树栖龟蚂蚁觅食动态中的混合反馈振荡

Alia Valentine, Deborah M. Gordon, Anastasia Bizyaeva

arxiv:2504.11551v1 中译本

***Abstract*— 我们提出并分析了一个模型，用于研究树栖乌龟蚁大头蚁属尖齿种类在觅食过程中进入和离开巢穴的流动动力学，以探讨振荡现象可能产生的机制。在我们的模型中，蚂蚁之间不同行为区间的流动与路径上信息素浓度之间存在混合动态反馈。一方面，蚂蚁沿路径沉积信息素，通过增加返回巢穴的速率提供了正反馈。另一方面，信息素蒸发是一种负反馈源，因为它减少了信息素并抑制了返回率。我们证明，在没有信息素反馈的情况下，该模型是全局渐近稳定的。然后我们展示了信息素反馈可能导致平衡点失去稳定性，并通过霍普夫分岔导致进出巢穴的流动中出现持续振荡。这一分析揭示了一种潜在的关键机制，使树栖乌龟蚁能够有效地优化它们的路径网络，以最小化行进路径长度并消除图循环。**

I. 介绍

振荡动力学是自然界和技术中复杂系统计算的一个特征属性。例如，营养物质和信号分子流动中的振荡已与细胞黏菌 *Physarum polycephalum* 执行各种认知任务的能力相关联，包括最短路径计算 [1]–[3]。类似地，在真菌网络 [4] 中，营养物质和信号分子流动的振荡为调控运输方向和协调资源分配提供了一种主动机制。在大脑中的神经元分布式网络中，振荡对于广泛的功能是基础性的，包括感觉处理、认知处理、记忆以及神经活动集成 [5]。在工程系统中，振荡或“尖峰”控制信号被采纳为一种设计原则，用于生成跨类脑硬件和机器人中的灵活行为 [6]–[10]。

在本文中，我们研究了觅食过程中树栖龟蚁大头蚁属尖齿种进出巢穴的持续振荡现象的发生，以便对使龟蚁路径网络优化的因素获得机制性的见解。为此，我们提出了一个龟蚁觅食动力学的隔室模型并对其进行分析。已知龟蚁在树枝和树叶上维持复杂的路径网络，连接它们的巢穴和食物来源 [11], [12]。最近的研究表明，龟蚁可以随时间改变这些路径网络以最小化总行进距离，并消除如循环等冗余图特征 [13], [14]。然而，做到这一点需要沿着路径的蚂蚁流动率随着时间增加，这由于有限的蚂蚁体积而无法无限期维持。受到这些发现的启发，我们将探索在不同蚁群在巢穴中的互动以及蚂蚁返回巢穴的速率与它们路径上的信息素浓度之间的反馈环路中，龟蚁流动率的持续振荡现象出现的条件。在振荡条件下，促进路径网络优化的流量增长率定期增长期之后是流量减小期。我们推测这样的振荡可能是龟蚁在觅食过程中执行分布式计算的关键特征。

混合反馈是振荡行为的关键特征 [6], [7], [10]。在混合反馈系统中，正反馈环路使系统的状态远离平衡，而负反馈环路防止这些激励变得无界。本文介绍了一个龟蚁觅食的动态模型，在该模型中，蚂蚁在不同行为隔室之间的流动与它们路径上的信息素浓度之间存在混合反馈。我们将表明这种混合反馈是解释进入和离开巢穴的蚂蚁流速持续振荡的关键。

先前的工作 [13], [14] 研究了信息素沉积率和信息素衰减速率如何使蚂蚁维持并修复路径，表明流量的增加对于平滑图形循环是必要的。在这项工作中，我们基于这些见解探讨了如何流量周期性增加的机制解释。为此，我们引入了在巢穴卸载的影响，这是先前工作未考虑的因素。龟蚂蚁采集花蜜，并且必须通过交哺（即口对口转移）将花蜜卸载给巢内的另一只蚂蚁。我们的模型结合了卸载花蜜和信息素反馈的共同影响。我们将展示这两种影响一起可以导致振荡。

在我们的模型中，我们将负责寻找花蜜并将其带回巢穴的追踪蚂蚁和负责从归来的觅食者那里接收花蜜并带入巢内的巢蚂蚁区分开来。我们假设觅食蚂蚁不会永久返回巢穴，并且巢内蚂蚁不会外出觅食。为了模拟路径上的蚂蚁和留在巢穴的蚂蚁之间的相互作用，我们采用了一个隔室化的方法 [15]，这在流行病和其他传播过程建模中也很常见 [16], [17]。在我们的模型中，一条路径上的蚂蚁必须与接收食物的巢内蚂蚁

A. Valentine is with the Center for Applied Mathematics at Cornell University, Ithaca, NY, 14850, av589@cornell.edu

D. M. Gordon is with the Department of Biology at Stanford University, Stanford, CA, 94305, dmgordon@stanford.edu

A. Bizyaeva is with the Sibley School of Mechanical and Aerospace Engineering at Cornell University, Ithaca, NY, 14850, anastasiab@cornell.edu

