

# 具有交叉扩散的 Gierer-Meinhardt 系统斑图演化

鲁言财<sup>1</sup>, 肖敏<sup>1</sup>, 曹进德<sup>2</sup>, 王正新<sup>3</sup>

(1. 南京邮电大学 自动化学院、人工智能学院, 江苏 南京 210023; 2. 东南大学 数学学院, 江苏 南京 211189;  
3. 南京邮电大学 理学院, 江苏 南京 210023)

**摘要:** Gierer-Meinhardt 系统是一类典型的反应扩散系统, 因其优良的动力学特性在生物模式形成领域得到了广泛研究。目前国内外关于该系统的时空演化研究绝大多数局限于自扩散驱动的不稳定性与图灵斑图, 而关于交叉扩散驱动的不稳定性研究极少。本文提出了一类具有交叉扩散项的 Gierer-Meinhardt 反应扩散系统, 利用特征多项式的特征值分析和稳定性定理, 对系统唯一正平衡点进行了线性稳定性分析, 确定了系统发生图灵不稳定的必要条件。通过选取交叉扩散系数作为分岔参数, 进一步揭示了交叉扩散对系统图灵不稳定性的影响机理。此外, 通过数值模拟方法, 本文探讨了交叉扩散对于系统斑图演化的响应机制。研究发现: 当自扩散驱动的系统稳定时, 交叉扩散可以诱导 Gierer-Meinhardt 系统发生图灵不稳定并且生成不均匀结构图灵斑图; 当自扩散驱动的系统不稳定时, 交叉扩散不仅能够实现 Gierer-Meinhardt 系统斑图结构的蜕变, 而且可以改变斑图的演化速度。具体来看, 交叉扩散系数在能够诱导系统发生图灵不稳定的基础上, 离分岔阈值越远, 系统图灵斑图的空间结构中点状斑图所占的比例越大, 演化速度越快。因此, 交叉扩散对 Gierer-Meinhardt 系统的斑图产生、蜕变及演化速度都起着至关重要的作用。

**关键词:** 交叉扩散; Gierer-Meinhardt 系统; 图灵斑图; 反应扩散方程

**中图分类号:** O175.29 **文献标识码:** A **doi:** 10.62756/jnuc.issn.1673-3193.2024.03.0015

**引用格式:** 鲁言财, 肖敏, 曹进德, 等. 具有交叉扩散的 Gierer-Meinhardt 系统斑图演化[J]. 中北大学学报(自然科学版), 2025, 46(3): 396-404.

LU Yancai, XIAO Min, CAO Jinde, et al. Pattern formation evolution of the gierer-meinhardt system with cross-diffusion[J]. Journal of North University of China(Natural Science Edition), 2025, 46(3): 396-404.

## Pattern Formation Evolution of the Gierer-Meinhardt System with Cross-Diffusion

LU Yancai<sup>1</sup>, XIAO Min<sup>1</sup>, CAO Jinde<sup>2</sup>, WANG Zhengxin<sup>3</sup>

(1. College of Automation & College of Artificial Intelligence, Nanjing University of Posts and Telecommunications, Nanjing 210023, China;

2. School of Mathematics, Southeast University, Nanjing 211189, China;

3. College of Science, Nanjing University of Posts and Telecommunications, Nanjing 210023, China)

**Abstract:** The Gierer-Meinhardt system is a typical class of reaction-diffusion systems that have been extensively studied in the field of biological pattern formation due to its excellent dynamical characteristics. Currently, the majority of domestical and international research, on the spatiotemporal evolution of

收稿日期: 2024-03-17

基金项目: 国家自然科学基金(62073172); 江苏省自然科学基金(BK20221329)

作者简介: 鲁言财(1998-), 男, 硕士生, 主要从事复杂系统斑图动力学的研究。

通信作者: 肖敏(1977-), 男, 教授, 博士, 主要从事复杂系统斑图动力学的研究。E-mail: candymanxm2003@aliyun.com。

this system is limited to the instability and Turing patterns driven by self-diffusion, while there are very little research on the instability driven by cross-diffusion. This paper proposed a class of Gierer-Meinhardt reaction-diffusion system with cross-diffusion terms. By utilizing characteristic polynomial eigenvalue analysis and stability theorems, a linear stability analysis of the unique positive equilibrium point of the Gierer-Meinhardt system was carried out. The necessary conditions for the occurrence of Turing instability of the Gierer-Meinhardt system were identified. The cross-diffusion coefficient was selected as the bifurcation parameter, which further revealed the influence mechanism of cross-diffusion on Turing instability of the Gierer-Meinhardt system. In addition, through the numerical simulations, this paper explored the response mechanism of cross-diffusion for the evolution of Turing patterns of the Gierer-Meinhardt system. It is found that when the system driven by self-diffusion is stable, cross-diffusion can induce Turing instability in the Gierer-Meinhardt system and generate unevenly structured Turing patterns. When the system driven by self-diffusion is unstable, cross-diffusion can not only achieve the transformation of Gierer-Meinhardt system pattern structures but also change the evolution speed of patterns. Specifically, the further the cross-diffusion coefficient is from the bifurcation threshold necessary to induce Turing instability, the larger the proportion of point-like patterns in the spatial structure of the system's Turing patterns, and the faster the rate of evolution. Therefore, cross-diffusion plays a crucial role in the generation, transformation, and evolution speed of patterns in the Gierer-Meinhardt system.

**Key words:** cross-diffusion; Gierer-Meinhardt system; Turing patterns; reaction-diffusion equations

## 0 引言

扩散现象在现代社会中非常常见,涉及的领域也十分广泛。例如金属释能<sup>[1]</sup>,种群行为<sup>[2]</sup>和病毒传播<sup>[3-4]</sup>。这些例子展示了扩散现象在不同领域的普遍性和重要性。同样,扩散现象在生物有机体的形成过程中也发挥了至关重要的作用。1952年,Turing<sup>[5]</sup>在其关于化学反应扩散机制的开创性论文中,通过反应扩散方程解释了生物表面图案形成的过程,例如动物的皮毛纹理和鸟类的羽毛图案。此后,关于反应扩散系统的研究在科学界引起了很大的关注。1972年,Gierer和Meinhardt<sup>[6]</sup>在图灵理论的基础上提出了一个基于激活剂和抑制剂的化学反应扩散系统。Gierer-Meinhardt系统以其丰富的多稳态、自驱动、非线性等动力学特征而闻名,并被广泛用于研究和揭示空间模式形成过程中的一些基本现象。Turing认为,扩散诱导的不稳定性是时空斑图形成的主要诱因。扩散可能破坏均匀稳态的稳定性,从而导致系统中出现不均匀的空间结构。然而,由于扩散驱动的不稳定性,在受控实验室实验中设计一个可能产生空间结构的化学系统花了近40年的时间<sup>[7]</sup>。从那时起,研究人员从实验和理论的角度研究了Gierer-Meinhardt系统以获得空间图案的形成<sup>[8-16]</sup>。Wang等<sup>[8]</sup>通过选取自扩散系数作为分岔参

