平，如图6所示。通过在具有附加条件的矩阵结构中引入排斥机制，可再现性水平显著提高。同样，它由十个试验的平均值表示，每个试验有100个试验。分布为双峰分布，与图5相同。

六、讨论

在过去的十年中，理论生态学家为生态系统模型的瞬态解决方案设想了新的角色[5,7-10]。瞬态动力学相比于简单的吸引子（固定点）和极限周期，在了解和预测自然生态过程方面起着更为重要的作用，至少有两个原因：（i）稳定解不一定存在于具有实际控制参数值的多维系统中；（ii）如果存在这样的解决方案，则它们在相空间中的吸引力的依据在存在环境扰动的情况下，系统的大小可能不足以将系统保持在稳定的解决方案附近。因此，瞬变（简单吸引子之前的解决方案或替代它们的解决方案）是我们必须分析以了解自然生态系统的关键对象。

必须强调的是，在任意复杂的动力学系统中非通用的许多动态现象（如无胜者竞争）在受到特定变量约束时会变得通用。对于GLVM，这种特异性在于变量的正值。值得一提的是，高维空间中的Lotka-Volterra模型可能表现出不同类型的动力学行为，如Milnor或易碎吸引子[31]。在这里分析的条件被设置为形成稳定的异宿通道。但是，在这个复杂的系统中，对于另一组参数，很可能可以找到Milnor或脆弱的吸引子。对未来的状况进行调查并将其与SHC进行比较是一个有趣的问题。

在本文中，我们分析了 n 个竞争物种的多维 Lotka-Volterra 模型相空间中存在的新动力学对象。从某种意义上说，GHC 是可预测的生态瞬变的图像。GHC 是一个结构复杂的集合，可以以两种形式存在：a) 耗散粘性集合，即以简单吸引子结尾的异宿链，以及 b) 陌生的异临床吸引子[17]。这两种形式的 GHC 都具有特定的特征时间胜者之间的有序切换和“胜者时间”的不规则持续时间的混乱模式。观察到的现象——稳定的复杂瞬态（或混沌异质吸引子），可能是食物网顺序共存的动态起源，这与复杂生态系统的稳定性和持久性有关[20]。

食物网作为动力系统的网络，不仅是具有高维相空间的动力系统。它还配备了一组规范的可观测值，即网络和网络图案的各个节点的状态[26-29]。

七、参考文献

- [1] V. Bastolla, M. Lassig, S. C. Manrubia, and A. Valleriani, *J. Theor. Biol.* 235, 521 2005.
- [2] M. Toro and J. Aracil, *Syst. Dyn. Rev.* 4, 56 2006.
- [3] J. M. Cushing, R. F. Costantino, R. A. Desharnais, and B. Dennis, “An inordinate fondness for beetles,” *Foreword to Chaos in Ecology Academic, New York, 2002.*
- [4] A. Hastings and T. Powell, *Ecology* 72, 896 1991.
- [5] A. Hastings and K. Higgins, *Science* 263, 1133 1994.
- [6] J. Huisman and F. J. Weissing, *Am. Nat.* 157, 488 2001.
- [7] A. Hastings, *Trends Ecol. Evol.* 19, 39 2004.
- [8] J. L. Green, A. Hastings, P. Arzberger, F. J. Ayala, K. L. Cottingham, K. Cuddington, F. Davis, J. A. Dunne, M.-J. Fortin, L. Gerber, and M. Neubert, *BioScience* 55, 501 2005.
- [9] A. Hastings, *Ecol. Lett.* 4, 215 2001.
- [10] X. Chen and J. E. Cohen, *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 268, 869 2001.
- [11] F. Prado and B. Kerr, *Evaluation* 62, 538 2008.
- [12] P. Ashwin and M. Timme, *Nature London* 436, 36 2005.
- [13] V. S. Afraimovich, V. P. Zhigulin, and M. I. Rabinovich, *Chaos* 14, 1123 2004.
- [14] M. Rabinovich, A. Volkovskii, P. Lecanda, R. Huerta, H. D. I. Abarbanel, and G. Laurent, *Phys. Rev. Lett.* 87, 068102 2001.
- [15] M. I. Rabinovich, R. Huerta, and P. Varona, *Phys. Rev. Lett.* 96, 014101 2006.
- [16] M. Rabinovich, R. Huerta, and G. Laurent, *Science* 321, 48 2008.
- [17] P. Varona, M. I. Rabinovich, A. I. Selverston, and Y. I. Arshavsky, *Chaos* 12, 672 2002.
- [18] R. Huerta and M. Rabinovich, *Phys. Rev. Lett.* 93, 238104 2004.
- [19] M. I. Rabinovich, R. Huerta, P. Varona, and V. S. Afraimovich, *PLOS Comput. Biol.* 4, e1000072 2008.
- [20] N. Rooney, K. McCann, G. Gellner, and J. C. Moore, *Nature London* 442, 265 2006.

- [21] V. A. A. Jansen and G. D. Kokkoris, *Ecol. Lett.* 6, 498 2003.
- [22] I. D. Rozdilsky and L. Stone, *Ecol. Lett.* 4, 397 2001.
- [23] Y. Kifer, *Isr. J. Math.* 40, 74 1981.
- [24] E. Stone and P. Holmes, *SIAM J. Appl. Math.* 50, 726 1990.
- [25] B. K. Oksendal, *Stochastic Differential Equations: An Introduction with Applications*, 4th ed. Springer, New York, 2003.
- [26] J. Camacho, D. B. Stouffer, and L. A. N. Amaral, *J. Theor. Biol.* 246, 260 2007.
- [27] R. Milo, S. Shen-Orr, S. Itzkovitz, N. Kashtan, D. Chklovskii, and U. Alon, *Science* 298, 824 2002.
- [28] S. R. Proulx, D. E. L. Promislow, and P. C. Phillips, *Trends Ecol. Evol.* 20, 345 2005.
- [29] S. Allesina and M. Pascual, *Theor Ecol* 1, 55 2008.
- [30] E. Beninca, J. Huisman, R. Heerkloss, K. D. Johnk, P. Branco, E. H. Van Nes, M. Scheffer, and S. P. Ellner, *Nature London* 451, 822 2008.
- [31] K. Kaneko, *Phys. Rev. E* 66, 055201 2002.