接触后才能返回路径继续觅食。蚂蚁沿着它们的路径网络沉积信息素和通过蒸发消耗信息素之间的竞争是一种混合反馈的来源。沉积是正反馈的一个来源，因为它间接地增加了蚂蚁返回巢穴的速度。另一方面，蒸发是一个负反馈源，因为它会耗尽信息素并减缓归巢速率。我们将展示，食液交换的影响以及混合信息素反馈的作用可以破坏蚂蚁流动的稳定性，并使其振荡。

以下是本文的贡献。首先，我们介绍了一个新的隔室模型来描述龟蚁觅食行为。我们的模型捕捉到了蚂蚁在巢穴中交换食物时不同群体之间的相互作用以及觅食蚂蚁返回巢穴的速度与路径上信息素浓度动态之间混合反馈循环的关系。我们证明了该模型是适定的。其次，我们证明了在没有信息素反馈的情况下，觅食模型在其定义域内全局渐近稳定，并找到了平衡状态下巢穴和路径中不同行为隔室中蚂蚁体积的显式解。这一结果排除了仅通过纯食物交流相互作用导致流动速率振荡的可能性。第三，我们研究了具有信息素反馈的觅食模型并推导出了存在性和唯一性平衡解的隐含条件。数值上，我们展示了这种平衡状态可以在霍普夫分岔中失去稳定性。在霍普夫分岔处，模型开始出现持续振荡，我们在仿真中对此进行了展示。综上所述，这些结果突显了食物交流相互作用、信息素沉积以及混合反馈在优化龟蚁路径网络中的核心作用。

本文结构如下。在第 II节中，我们陈述预备知识。在第 III节中，我们介绍并阐述我们的觅食模型。在第 IV节中，我们分析有无信息素反馈的模型，并展示数值研究结果。在第 V节中，我们总结并讨论未来的工作。

II. 数学预备知识

令 $n \in \mathbb{N}$ 和 $S \subset \mathbb{R}^n$。S 的闭包是 $\bar{S} = \cap_{V \supset S, V\text{closed}} V$。$S$ 的内部是 $S^\circ = \cup_{U \subset S, U\text{open}} U$。$S$ 的边界是 $\partial S = \bar{S} \setminus S^\circ$。$A \in M_{n\times n}(\mathbb{R})$ 的谱，记为 $\text{spec}(A)$，是 A 的特征值集合。A 的谱半径是 $\sigma(A) = \max_{\lambda \in \text{spec}(A)}\{\text{Re}(\lambda)\}$。

一个在 $\mathbb{R}^n$ 上具有一阶连续导数的微分方程系统由 $\dot{x}_i = f_i(x_1, ..., x_n) = f_i(x), i \in \{1, .., n\}$ 给出，或者等价地由 $\dot{x} = f(x)$ 给出，带有 $f : \Gamma \mapsto \mathbb{R}^n, \Gamma \subseteq \mathbb{R}^n$ 被称为竞争性的如果 $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \leq 0 \forall i \neq j \forall x \in \Gamma$，并且如果 $\frac{\partial f_i}{\partial x_j} \geq 0 \forall i \neq j \forall x \in \Gamma$ 则被称为合作的。

命题 II.1 (平面合作与竞争系统流动)**.** *[18, Theorem 2.3]* 假设 $x \in \mathbb{R}^2$ 和由 $\dot{x} = f(x)$ 给出的系统是竞争性的或合作性的。假设 $\Gamma = \mathbb{R}^2$ *or* $\mathbb{R}^2_+$ 并令 $y : [0, \infty) \mapsto \Gamma$ 是通过 $y(0)$ 的解。然后要么 $\|y(t)\| \to \infty$ 要么 $y(t)$ 收敛到 $\bar{\Gamma}$ 中的某一点作为 $t \to \infty$。

III. 模型设置

A. 隔室觅食模型

一群树栖龟蚁占据了沿路径网络分布的多个巢穴。本文研究了仅有一个巢穴的最简单情形。考虑两个相互作用的蚂蚁群体，其中 $N > 0$ 只蚂蚁留在巢穴内，而 $M > 0$ 只蚂蚁在外探索路径。我们假设这两个群体之间没有转换，即路径上的蚂蚁不会永久返回到巢穴，而巢穴内的蚂蚁也不会外出到路径上。在这一假设下，体积 N 和 M 是常数。

遵循隔室建模范式 [15]，我们观察到巢穴和路径组内的蚂蚁可以处于两种互斥的行为状态之一。路径组由 $\bar{F}$ 采集者 只在路径上积极寻找食物的蚂蚁和已获得食物并等待将食物交给巢穴蚂蚁的 $\bar{S}$ 供应商 只蚂蚁组成。根据体积守恒，$\bar{F} + \bar{S} = M$。类似地，我们将巢中的蚂蚁群体分成 $\bar{R}$ 接收器 只从巢外供应商处拾取食物的蚂蚁和 $\bar{I}$ 内部 只在巢内的蚂蚁，其中 $\bar{R} + \bar{I} = N$。最后，我们定义标准化变量 $R = \bar{R}/N, I = \bar{I}/N, F = \bar{F}/M, S = \bar{S}/M$，使得 $R + I = 1$ 和 $S + F = 1$。注意 R, S, I, F 受限于单位区间 $[0, 1]$。