数,研究了Gierer-Meinhardt系统中自扩散对图灵不稳定性的影响。研究表明,自扩散能够导致Gierer-Meinhardt系统的平衡态和稳定态Hopf周期解经历图灵不稳定。Chen等<sup>[12]</sup>选取Gierer-Meinhardt系统反应组分的分解常数作为分岔参数研究了图灵分岔,然后利用多尺度法得到图灵分岔临界值处的振幅方程,从而推导出产生图灵斑图更具体的参数空间。值得注意的是,这些研究只讨论了系统参数和自扩散项对于Gierer-Meinhardt系统图灵不稳定性的影响,并没有考虑交叉扩散的因素。

众所周知,一种成分的浓度梯度会影响另一种成分的扩散通量<sup>[17-18]</sup>,我们将这种现象称为交叉扩散。交叉扩散存在于许多现象之中,如趋化性<sup>[19-21]</sup>、漂移扩散<sup>[22]</sup>和细胞分裂<sup>[23]</sup>。在离子化学系统中,由于静电、排斥体积和络合效应,可能会出现交叉扩散<sup>[17]</sup>。由于大多数图案的形成本质上是离子反应,因此有必要将交叉扩散对反应扩散系统的影响与所涉及反应物的自扩散一起考虑在内。目前,国内外对具有交叉扩散项的Gierer-Meinhardt系统的研究正处于起始阶段。Liu等<sup>[24]</sup>证明了交叉扩散能够引起Gierer-Meinhardt系统周期解的图灵不稳定性。但Liu等仅在一维平面研究了交叉扩散对Gierer-Meinhardt系统周期解的影响,并没有在二维空间中探究交叉扩散如何影响图灵斑图的演化机制。本文将在二维空间中

对具有交叉扩散项 Gierer-Meinhardt 系统的斑图演化机理进行研究,探索交叉扩散如何影响图灵斑图产生、蜕变及演化速度。

本文的主要创新内容如下:

1) 根据交叉扩散在反应扩散系统中存在的客观事实,本文在 Gierer-Meinhardt 系统中引入交叉扩散项,建立具有自扩散项与交叉扩散项的反应扩散系统。

2) 选取交叉扩散系数作为分岔参数,推导出交叉扩散驱动系统发生图灵不稳定的临界值。研究发现,交叉扩散系数  $D_{uv}$  越大,系统在平衡点处越容易发生图灵分岔;相反,交叉扩散系数  $D_{uv}$  越小,系统在平衡点处越容易发生图灵分岔。

3) 通过二维数值模拟对系统图灵不稳定的演化速度进行了研究。结果表明,交叉扩散能够显著改变图灵斑图的演化速度。交叉扩散系数的取值离分岔阈值点越远,图灵斑图的演化速度越快。

## 1 模型构建和计算方法

### 1.1 模型构建

Chen 等<sup>[12]</sup>建立了一个具有齐次 Neuman 边界条件的 Gierer-Meinhardt 系统,研究了自扩散驱动的图灵不稳定性与斑图演化机制。但是,该系统忽略了交叉扩散的存在。本文引入交叉扩散项,建立了如下 Gierer-Meinhardt 系统

$$\begin{cases} \frac{\partial u(x, y, t)}{\partial t} = D_u \Delta u(x, y, t) + D_{uv} \Delta v(x, y, t) + \\ \quad 1 + a \frac{u^2(x, y, t)}{v^2(x, y, t)} - \beta u(x, y, t), \\ \frac{\partial v(x, y, t)}{\partial t} = D_v \Delta v(x, y, t) + D_{vu} \Delta u(x, y, t) + \\ \quad b \frac{u^2(x, y, t)}{v(x, y, t)} - v(x, y, t), \\ \frac{\partial u(x, y, t)}{\partial n} = \frac{\partial v(x, y, t)}{\partial n} = 0, (x, y) \in \partial \Omega, \\ u(x, y, 0) \geq 0, v(x, y, 0) \geq 0, (x, y) \in \Omega. \end{cases} \quad (1)$$

式中:  $u(x, y, t)$ ,  $v(x, y, t)$  分别代表  $t$  时刻激活剂和抑制剂在空间位置  $(x, y)$  处的浓度;  $D_u$ ,  $D_v$  分别代表活化剂和抑制剂的自扩散系数;  $D_{uv}$ ,  $D_{vu}$  分别代表活化剂和抑制剂的交叉扩散系数;  $a \frac{u^2(x, y, t)}{v^2(x, y, t)}$ ,  $b \frac{u^2(x, y, t)}{v(x, y, t)}$  分别代表激活剂和抑制剂的来源;  $\beta$  代表激活剂一级动力学,表示通过酶

降解、渗漏、来源再吸收或这些机制的任何组合去除  $u$  的速率;  $\Omega = [0, L_x] \times [0, L_y]$  表示  $R^2$  中的一个有界域,其边界为  $\partial \Omega$ 。 $\mathbf{n}$  是边界  $\partial \Omega$  上的外法向量,  $\partial \mathbf{n}$  表示沿方向  $n$  的方向导数算子;  $\Delta = \partial^2 / \partial x^2 + \partial^2 / \partial y^2$  表示拉普拉斯算子。在本文中,假设  $D_u$ ,  $D_v$ ,  $a$ ,  $b$ ,  $\beta$  是正常数,且  $D_u$  较小,  $D_v$  较大。因此,抑制剂在整个区域的分布几乎相等<sup>[6]</sup>。

### 1.2 图灵不稳定性

不含扩散项的情况下系统(1)退化为

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = 1 + a \frac{u^2}{v^2} - \beta u \triangleq f(u, v), \\ \frac{dv}{dt} = b \frac{u^2}{v} - v \triangleq g(u, v). \end{cases} \quad (2)$$