接下来，我们考虑巢穴和觅食路径群组内行为隔室之间的转换。我们假设觅食者以恒定的转换率 $\gamma > 0$ 返回巢穴提供食物，并且内部蚂蚁以转换率 $\alpha > 0$ 成为接收者。为了进行反方向的转换，觅食路径组中的供应者必须与巢穴组中的接收者发生物理接触才能传递食物。因此，从供应者回到觅食者的转换率，以及从接收者回到内部蚂蚁的转换率将取决于状态。根据质量作用定律，从 $\bar{R}$ 到 $\bar{I}$ 的转换率为 $\beta\bar{S}/N$，缩放参数为 $\beta > 0$。类似地，从 $\bar{S}$ 到 $\bar{F}$ 的转换率是 $\beta\bar{R}/M$。假设体积变量是连续的，观察到体积守恒意味着 $\dot{\bar{R}} + \dot{\bar{I}} = 0, \dot{\bar{S}} + \dot{\bar{F}} = 0$，并应用归一化后，我们得到一个二维动力系统，描述了巢穴和路径变量随时间的动力学变化为

$$\dot{R} = \alpha(1 - R) - \beta\frac{M}{N}RS, \tag{1a}$$

$$\dot{S} = \gamma(1 - S) - \beta\frac{N}{M}RS. \tag{1b}$$

变量 $I(t)$ 和 $F(t)$ 可以从体积守恒中恢复为 $I(t) = 1 - R(t)$ 和 $F(t) = 1 - S(t)$。(1) 的关键特性总结于图 1中。

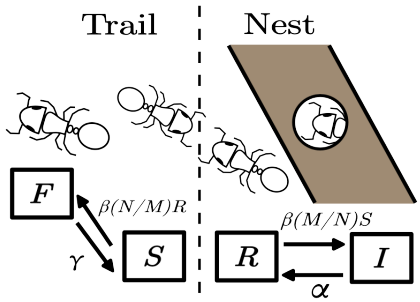

Fig. 1: 隔室觅食模型 (1) 的图形摘要

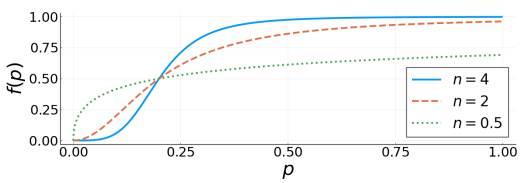

Fig. 2: 饱和希尔函数 $f(p) = \frac{k}{1+(p_0/p)^n}$ 的形状，用于建模信息素水平与不同选择下蚂蚁返回率变化之间的关系 n。其他参数 $f(p)$、k 和 p_0 固定为 $k = 1, p_0 = 0.2$。在数值模拟中我们使用了这些值用于 k,p_0，并选择了 $n = 4$。

B. 信息素反馈

觅食模型 (1) 仅考虑了蚂蚁之间直接相互作用的影响。然而，蚂蚁的觅食动态还与蚂蚁沿路径沉积信息素的情况耦合和受其调节。为了建模这种耦合关系，我们引入了一个新的动态变量 $p \geq 0$，它代表巢穴入口附近路径上的信息素浓度。当蚂蚁沿着路径网络移动时，它们会沉积信息素，这增加了浓度 p。信息素以固定速率 $\mu > 0$ 蒸发，从而减少了浓度 p。信息素的沉积率与觅食者返回巢穴提供食物的速度（由 $\gamma\bar{F} = \gamma M(1-S)$ 表示）以及供应者返回觅食状态速度（由 $\beta\frac{\bar{R}}{M}\bar{S} = \beta NRS$ 表示）成正比。这些速率的任何增加都会提高信息素浓度 p，因为无论蚂蚁朝哪个方向移动（向巢穴或远离巢穴），都会导致新的信息素沉积。我们令 $\nu > 0$ 为一个比例常数，用于调整沉积率。把这些部分组合起来，信息素浓度 p 的时态动态由以下公式决定

$$\dot{p} = -\mu p + \nu\big(\gamma M(1-S) + \beta NRS\big). \tag{2}$$

接下来我们考虑觅食蚂蚁返回巢穴成为供应者的速率 γ。在基线模型 (1) 中假设该速率为常数。实际上，γ 与信息素浓度 p 密切相关。觅食蚂蚁依靠信息素浓度导航蚁群的路径网络。在高浓度下，觅食者容易检测到信息素，因此返回巢穴供应食物更为容易。在低浓度下，导航变得困难，觅食者的返回率将降低，因为它们可能会迷路或采取更长的路径寻找食物并回到巢穴。为了模拟这种信息素反馈，我们将返回率参数 γ 设定为动态变化。其动力学特性为

$$\tau_\gamma \dot{\gamma} = -\gamma + f(p) + \gamma_0, \tag{3}$$

其中 $f : \mathbb{R}^{\geq 0} \to \mathbb{R}^{\geq 0}$ 是 p 的严格递增函数，$\tau_\gamma > 0$ 是一个时间尺度，而 $\gamma_0 \geq 0$ 则是返回巢穴的基础回报率。在数值模拟中，我们选择 f 为饱和的希尔函数 $f(p) = \frac{k}{1+(p_0/p)^n}$，其中参数 k, p_0, n 为正。

一起，我们的觅食模型与信息素反馈构成了一个由 (1),(2) 和 (3) 给出的四维动态系统。该模型的参数汇总在表 I中。请注意，(2) 和 (3) 之间的耦合是模型中混合动态反馈的来源，因为信息素抑制的蒸发率影响了返回速率，而信息素强化的沉积也影响了返回速率。我们在第 IV节中的分析将表明，这种混合反馈是隔室变量中极限环出现的关键，因此在群体的流速中也是如此。这暗示了一种蚂蚁成功导航路径网络背后的关键机制，因为沿路径变化的流动率之前已被证明在路径网络优化中起关键作用，使蚂蚁能够最小化行进距离并消除循环 [14]。

Parameter	Summary
N	Nest ant volume.
M	Trail ant volume.
α	Transition rate from interior to receiver at the nest.
β	Interaction rate scale between suppliers and receivers.
μ	Pheromone evaporation rate.
ν	Pheromone deposition rate.
γ_0	Base rate of γ, transition rate from forager to supplier; equal to γ in the 2d model (1).
τ_γ	Characteristic timescale of the response of the return rate γ to changes in pheromone concentration.
k	Scaling constant of $f(p)$
p_0	Saturation midpoint parameter of $f(p)$
n	Slope parameter of $f(p)$

TABLE I: 模型参数的总结在 (1),(2),(3) 中。

C. 适定性

在以下定理中，我们通过证明变量 R, S, p, γ 在动力系统的流下不会取超出可解释范围的值，从而建立了二维觅食模型 (1) 及其具有信息素反馈的四维扩展 (2),(3) 的适定性。

定理 III.1. 下列陈述成立。

1) 紧集 $\Omega_1 = [0,1] \times [0,1]$ 在参数为 $\gamma \geq 0$ 的静态流 (1) 下是正向不变的；

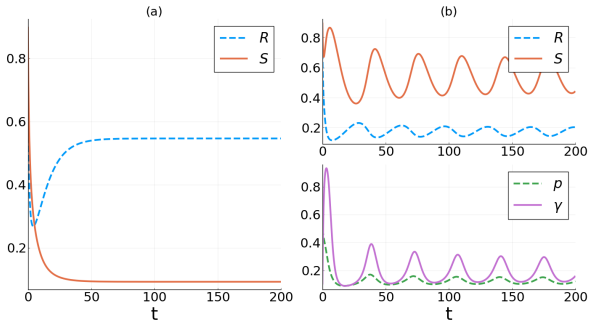

Fig. 3: (a) 数值计算的轨迹为 (1)，参数为 $N = M = 1, \alpha = 0.1, \beta = 0.9, \gamma = 0.05$，最终稳定到全局吸引平衡点。(b) 数值计算的轨迹为 (1),(2),(3)，参数与 (a) 相同，并且 $\mu = 0.6, \nu = 0.45, \tau_\gamma = 1, \gamma_0 = 0.05, k = 1, p_0 = 0.2, n = 4$ 振荡。(a) 的初始条件是 $R(0) = 0.7, S(0) = 0.9, R$ 和 S，(a) 和 (b) 中的初始条件相同且 (b) 中为 $p(0) = 0.5, \gamma(0) = 0.1$。

2) 集合 $\Omega_2 = [0,1] \times [0,1] \times \mathbb{R}^{\geq 0} \times \mathbb{R}^{\geq 0}$ 在流 (1),(2),(3) 下是正向不变的。

证明. 1) 设 $\partial\Omega_1$ 为 Ω_1 的边界，包括单位立方体的侧面和角。如果 $R \in (0,1), S = 0$，则 $\dot{S} = \gamma > 0$。如果 $R \in (0,1), S = 1$，则 $\dot{S} = -\beta\frac{N}{M}R < 0$。如果 $R = 0, S \in (0,1)$，则 $\dot{R} = \alpha > 0$。如果 $R = 1, S \in (0,1)$，则 $\dot{R} = -\beta\frac{M}{N}S < 0$。如果 $R = S = 0$，则 $\dot{R} = \alpha > 0, \dot{S} = \gamma > 0$。如果 $R = S = 1$，则 $\dot{R} = -\beta\frac{M}{N} < 0, \dot{S} = -\beta\frac{N}{M} < 0$。如果 $R = 0, S = 1$，则 $\dot{R} = \alpha > 0, \dot{S} = 0$。如果 $R = 1, S = 0$，则 $\dot{R} = 0, \dot{S} = \gamma > 0$。在所有情况都检查完毕后，Nagumo 定理 [19, Theorem 4.7] 表明 Ω_1 是正不变的。

2) 我们检查沿 Ω_2 边界的流不会离开该集合。如果 $R \in [0,1], S = 0, p, \gamma \in [0,\infty)$，则 $\dot{S} = \gamma \geq 0$。如果 $R, S \in [0,1], p = 0, \gamma \in [0,\infty)$，则 $\dot{p} = \nu(\gamma M(1-S) + \beta NRS) \geq 0$。如果 $R, S \in [0,1], p \in [0,\infty), \gamma = 0$，则 $\tau_\gamma\dot{\gamma} = f(p) + \gamma_0 > 0$。其他情况与 1) 一致。 □