系统(2)在唯一正平衡点  $E_* = (u_*, v_*) =$

$$\left( \frac{a+b}{b\beta}, \frac{a+b}{\sqrt{b}\beta} \right)$$
 处的雅可比矩阵为

$$J = \begin{bmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{bmatrix}, \quad (3)$$

式中:  $f_i$ ,  $g_i$  分别为  $f(u, v)$ ,  $g(u, v)$  在平衡点  $E_*$  处对于  $i$  ( $i = u, v$ ) 的偏导数。具体表达式为

$$\begin{aligned} f_u &= \frac{(a-b)\beta}{a+b}, f_v = -\frac{2a\beta}{\sqrt{b}(a+b)}, \\ g_u &= 2\sqrt{b}, g_v = -2. \end{aligned} \quad (4)$$

因此,系统(2)在  $E_*$  处的特征方程为

$$\lambda^2 + T_0 \lambda + D_0 = 0, \quad (5)$$

其中,

$$T_0 = 2 - \frac{(a-b)\beta}{a+b}, D_0 = 2\beta > 0. \quad (6)$$

为分析系统(2)在平衡点  $E_*$  处的稳定性,假设

$$H_1) a > b, 0 < \beta < \frac{2(a+b)}{a-b}.$$

**定理 1** 若  $H_1$ ) 成立,则系统(2)在正平衡点  $E_*$  处局部渐近稳定。

**证明** 若  $H_1$ ) 成立,则  $T_0 > 0$ ,  $D_0 > 0$ 。

根据劳斯·赫尔维茨判据,方程(5)的所有特征根都具有负实部。因此,系统(2)在正平衡点  $E_*$  处是局部渐近稳定的。

定理 1 成立。

**注 1** 图灵不稳定本质是由扩散引起的,因此,下文对于含扩散系统的图灵不稳定分析均建立在无扩散系统(2)在平衡点  $E_*$  处稳定的前提下,即定理 1

成立。

接下来讨论系统(1)在平衡点  $E_*$  处的稳定性。将系统(1)在  $E_*$  处线性化得

$$\dot{U} = JU + D\Delta U, \tag{7}$$

其中

$$U = \begin{bmatrix} u - u_* \\ v - v_* \end{bmatrix}, D = \begin{bmatrix} D_u & D_{uv} \\ D_{vu} & D_v \end{bmatrix}. \tag{8}$$

方程(7)的解可表示为

$$U = \begin{bmatrix} a_k \\ b_k \end{bmatrix} e^{\lambda t + ik \cdot r}, \tag{9}$$

式中:  $\lambda$  是扰动在时间上的增长率;  $k = (k_x, k_y)$  是波数, 满足  $k = |k|$ ;  $r = (x, y)$  表示二维空间中的空间向量;  $i$  是虚数单位;  $a_k$  和  $b_k$  是常数。系统(1)在平衡点  $E_*$  处的特征方程为

$$\lambda^2 + T(k^2)\lambda + D(k^2) = 0, \tag{10}$$

其中,

$$\begin{aligned} T(k^2) &= k^2(D_u + D_v) - (f_u + g_v), \\ D(k^2) &= (D_u D_v - D_{uv} D_{vu})k^4 - k^2(D_v f_u + D_u g_v - D_{vu} f_v - D_{uv} g_u) + (f_u g_v - f_v g_u). \end{aligned} \tag{11}$$

方程(10)的解可以写为

$$2\lambda(k^2) = -T(k^2) \pm \sqrt{T^2(k^2) - 4D(k^2)}. \tag{13}$$

**注 2** 化学反应中的扩散现象需满足热力学第二定律: 扩散矩阵的所有特征值为正实数<sup>[25]</sup>。因此, 系统(1)的扩散系数应满足如下假设:

$$\begin{aligned} H_2) \quad &D_u > 0, D_v > 0, D_u D_v - D_{uv} D_{vu} > 0, \\ &(D_u + D_v)^2 - 4(D_u D_v - D_{uv} D_{vu}) > 0. \end{aligned}$$

为分析系统(1)在平衡点  $E_*$  处的稳定性, 做假设

$$\begin{aligned} H_3) \quad &D_v f_u + D_u g_v - D_{vu} f_v - D_{uv} g_u > 0, \\ &(D_v f_u + D_u g_v - D_{vu} f_v - D_{uv} g_u)^2 - \\ &4(D_u D_v - D_{uv} D_{vu})(f_u g_v - f_v g_u) > 0. \end{aligned}$$

将  $D(k^2)$  看作  $k^2$  的一元二次函数, 可以得到  $D(k^2)$  关于  $k^2$  的极小值  $D(k_c^2)$  及其对应的  $k_c^2$  分别为

$$\begin{aligned} D(k_c^2) &= 4(D_v D_u - D_{uv} D_{vu})(f_u g_v - f_v g_u) - \\ &(D_v f_u + D_u g_v - D_{vu} f_v - D_{uv} g_u)^2, \\ k_c^2 &= \frac{(D_v f_u + D_u g_v - D_{vu} f_v - D_{uv} g_u)}{2(D_v D_u - D_{uv} D_{vu})}. \end{aligned} \tag{13}$$

**定理 2** 若  $H_1), H_2), H_3)$  成立, 则系统(1)在正平衡点  $E_*$  处发生图灵不稳定。

**证明** 若存在  $k$  使得特征方程(10)具有正实部特征根, 则系统(1)在正平衡点  $E_*$  处发生图灵不稳定。若  $H_1)$  成立, 则  $T(k^2) > 0$ 。若  $H_2), H_3)$  成立, 根据一元二次函数的性质, 存在波数  $k$  满足

$D(k^2) < 0$ 。因此, 特征方程(10)具有正实部特征根。从而可以证明系统(1)在正平衡点  $E_*$  处发生图灵不稳定。

定理 2 成立。

**注 3** 为探究交叉扩散对 Gierer-Meinhardt 系统图灵不稳定的影响机理, 本文选取交叉扩散系数作为分岔参数来研究图灵分岔。

选取交叉扩散系数  $D_{vu}$  作为分岔参数, 那么图灵分岔发生的临界值  $D_{vu}^T$  为

$$\begin{aligned} D_{vu}^T &= \frac{1}{f_v^2} \{ D_v f_v f_u + D_{uv} f_v g_u + D_u f_v g_v - 2D_{uv} f_u g_v + \\ &2[(D_{uv} f_u - D_u f_v)(D_{uv} g_v - D_v f_v)(f_u g_v - f_v g_u)]^{1/2} \}. \end{aligned} \tag{14}$$

固定系统(1)的参数  $a=0.85, b=0.01, \beta=1.6, D_u=1, D_v=8, D_{uv}=0$ 。此时, 系统(1)的平衡点  $E_* = (u_*, v_*) = (53.75, 5.375)$ 。图灵不稳定发生的临界值  $D_{vu}^T = -0.0121$ 。在临界值  $D_{vu}^T$  及其两侧对参数  $D_{vu}$  进行取值, 分别为  $-0.02, -0.0121, 0$  和  $0.01$ 。色散曲线描绘了特征方程(10)根的最大实部  $\text{Re}(\lambda)$  与波数  $k^2$  之间的关系。绘制系统(1)的色散曲线如图 1 所示。由图 1 可知, 交叉扩散系数  $D_{vu}$  的值越大, 使得  $\text{Re}(\lambda)$  为正值的  $k^2$  的范围越大, 意味着系统(1)出现图灵分岔的可能性越大。随着交叉扩散系数  $D_{vu}$  值的减小, 使得  $\text{Re}(\lambda)$  保持正值的  $k^2$  的范围逐步收缩。直到  $D_{vu}$  小于临界值  $D_{vu}^T$  时,  $\text{Re}(\lambda)$  值全部为负。这意味着系统(1)在平衡点  $E_*$  处是稳定的, 图灵分岔不会出现。

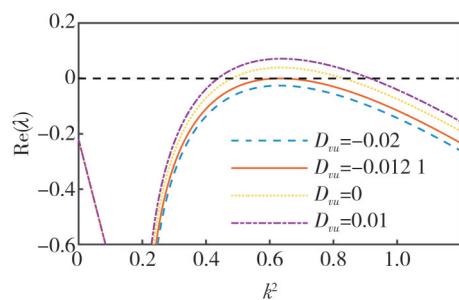


图 1  $D_{vu}$  对色散曲线的影响

Fig. 1 Effect of  $D_{vu}$  on the dispersion curve

选取交叉扩散系数  $D_{uv}$  作为分岔参数, 那么图灵分岔发生的临界值  $D_{uv}^T$  为

$$\begin{aligned} D_{uv}^T &= \frac{1}{g_u^2} \{ D_v f_u g_u + D_{vu} f_v g_u + D_u g_u g_v - 2D_{vu} f_u g_v - \\ &2[(D_{vu} f_u - D_u g_u)(D_{vu} g_v - D_v g_u)(f_u g_v - f_v g_u)]^{1/2} \}. \end{aligned} \tag{15}$$

固定系统(1)的参数  $a=0.85, b=0.01, \beta=$

1.6,  $D_u=1, D_v=8, D_{vu}=0$ 。此时系统(1)的平衡点  $E_*(u_*, v_*)=(53.75, 5.375)$ , 分岔临界值  $D_{uv}^T=1.9152$ 。在临界值  $D_{uv}^T$  及其两侧对参数  $D_{uv}$  进行取值, 分别为  $-2, 0, 1.9152$  和  $4$ 。图 2 刻画了在交叉扩散  $D_{uv}$  不同取值时, 系统(1)在平衡点  $E_*$  处特征值实部  $\text{Re}(\lambda)$  与波数  $k^2$  的关系曲线。由图 2 可知, 交叉扩散系数  $D_{uv}$  的值越小, 系统(1)发生图灵不稳定的波数  $k^2$  的范围越大, 这意味着较小的交叉扩散系数  $D_{uv}$  更容易使系统(1)在平衡点  $E_*$  处发生图灵分岔。

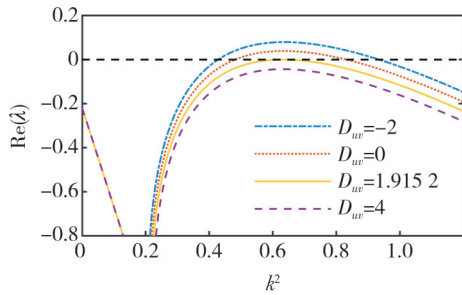


图 2  $D_{uv}$  对色散曲线的影响

Fig. 2 Effect of  $D_{uv}$  on the dispersion curve

**注 4** 通过依次选取交叉扩散系数  $D_{vu}$  和  $D_{uv}$  作为分岔参数发现: 交叉扩散系数  $D_{vu}$  越大, 系统(1)在平衡点  $E_*$  处越容易发生图灵分岔; 相反, 交叉扩散系数  $D_{uv}$  越小, 系统(1)在平衡点  $E_*$  处越容易发生图灵分岔。

## 2 数值模拟

本文使用数学软件 MATLAB(R2020a) 在二维空间中对系统(1)进行数值模拟, 选取有界域  $\Omega=[0, 200] \times [0, 200]$ , 边界条件为齐次 Neumann 边界条件。时间步长  $\Delta t=0.01$ , 空间步长  $d_x=d_y=1$ 。在数值模拟中, 观察到活化剂和抑制剂的分布总是具有相同类型的模式。因此, 本文只展示抑制剂  $v$  的图灵斑图, 初始条件为

$$u(x, y, 0) = u_* + 0.01 \times \text{randn}(200),$$

$$v(x, y, 0) = v_* + 0.01 \times \text{randn}(200),$$

式中:  $\text{randn}(200)$  表示在  $200 \times 200$  的网格中添加随机扰动。

### 2.1 交叉扩散诱导图灵斑图的形成

本节探讨当自扩散驱动的系统(1)在平衡点  $E_*$  处局部渐近稳定时, 交叉扩散对图灵不稳定性和时空斑图响应机制的影响。固定系统(1)的参数  $a=0.85, b=0.01, \beta=1.6$ 。此时定理 1 成立, 系统(1)

的平衡点  $E_*(u_*, v_*)=(53.75, 5.375)$ 。

固定自扩散系数  $D_u=1$  和  $D_v=8$ , 绘制系统(1)的色散曲线如图 3 所示。当  $\text{Re}(\lambda) > 0$  时, 系统(1)在平衡点  $E_*$  处是不稳定的。系统(1)仅由自扩散驱动 ( $D_{uv}=D_{vu}=0$ ) 时, 色散曲线中不存在波数  $k^2$  满足  $\text{Re}(\lambda) > 0$ , 如图 3 实线所示。因此, 系统(1)在平衡点  $E_*$  处是局部渐近稳定的。此时系统(1)的图灵斑图如图 4 所示, 抑制剂浓度稳定在平衡点  $v_*=5.375$  附近。