IV. 分析

在本节中，我们研究觅食模型 (1),(2),(3)，目标是分类出可能导致隔室变量及其变化率发生振荡的条件。

A. 没有信息素反馈的模型

首先我们考虑具有静态交互率参数 γ 的隔室觅食模型 (1)。在下面的定理中，我们证明了在这样的静态参数假设下，该模型是全局渐近稳定的，即。振动是不可能的。

定理 IV.1 (全局渐近稳定性)**.** *考虑 (1) 上的 $\Omega_1 = [0,1] \times [0,1]$。该模型在 Ω_1 中具有一个唯一的不动点 $(R,S) = (R^*, S^*)$，由 $S^* = \frac{1}{2A}(A - B - 1 + \sqrt{(A-B-1)^2 + 4AB}), R^* = B(1-S^*)/S^*$ 给出，其中 $A = \gamma M^2/\alpha N^2$ 和 $B = \gamma M/\beta N$*

(R^*, S^*) 在 Ω_1 上全局吸引。

证明. 1) 在平衡状态下，$\dot{R} = \dot{S} = 0$，这意味着 $\beta R^* S^* = \alpha\frac{N}{M}(1 - R^*) = \gamma\frac{M}{N}(1 - S^*)$。求解这个表达式得到 R^* 的值为 $R^* = 1 - A(1 - S^*)$，然后将其代入 (1b) 中得出一个形式如 $0 = A(S^*)^2 + (1 + B - A)S^* - B$ 的二次方程，该方程有两个解 $S^*_\pm = \frac{1}{2A}\left(A - B - 1 \pm \sqrt{(A-B-1)^2 + 4AB}\right)$。这些解生成 $R^*_\pm = B\frac{1-S^*_\pm}{S^*_\pm}$。

为了简洁起见，令 $C_1 = A - B - 1$ 和 $C_2 = \sqrt{(A-B-1)^2 + 4AB}$。接下来我们将证明 $R^*_-, S^*_- \notin \Omega_1$。注意到对于任意的 $C_1 \in \mathbb{R}$ 都有 $C_2 > C_1$，因为 $4AB > 0$。然后 $C_1 - C_2 < 0$，这表明 $S^*_- < 0$。

最后，我们将证明 $(R^*_+, S^*_+) \in \Omega_1$。类似上述的论证显示 $S^*_+ > 0$。假设 $S^*_+ < 1$。那么 $(1 + B - A)^2 + 4AB < (A + B + 1)^2$。展开并消去同类项得到条件 $0 < 2A$，该条件总是满足的，因此 $S^*_+ < 1$。$R^*_+ = B\frac{1-S^*_+}{S^*_+}$ 暗示 $R^*_+ > 0$，因为 $S^*_+ \in (0,1)$。最后，假设 $R^*_+ < 1$。用 S^*_+ 表示这个式子得到 $B\frac{1-S^*}{S^*} < 1$，整理后变为 $S^*_+ > \frac{B}{1+B}$。将我们的表达式代入 S^*_+，乘以 $2A$ 并重新排列得到 $\sqrt{(A + B - A)^2 + 4AB} > \frac{2AB}{1+B} + 1 + B - A$，简化为 $A > 0$，这是始终成立的，所以 $R^*_+ < 1$。因此平衡点 $(R^*, S^*) = (R^*_+, S^*_+)$ 在 Ω_1 中是唯一的。

2)(3) 的雅可比矩阵是：

$$J(R,S) = \begin{bmatrix} -\alpha - \beta\frac{M}{N}S & -\beta\frac{M}{N}R \\ -\beta\frac{N}{M}S & -\gamma - \beta\frac{N}{M}R \end{bmatrix}$$

由于 $S, R \in [0,1]$，J 的所有项都是非正的，并且由 (1) 给定的系统是竞争性的。动力学是二维的，根据命题 II.1，任何从初始条件 $(R(0), S(0)) \in \Omega_1$ 出发的轨迹 $(R(t), S(t))$ 将会趋近于一个平衡点或 $\|(R(t), S(t))\| \to \infty$ 作为 $t \to \infty$。由定理 III.1，有界区域 Ω_1 在流 (1) 下是不变的，这意味着所有轨迹最终都会趋于一个平衡点。由于在 Ω_1 中，该定理第 1) 部分定义的平衡点 (R^*, S^*) 是唯一的，我们得出结论它必须是全局渐近稳定的。 □

(1) 模型的数值模拟如图 3(a) 所示，该模型收敛

到其在定理 IV.1中描述的独特全局渐近稳定平衡点。

B. 完整模型

定理 IV.1表明蚂蚁在吐纳过程中物理相互作用不足以引起模型中的振荡。需要一个额外的机制来破坏平衡并导致此类振荡。在这节中，我们探讨信息素反馈 (3)，(2) 作为可能导致这种稳定丧失的可能机制。首先，我们在完整模型中建立平衡的存在性和唯一性的条件。接下来，我们数值研究该平衡的稳定性，重点分析转换速率参数 α 和 β 变化的影响。我们将展示这些参数范围内的平衡变得不稳定。在这一不稳定的开始阶段，模型经历一个霍普夫分岔，并且振荡出现。

首先，在下面的定理中，我们推导了完整觅食模型在动态信息素反馈下平衡点存在性和唯一性的条件。

定理 IV.2 (平衡存在与唯一性)**.** 模型 (1)，(2)，(3) 的平衡点 $(S,R,p,\gamma) = (S^*,R^*,p^*,\gamma^*)$ 由 $S^* = \frac{\alpha}{\beta}\frac{N}{M}\frac{(1-R^*)}{R^*}$,$p^* = 2\frac{\nu}{\mu}\alpha\frac{N^2}{M}(1-R^*)$,$\gamma^* = f\left(2\frac{\nu}{\mu}\alpha\frac{N^2}{M}(1-R^*)\right)+\gamma_0 = \alpha\beta\frac{N^2}{M}\frac{R^*(1-R^*)}{\beta MR^*-\alpha N(1-R^*)}$ 隐式定义，其中 R^* 是单位区间 $[0,1]$ 内此隐式关系的一个根。至少存在一个平衡点在 Ω_2 中，对于所有参数值。此外，任何 $R^* \in \left(\frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M},1\right)$。令 R_1 为满足平衡条件的第一个 $x \in \left(\frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M},1\right)$ 的值。然后如果 $\int_{R_1}^1 f'\left(2\frac{\nu}{\mu}\alpha\frac{N^2}{M}(1-x)\right) - \frac{1}{2}\frac{\nu}{\mu}\beta\frac{\alpha N(1-x)^2+\beta Mx^2}{(\alpha N(1-x)+\beta Mx)^2}dx > 0$，那么上述隐含关系定义了一个唯一的平衡点 (S^*,R^*,p^*,γ^*) 在 Ω_2 中，其中 $R^* = R_1$。

证明. 在平衡状态下，(1a)、(1b)、(2)、(3) 的右边等于零。我们将使用这些关系来找到 S^*,γ^*,p^* 关于 R^* 的表达式，以及一个隐函数，该函数的零点定义了稳态下 R^* 的值。从 (1a) 和 (1b) 我们可以看到 $\gamma^*(1-S^*)M = \alpha(1-R^*)\frac{N^2}{M}$。将这一点代入 (2) 消去 S^*，我们得到 $p^* = 2\frac{\nu}{\mu}\alpha\frac{N^2}{M}(1-R^*)$。然后 (1a) 暗示了 $S^* = \frac{\alpha}{\beta}\frac{N}{M}\frac{(1-R^*)}{R^*}$。为了得到 R^* 的隐式方程，我们可以注意到 (1b) 给出了 $\gamma^* = \beta\frac{N}{M}\frac{R^*S^*}{1-S^*} = \frac{\frac{N^2}{M^2}\alpha R^*\left(\frac{1-R^*}{R^*}\right)}{1-\frac{\alpha N(1-R^*)}{\beta MR^*}} = \frac{N^2}{M}\alpha\beta\frac{R^*(1-R^*)}{\beta MR^*-\alpha N(1-R^*)} := g(R^*)$，而 (3) 给出了 $\gamma^* = f(p^*)+\gamma_0 = f(2\frac{\nu}{\mu}\alpha\frac{N^2}{M}(1-R^*))+\gamma_0 := h(R^*)$。将这两个表达式 γ^* 设定为相等给出了我们的隐式方程 R^*。

为了证明这些解的存在性和唯一性，我们研究函数 $h(x)$ 和 $g(x)$ 在单位区间 $x \in [0,1]$ 上的交点数目，因为 $h(R^*)-g(R^*) = 0$ 的零点生成模型的平衡点。首先，观察到 $h(0) = \gamma_0$,$h(1) = \frac{k}{1+p_0^n}+\gamma_0$,$g(0) = 0$ 和 $g(1) = 0$。函数 $h(x)$ 在 $[0,1]$ 上是连续且单调递减的，因此 $\gamma_0 \le h(x) \le \frac{k}{1+p_0^n}+\gamma_0$。函数 $g(x)$ 在 $x = \frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M}$ 处不连续，因为其分母为零。集合内部的其他地方，$(0,1)$,$g(x)$ 是连续可微的，导数为

$$g'(x) = -\alpha\beta\frac{N^2}{M}\frac{\beta Mx^2+\alpha N(1-x)^2}{(\alpha N(1-x)+\beta Mx)^2} < 0.$$

因为对于所有 $x \in \left(0,\frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M}\right)$，有 $g(0) = 0$,$\lim_{x\to\left(\frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M}\right)^-} g(x) = -\infty$ 和 $g'(x) < 0$ 成立，我们得出结论，在这个区间内，$g(x) < 0$ 而 $h(x) > 0$ 且不可能相交，这排除了该区域内的平衡点。

接下来，我们考虑区间 $x \in \left(\frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M},1\right)$。注意到 $\lim_{x\to\left(\frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M}\right)^+} g(x) = \infty$。由于 $g(1) = 0$，我们可以看出 $h(1)-g(1) = \frac{k}{1+p_0^n}+\gamma_0 > 0$。因为 $h(x)$ 在单位区间上有界，$\lim_{x\to\left(\frac{\alpha N}{\alpha N+\beta M}\right)^+} h(x)-g(x) = -\infty$。然后根据介值定理，必定存在至少一个值 $x = R^*$，使得 $h(R^*) = g(R^*)$ 成立。这证明了在这个区间内存在平衡点。如果差值 $h(x)-g(x)$ 不再第二次穿过零，则此平衡点是唯一的。定理中的积分条件强加了这一点不相交的限制。 □