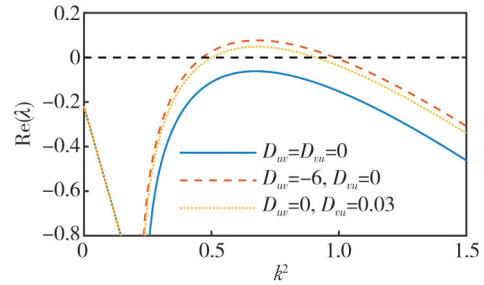


图 3 不同交叉扩散系数对色散曲线的影响

Fig. 3 Effect of different cross-diffusion coefficients on dispersion curve

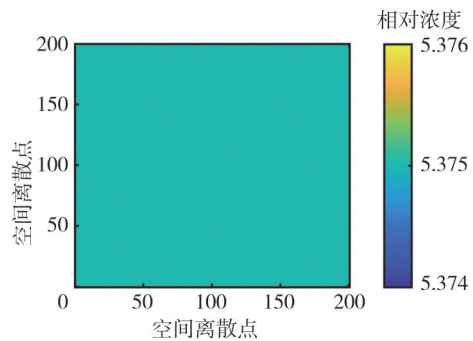


图 4 自扩散驱动系统稳定的斑图

Fig. 4 Turing patterns for stable self-diffusive drive systems

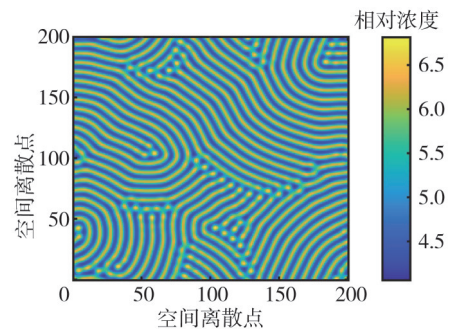


图 5  $D_{uv}$  诱导的条形斑图

Fig. 5  $D_{uv}$  induced a stripe pattern

为了分析交叉扩散对系统(1)的稳定性与时空斑图的影响, 取两组交叉扩散系数, 分别为  $D_{uv}=-6, D_{vu}=0$  和  $D_{uv}=0, D_{vu}=0.03$ 。此时  $H_1, H_2$  和  $H_3$  成立。由定理 2 可知, 系统(1)在平衡点  $E_*$  处是不稳定的。色散曲线中存在波数  $k^2$  满足  $\text{Re}(\lambda) > 0$ , 如图 3 点划线与虚线所示。这说明系统(1)在平衡点

$E_*$ 处发生图灵不稳定,验证了定理2的正确性。系统(1)的交叉扩散系数取值分别为 $D_{uv}=-6, D_{vu}=0$ 和 $D_{uv}=0, D_{vu}=0.03$ 时,对应的图灵斑图分别如图5和图6所示,空间模式依次呈现出条形主导的结构与点条混合状结构。

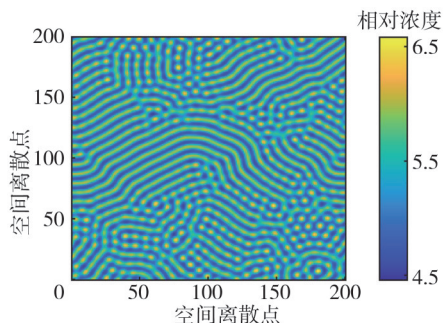


图6  $D_{vu}$ 诱导的点条混合斑图

Fig. 6  $D_{vu}$  induced a mixed pattern of dots and stripes

这种现象表明 Gierer-Meinhardt 系统(1)在自扩散驱动稳定的情况下,交叉扩散能够驱动其发生图灵不稳定现象并诱导不均匀结构图灵斑图的形成,再次验证了本文理论分析的正确性,进而揭示了交叉扩散对反应扩散系统的稳定性具有重要作用。这

对于生物学中人工生成图灵模式的研究具有重要意义。

## 2.2 交叉扩散诱导图灵斑图的蜕变

本节探讨当自扩散驱动的系统(1)不稳定时,引入交叉扩散对斑图结构的影响。固定系统(1)的参数 $a=0.85, b=0.01, \beta=1.6, D_u=1, D_v=8$ 。系统(1)的平衡点 $E_*=(u_*, v_*)=(53.75, 5.375)$ 。

首先探讨交叉扩散系数 $D_{vu}$ 对系统(1)在平衡点 $E_*$ 处斑图结构的影响。固定 $D_{uv}=0$ ,此时系统(1)在平衡点 $E_*$ 处图灵分岔发生的临界值 $D_{vu}^T=-0.0121$ 。 $D_{vu}$ 的取值大于 $D_{vu}^T$ 时,系统(1)在平衡点 $E_*$ 处会发生图灵分岔。取交叉扩散系数 $D_{vu}=0, 0.015$ 和 $0.02$ ,对应的斑图结构分别如图7(a),图7(b)和图7(c)所示。图7(a)表明仅由自扩散驱动( $D_{uv}=D_{vu}=0$ )的系统(1)不稳定时,图灵斑图的结构为条状主导的结构。在引入交叉扩散系数 $D_{vu}=0.015$ 和 $0.02$ 后,系统(1)的斑图结构分别蜕变为点条混合状结构与点状结构,如图7(b)和图7(c)所示。