定理 IV.2建立了模型 (1),(2),(3) 总是至少有一个平衡点。此外，在关于定义信息素浓度与蚂蚁返回蚁巢速率之间关系的函数 $f(p)$ 的形状的轻微假设下，这个平衡点是唯一的。接下来，我们研究该平衡点的稳定性。模型在平衡点处的雅可比矩阵 $J(S^*,R^*,p^*,\gamma^*)$ 由下式给出

$$\begin{bmatrix} -\alpha-\beta\frac{M}{N}S^* & -\beta\frac{M}{N}R^* & 0 & 0 \\ -\beta\frac{N}{M}S^* & -\gamma^*-\beta\frac{N}{M}R^* & 0 & 1-S^* \\ \nu\beta NS^* & \nu(-\gamma^*M+\beta NR^*) & -\mu & \nu M(1-S^*) \\ 0 & 0 & \frac{f'(p^*)}{\tau_\gamma} & -\frac{1}{\tau_\gamma} \end{bmatrix} \tag{4}$$

其中，R^*,S^*,p^*,γ^* 是通过定理IV.2中推导出的隐含关系唯一确定的，前提是满足所述唯一性条件。当 (4) 的所有特征值具有负实部时，平衡点是局部指数稳定的。

一个动力系统中常见的振荡参数化路径是通过霍普夫分叉 [20, Theorem 3.4.2]。在霍普夫分叉中，当一个参数变化时，平衡点失去稳定性，其雅可比矩阵的两个复共轭特征值同时穿过虚轴。在这个不稳定性的开始阶段，振荡出现。为了找到这样的不稳定区域，我们数值地研究了雅可比矩阵 (4) 的谱辐角对于模型参数选择 $N = M = 1$,$\gamma_0 = 0.05$,$k = 1$,$p_0 = 0.2$,$n = 4$,$\mu = 0.6$,$\nu = 0.45$ 的情况。参数 α 和 β 被保留为自由

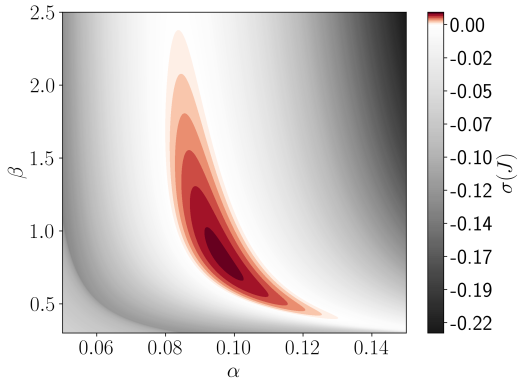

Fig. 4: 雅可比矩阵 4的谱幅值的等高线图对于 α 和 β 范围内的值。计算了 1000 个不同的 α 和 β 值在一个均匀网格上，带有 $\alpha \in [0.05, 0.15]$ 和 $\beta \in [0.3, 2.5]$，总共 10^6 个网格点。模型的其余参数如图 3所示。振荡发生在红色区域，其中 $\sigma(J) \geq 0$。

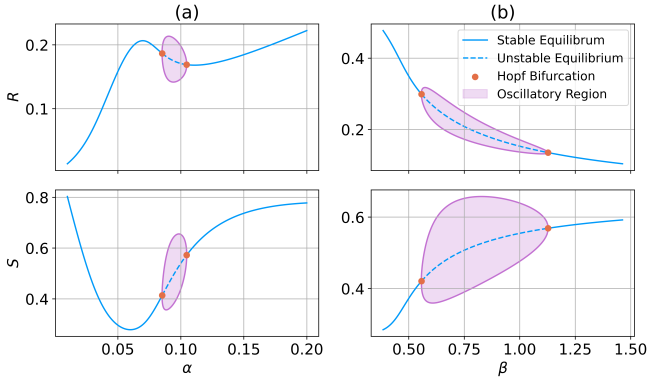

Fig. 5: 数值连续计算 (1),(2),(3)，使用 Julia 包 BifurcationKit.jl 计算 [21] 在参数 α（列 (a)）和 β（列 (b)）中绘制，相对于 R 和 S。在固定参数值下的振荡区域的垂直宽度对应于极限环的范围。图中未列出的参数与图 3中的相同。

参数。这一参数选择满足了定理 IV.2中关于平衡唯一性的条件。

我们数值求解定理 IV.2中导出的隐式方程，以在 α，β 的网格上找到模型平衡，并评估雅可比矩阵 (4) 在每个参数化平衡点处的特征值。该数值研究的结果显示在图 4中。图中灰色区域内的参数值对应于均衡的局部稳定区域。红色区域内，均衡不稳定且雅可比矩阵具有一对主导的复共轭特征值。红色区域的边界对应于霍普夫分岔点，通过改变 α 和/或 β 从外部进入内部时会穿过这些点，从而导致稳定性的丧失和振荡的产生。该区域代表性振荡的模拟如图 3(b) 所示。最后，我们通过使用数值连续软件计算分岔图进一步确认了在 α 和 β 的局部区域内振荡的发生。我们将参数之一固定为 α,β 并改变第二个参数以计算解分支和分岔点，见图 5。这些数值结果共同确认了存在使得蚂蚁进出巢穴的流动发生振荡的参数区间，并提出了乌龟蚁利用的一种机制原理，使其能够有效地优化路径。