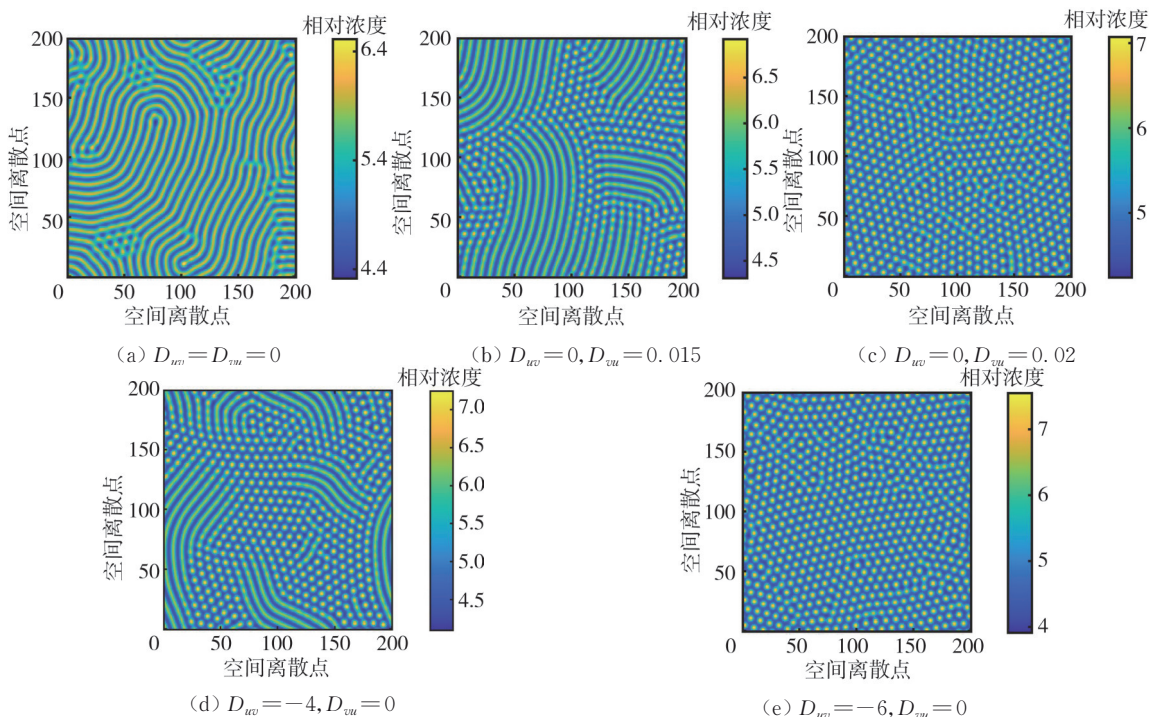


图7 交叉扩散诱导斑图蜕变

Fig. 7 Cross-diffusion induced pattern metamorphosis

接下来探讨交叉扩散系数 $D_{uv}$ 对系统(1)在平衡点 $E_*$ 处斑图结构的影响。固定 $D_{vu}=0$ ,此时系统(1)在平衡点 $E_*$ 处图灵分岔发生的临界值 $D_{uv}^T=1.9152$ 。当 $D_{uv}$ 的取值小于 $D_{uv}^T$ 时,系统(1)在平衡点 $E_*$ 处会发生图灵分岔。引入交叉扩散系数

$D_{uv}=-4$ 和 $-6$ ,对应的斑图结构分别如图7(d)和图7(e)所示,系统(1)的斑图结构分别为点条混合状结构与点状结构。

**注5** 上述仿真结果表明,当自扩散驱动的系统(1)不稳定时,交叉扩散可以保持系统(1)的

图灵不稳定性并实现图灵斑图结构的蜕变。交叉扩散系数在满足系统(1)发生图灵不稳定的条件下,离分岔阈值越远,图灵斑图中点状结构所占的比例越大。因此,可以通过调控交叉扩散的系数来实现 Gierer-Meinhardt 系统斑图结构的蜕变,改变空间模式的性质。

### 2.3 交叉扩散诱导图灵斑图的演化速度

本节探讨交叉扩散对图灵斑图演化速度的影响机理。固定系统(1)的参数  $a=0.85, b=0.01, \beta=2$ , 此时定理1成立,系统(1)的平衡点  $E_*(u_*, v_*)=(43, 4.3)$ 。

为探究交叉扩散系数  $D_{vu}$  对图灵斑图演化速度的影响,固定扩散系数  $D_u=1, D_v=8, D_{uv}=0$ 。此时,系统(1)在平衡点  $E_*$  处发生图灵分岔的临界值  $D_{vu}^T=-0.0585$ 。  $D_{vu}$  的取值大于  $D_{vu}^T$  时,系统(1)在平衡点  $E_*$  处会发生图灵不稳定,因此,取交叉扩散

系数  $D_{vu}=0, 0.02$  和  $0.03$ 。当  $D_{uv}=D_{vu}=0$  时,系统(1)仅在自扩散驱动作用下的斑图演化过程如图8所示。通过观察图8可知:时间步长  $step=2500$  时,系统(1)在平衡点  $E_*$  处的空间模式处于不规则瞬态模式,未出现清晰的斑图结构;时间步长  $step=40000$  时,系统(1)的空间模式不再发生变化,图灵斑图稳定在点状结构。引入交叉扩散系数  $D_{vu}=0.02$  和  $0.03$ , 系统(1)在平衡点  $E_*$  处的斑图演化过程分别如图9(a)和图9(b)所示。图9(a)表明:在交叉扩散系数  $D_{vu}=0.02$  的情况下,时间步长  $step=2000$  时,图灵斑图处于不规则的瞬态模式;当时间步长到达  $step=2500$  时,图灵斑图出现了清晰的点条混合状结构;时间步长  $step=40000$  时,图灵斑图稳定在点状结构。改变交叉扩散系数取值,  $D_{vu}=0.03$  时,在时间步长  $step=2000$  时已出现清晰的点条混合状结构,并且图灵斑图结构随着时间的增长最终稳定在点状结构,如图9(b)所示。

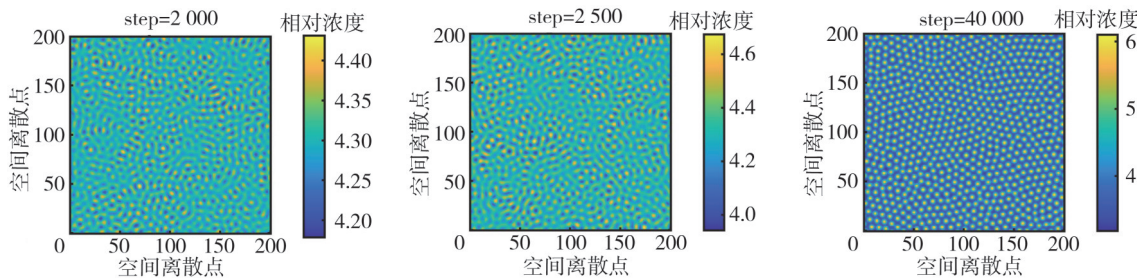
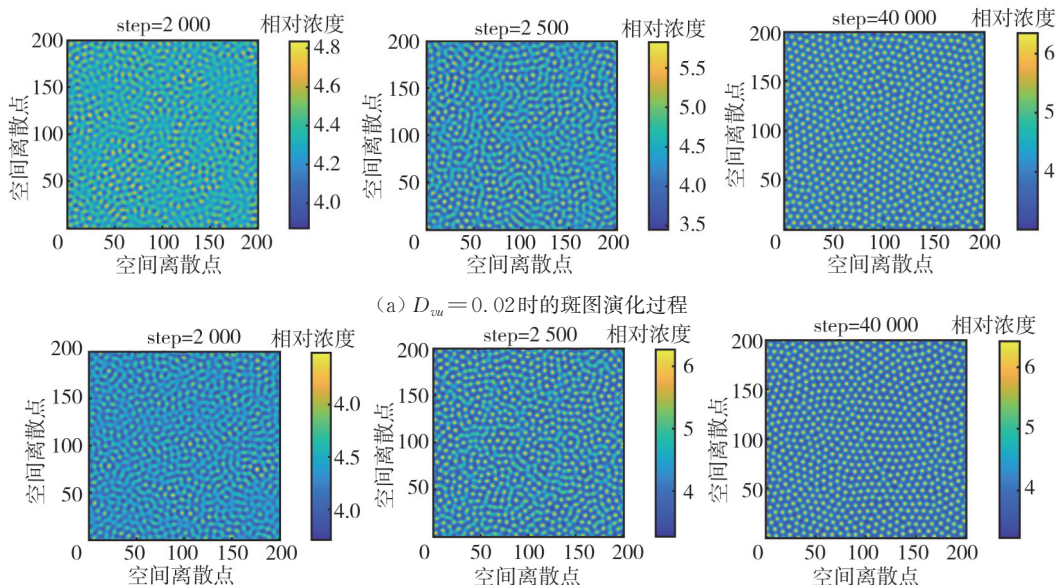


图8 自扩散驱动的斑图演化过程

Fig. 8 Self-diffusion-driven evolution of patterns



(a)  $D_{vu}=0.02$  时的斑图演化过程

(b)  $D_{vu}=0.03$  时的斑图演化过程

图9 引入  $D_{vu}$  后的斑图演化过程

Fig. 9 Patterns evolution after the introduction of  $D_{vu}$

接下来探究交叉扩散系数  $D_{uv}$  对图灵斑图演化速度的影响。固定交叉扩散系数  $D_u = 1, D_v = 8, D_{vv} = 0$ , 求得系统(1)在平衡点  $E_*$  处发生图灵分岔的临界值  $D_{uv}^T = 11.571$ 。当  $D_{uv} < D_{uv}^T$  时, 系统(1)会发生图灵不稳定。引入交叉扩散系数  $D_{uv} = -4$  和  $-8$ , 系统(1)在平衡点  $E_*$  处对应的图灵斑图演化过程如图 10 所示。当  $D_{uv} = -4$  时,

图灵斑图在时间步长  $step = 2\ 000$  时仍处于不规则的瞬态模式, 如图 10(a)所示。随着时间推移, 时间步长到达  $step = 2\ 500$  时, 图灵斑图出现了明显的点条混合状结构。当  $D_{uv} = -8$  时, 斑图的演化过程如图 10(b) 所示。与  $D_{uv} = -4$  时斑图演化过程不同, 时间步长  $step = 2\ 000$  时图灵斑图便已出现明显的点条混合状结构。

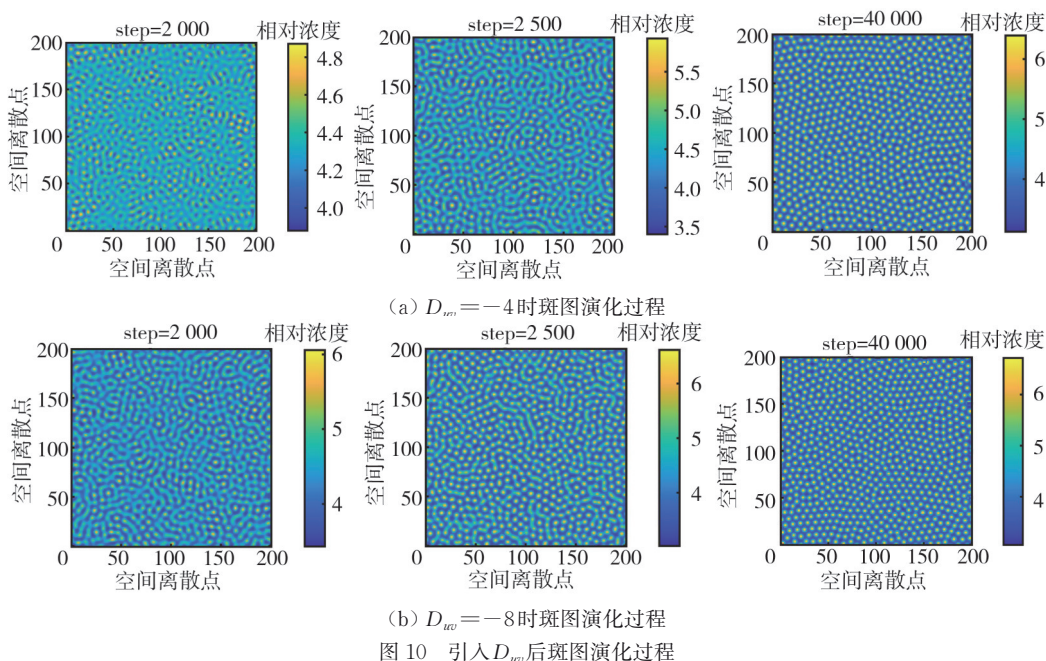


图 10 引入  $D_{uv}$  后斑图演化过程

**注 6** 上述仿真结果表明, 在自扩散驱动的系统(1)不稳定时, 交叉扩散可以在保持系统(1)图灵不稳定性的同时加快斑图的演化速度。交叉扩散对图灵斑图演化速度的影响机理为: 交叉扩散系数  $D_{vu}$  的取值越大, 斑图的演化速度越快; 交叉扩散系数  $D_{uv}$  的取值越小, 斑图的演化速度越快。这意味着通过控制交叉扩散的取值可以更快地推进空间模式的发展和演化, 为进一步在生物学中研究和应用图灵斑图提供了新的视角。