V. 讨论与未来工作

在这项工作中，我们提出了并分析了一个龟蚁觅食动力学的机制模型，以探索巢内进出流量振荡的起始。我们展示了仅在巢中的蚂蚁之间的交哺互动不足以引起它们流量的振荡。然而当这些互动与动态信息素反馈结合考虑时，振荡就变得可能了。我们的数值研究表明，在 (α, β) 参数空间中存在一个局部区域，其中流量会发生振荡。有趣的是，我们看到在较宽范围的 β 中振荡持续存在，而 α 的小幅变化可以使系统脱离振荡状态。转换率 α 和 β 可以通过野外实验测量，这意味着我们的模型基础分析见解可以与龟蚁的真实世界观察结果进行对比测试。

在未来的研究中，我们将通过放松本文中的简化假设来扩展我们的模型，即尾随蚂蚁不会永久返回巢穴，而巢内蚂蚁不会外出觅食。我们将考虑巢内蚂蚁和尾随蚂蚁之间转换的影响，以推导出振荡产生的更一般的条件集合。此外，我们计划扩大我们的建模范围，考虑多个巢穴，以了解扩展觅径网络对涌现振荡特性的影响。这项研究的最终目标是生成一套基于模型且可检验的假设，这些假设可以与野外数据进行比较，并可用于设计未来的实验。本工作将为自然界中去中心化计算中的振荡作用提供新的见解。

References

[1] A. Boussard, A. Fessel, C. Oettmeier, L. Briard, H.-G. Döbereiner, and A. Dussutour, "Adaptive behaviour and learning in slime moulds: the role of oscillations," *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 376, no. 1820, p. 20190757, 2021.

[2] A. Dussutour and C. Arson, "Flow-network adaptation and behavior in slime molds," *Fungal Ecology*, vol. 68, p. 101325, 2024.

[3] L. Gyllingberg, Y. Tian, and D. J. Sumpter, "A minimal model of cognition based on oscillatory and reinforcement processes," *arXiv preprint arXiv:2402.02520*, 2024.

[4] S. S. Schmieder, C. E. Stanley, A. Rzepiela, D. van Swaay, J. Sabotič, S. F. Nørrelykke, A. J. deMello, M. Aebi, and M. Künzler, "Bidirectional propagation of signals and nutrients in fungal networks via specialized hyphae," *Current Biology*, vol. 29, no. 2, pp. 217–228, 2019.

[5] E. Başar, C. Başar-Eroğlu, S. Karakaş, and M. Schürmann, "Brain oscillations in perception and memory," *International journal of psychophysiology*, vol. 35, no. 2-3, pp. 95–124, 2000.

[6] R. Sepulchre, G. Drion, and A. Franci, "Control across scales by positive and negative feedback," *Annual Review of Control, Robotics, and Autonomous Systems*, vol. 2, no. 1, pp. 89–113, 2019.

[7] ——, "Excitable behaviors," *Emerging Applications of Control and Systems Theory: A Festschrift in Honor of Mathukumalli Vidyasagar*, pp. 269–280, 2018.

[8] R. Sepulchre, "Spiking control systems," *Proceedings of the IEEE*, vol. 110, no. 5, pp. 577–589, 2022.

[9] C. Cathcart, I. X. Belaustegui, A. Franci, and N. E. Leonard, "Spiking nonlinear opinion dynamics (S-NOD) for agile decision-making," *IEEE Control Systems Letters*, 2024.

[10] O. Juarez-Alvarez and A. Franci, "Collective rhythm design in coupled mixed-feedback systems through dominance and bifurcations," *IEEE Transactions on Control of Network Systems*, pp. 1–12, 2025.

[11] D. M. Gordon, "The dynamics of foraging trails in the tropical arboreal ant *Cephalotes goniodontus*," *PLoS One*, vol. 7, no. 11, p. e50472, 2012.

[12] ——, "Local regulation of trail networks of the arboreal turtle ant, *Cephalotes goniodontus*," *The American Naturalist*, vol. 190, no. 6, pp. E156–E169, 2017.

[13] A. Chandrasekhar, J. A. Marshall, C. Austin, S. Navlakha, and D. M. Gordon, "Better tired than lost: Turtle ant trail networks favor coherence over short edges," *PLoS computational biology*, vol. 17, no. 10, p. e1009523, 2021.

[14] S. Garg, K. Shiragur, D. M. Gordon, and M. Charikar, "Distributed algorithms from arboreal ants for the shortest path problem," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 120, no. 6, p. e2207959120, 2023.

[15] D. Sumpter and S. Pratt, "A modelling framework for understanding social insect foraging," *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 53, pp. 131–144, 2003.

[16] F. Brauer, "Compartmental models in epidemiology," *Mathematical epidemiology*, pp. 19–79, 2008.

[17] S. Gracy, P. E. Paré, J. Liu, H. Sandberg, C. L. Beck, K. H. Johansson, and T. Başar, "Modeling and analysis of a coupled SIS bi-virus model," *Automatica*, vol. 171, p. 111937, 2025.

[18] M. W. Hirsch, "Systems of differential equations which are competitive or cooperative: I. limit sets," *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, vol. 13, no. 2, pp. 167–179, 1982. [Online]. Available: https://doi.org/10.1137/0513013

[19] F. Blanchini, S. Miani *et al.*, *Set-theoretic methods in control*. Springer, 2008, vol. 78.

[20] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector fields*. Springer Science & Business Media, 2013, vol. 42.

[21] R. Veltz, "BifurcationKit.jl," Jul. 2020. [Online]. Available: https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02902346