### 3 结论

基于激活剂和抑制剂的化学反应过程以及实际情况中交叉扩散的重要性, 本文建立了一个具有交叉扩散项的 Gierer-Meinhardt 反应扩散系统。首先, 对系统唯一的正平衡点进行线性稳定性分析, 得到了系统发生图灵不稳定现象的条件。然后, 选择交叉扩散系数作为图灵分岔参数, 研究了交叉扩散对系统图灵不稳定性的影响。最后, 在二维空间中对系统进行数值模拟。结果表明,

交叉扩散不仅能够驱动 Gierer-Meinhardt 系统产生图灵不稳定现象, 生成不均匀结构的图灵斑图, 而且可以诱导图灵斑图发生蜕变并改变斑图的演化速度。这些观察结果将推进读者从更广泛的角度理解 Gierer-Meinhardt 系统在生物学和化学研究中发挥的重要作用。例如, 为组织再生<sup>[26]</sup>的相关研究提供新的策略, 通过控制交叉扩散实现斑图演化的调节, 有助于更精确地操控细胞在空间上的分布和增殖, 推动生物学和化学领域的进步。

### 参考文献:

[1] 赵妍阳, 李裕, 田忠霖, 等. 湿空气环境下镁金属药柱释氢性能模拟研究[J]. 中北大学学报(自然科学版), 2023, 44(3): 292-298.  
ZHAO Yanyang, LI Yu, TIAN Zhonglin, et al. Simulation study on hydrogen release performance of magnesium drug column under humid air environment [J]. Journal of North University of China (Natural Science Edition), 2023, 44(3): 292-298. (in Chinese)

- [2] 王菲, 吕莹红, 周林华. 具 Michaelis-Menten 型收获项的双时滞捕食-食饵系统 Hopf 分支[J]. 中北大学学报(自然科学版), 2022, 43(1): 25-34.  
WANG Fei, LÜ Tanghong, ZHOU Linhua. Hopf bifurcation of two time delays predator-prey system with Michaelis-Menten harvesting term[J]. Journal of North University of China (Natural Science Edition), 2022, 43(1): 25-34. (in Chinese)
- [3] 王美艳, 薛亚奎. 受媒体报道影响的 SEIAQRS 传染病模型分析[J]. 中北大学学报(自然科学版), 2024, 45(1): 74-82.  
WANG Meiyang, XU Yakui. Analysis of SEIAQRS epidemic model effected by media coverage[J]. Journal of North University of China (Natural Science Edition), 2024, 45(1): 74-82. (in Chinese)
- [4] 宁鹏静, 靳祯, 王丽萍. 一类肺结核传播模型的动力学分析[J]. 中北大学学报(自然科学版), 2023, 44(4): 340-345.  
NING Pengjing, JIN Zhen, WANG Liping. Dynamic analyses of a kind of tuberculosis transmission model [J]. Journal of North University of China (Natural Science Edition), 2023, 44(4): 340-345. (in Chinese)
- [5] TURING A M. The chemical basis of morphogenesis [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1952, 237(641): 37-72.
- [6] GIERER A, MEINHARDT H. A Theory of biological pattern formation [J]. Kybernetik, 1972, 12(1): 30-39.
- [7] CASTETS V, DULOS E, BOISSONADE J, et al. Experimental evidence of a sustained standing Turing-type nonequilibrium chemical pattern [J]. Physical Review Letters, 1990, 64(24): 2953-2956.
- [8] WANG J, HOU X, JING Z. Stripe and spot patterns in a gierer-meinhardt activator-inhibitor model with different sources [J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2015, 25(8): 1550108.
- [9] SONG Y, YANG R, SUN G. Pattern dynamics in a gierer-meinhardt model with a saturating term [J]. Applied Mathematical Modelling, 2017, 46: 476-491.
- [10] LI Y, WANG J, HOU X. Stripe and spot patterns for the gierer-meinhardt model with saturated activator production [J]. Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2017, 449(2): 1863-1879.
- [11] LI Y, WANG J, HOU X. Stripe and spot patterns for general gierer-meinhardt model with common sources [J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2017, 27(2): 1750018.
- [12] CHEN M, WU R, CHEN L. Pattern dynamics in a diffusive gierer-meinhardt model [J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2020, 30(12): 2030035.
- [13] WANG J, LI Y, ZHONG S, et al. Analysis of bifurcation, chaos and pattern formation in a discrete time and space gierer meinhardt system [J]. Chaos, Solitons & Fractals, 2019, 118: 1-17.
- [14] YAN X P, DING Y J, ZHANG C H. Dynamics analysis in a gierer-meinhardt reaction-diffusion model with homogeneous neumann boundary condition [J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2019, 29(9): 1930025.
- [15] YANG R, SONG Y. Spatial resonance and turing-hopf bifurcations in the gierer-meinhardt model [J]. Nonlinear Analysis: Real World Applications, 2016, 31: 356-387.
- [16] LIU J, YI F, WEI J. Multiple bifurcation analysis and spatiotemporal patterns in a 1-D gierer-meinhardt model of morphogenesis [J]. International Journal of Bifurcation and Chaos, 2010, 20(4): 1007-1025.
- [17] VANAG V K, EPSTEIN I R. Cross-diffusion and pattern formation in reaction-diffusion systems [J]. Physical Chemistry Chemical Physics, 2009, 11(6): 897-912.
- [18] MADZVAMUSE A, NDAKWO H S, BARREIRA R. Cross-diffusion-driven instability for reaction-diffusion systems: Analysis and simulations [J]. Journal of Mathematical Biology, 2015, 70(4): 709-743.
- [19] LI G, YAO Y. Two-species competition model with chemotaxis: Well-posedness, stability and dynamics [J]. Nonlinearity, 2022, 35(3): 1329-1359.
- [20] LIU B, REN G. Global existence and asymptotic behavior in a three-dimensional two-species chemotaxis-stokes system with tensor-valued sensitivity [J]. Journal of the Korean Mathematical Society, 2020, 57(1): 215-247.
- [21] DAI F, LIU B. Boundedness and asymptotic behavior in a keller-segel (-Navier)-stokes system with indirect signal production [J]. Journal of Differential Equations, 2022, 314: 201-250.
- [22] BHUVANESWARI M, ESWARAMOORTHY S, SIVASANKARAN S. Cross-diffusion effects on mhd mixed convection over a stretching surface in a porous medium with chemical reaction and convective condition [J]. Engineering Transactions, 2019, 67(1): 3-19.