arXiv:2305.05007v1 [math.DS] 8 May 2023

具有异质性的空间动力学

Denis D. Patterson*[1]、Simon A. Levin[2], A. Carla Staver[3], 和 Jonathan D. Touboul[4,5]

[1] *High Meadows Environmental Institute, Princeton University, Princeton, NJ (denispatterson@princeton.edu)* [2] *Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, NJ(slevin@princeton.edu)*

[3] *Department of Ecology and Evolutionary Biology, Yale University, New Haven, CT (carla.staver@yale.edu)* [4] *Department of Mathematics, Brandeis University, Waltham MA (jtouboul@brandeis.edu)* [5] *Volen Centre for Complex Systems, Brandeis University, Waltham MA*

2023年5月10日

摘要

具有异质性的空间系统在自然界中无处不在，从控制植被生长的降水、温度和土壤梯度，到控制胚胎中基因表达的形态发生素梯度，皆是如此。这类系统通常由非线性动力系统描述，往往表现出复杂的参数依赖性并呈现分岔。穿过分岔的异质性空间扩展系统的动力学目前仍相对缺乏理解，但近期的理论研究和实验数据凸显了由此产生的复杂行为，以及这些行为与现实应用的相关性。我们通过两个强烈受应用启发的例子，探索空间异质性穿过分岔所产生的后果。这些模型系统表明，研究空间系统中由异质性诱导的行为，对于更好地理解生态转变和大脑发育中的功能组织至关重要。

Keyw词： 偏微分方程、积分-微分方程、生态学、稀树草原—森林、脑发育 t

数学主题分类： 35B32,45K05, 92D40,92B05

*通讯作者。Simon Levin 和 Denis Patterson 感谢美国国家科学基金会通过资助项目 DMS-1951358 提供支持；Simon Levin 也感谢美国陆军研究办公室通过资助项目 W911NF-18-1-0325 提供支持。Carla Staver 感谢美国国家科学基金会资助项目 DMS-1951394 提供的支持，Jonathan Touboul 感谢美国国家科学基金会资助项目 DMS-1951369 提供的支持。

1 引言

在各种空间自然系统中，非线性动力学和空间相互作用都会受到异质性的影响。这类系统已在多种情境下得到广泛研究。具有梯度、从一种主导状态过渡到另一种主导状态，并包含空间上暂时存在的双稳态区域的系统，通常会在两个区域之间呈现或多或少清晰的跃迁；这一跃迁点的位置取决于内在的非线性动力学以及空间相互作用的性质。近期，人们严格证明了在扩散趋于零的极限下，一大类竞争性反应扩散方程的双稳态系统中存在此类解 [49]；此外，许多研究者也考察了异质介质中清晰边界形成的其他方面 [11, 40, 41, 64]。具有暂态双稳态的系统只是我们所称的空间暂态分岔情景中最简单的一种。我们将其定义为空间扩展系统，其中存在异质性，且随空间变化的参数与一个或多个分岔的跨越相关。对于更一般的空间暂态分岔，其行为在很大程度上仍未明了；据我们所知，尚无研究对此进行系统探讨。然而，我们认为，理解这些动力学对于更好地描述复杂生物系统在异质环境中的行为至关重要。本文研究了两个具有代表性的特定系统：一个描述稀树草原与森林在降水梯度中竞争的生态系统，以及一个近期提出的、展现形态发生素梯度的大脑发育模型。

这里介绍的模型展现出丰富的现象学特征，契合本期特刊的主题，在应用和数学发展方面都具有巨大潜力。对于由短暂穿过双稳态状态而产生的前沿钉扎，近期已有将所谓的麦克斯韦点理论首次应用于生态学的研究 [57], ，并将其应用于存在梯度的所谓 Staver-Levin 森林—稀树草原模型 [53, 54] [63], ，以及一个类似的森林—稀树草原模型 [20]。数学生态学中也有一些经典研究，探讨物种在异质环境中的入侵、生存与共存能力 [3, 8, 7]。近期关于气候临界转变的研究 [2] 考察了一个受扩散和非单调异质强迫项影响的双稳态非空间模型，可以说最接近本文研究的机制。类似地，数学神经科学研究者探讨了输入神经场模型的形状如何在输出函数中诱发有趣的动力学 [16, 32, 31, 30]。然而，在这些情况下，动力学的复杂性是由梯度的形状所诱发的。相比之下，我们将聚焦于变化更简单且单调的异质性，并将展示，复杂动力学仅由底层非空间动力学与梯度斜率（或问题的长度尺度）之间的相互作用便可产生。此外，我们旨在强调异质性穿过底层非空间模型的不同动力学状态时，其速度（或所跨越的空间区域大小）的重要性。正如我们将说明的，这会关键性地影响新的空间图案或时空动力学的出现与否。

异质系统中的图灵斑图形成（但不包括穿越图灵不稳定性的暂态过程）也已得到广泛研究，研究表明，扩散能够使边界更加清晰 [19]。许多作者针对特定的反应-扩散模型提出了图案形成判据，其中一些参数可以在空间区域内以分段方式变化 [5, 46]。然而，我们认为，在许多应用中，梯度的平滑变化是一个关键因素（参见第 3 节）；它显著改变了刻画图案这一问题的数学处理方法，也会产生性质截然不同的解，例如斑点、条纹和迷宫状图案的融合，以及多频率图案 [17]。研究人员还针对均匀情形开展了微扰分析。例如，Benson 等人 [4]在 $\eta \downarrow 0$的极限下，对扩散系数$\mathcal{D}(x)$ $= D + \eta x^2$ 的反应-扩散系统进行了极为详尽的分岔分析，说明微小的异质性也能引发丰富多样的动力学行为。受空间局部异质性影响的图案形成反应-扩散系统中的尖峰解动力学也引起了广泛关注（参见 [61] 及

其中的参考文献）；另有研究通过考察扩散率强度的渐近区域，允许存在更一般的异质结构 [59]。然而，生物学问题（例如我们在第 3 节介绍的问题）往往表现出与空间区域本身尺度相当的空间异质性，因此，许多渐近或微扰结果在应用中的实用性相对有限。

近期，越来越多的研究开始重新审视并推广经典的图灵斑图范式，以纳入一般的空间异质性 [35, 58]。尽管相关文献主要关注扩散系数中的异质性，但近期已有多位研究者采用级数近似方法，推导反应动力学存在异质性时斑图出现的条件 [34, 37]。这些结果无疑令人鼓舞，但现有文献绝大多数仍聚焦于反应扩散系统。许多应用需要采用包含更复杂空间算子的模型，例如趋化性、非局部空间算子或平流（即使其水平极低，也可能改变斑图形成动力学 [33]），因此亟需发展新的数学工具。近期也有多位作者报告称，在斑图形成系统中引入异质性会诱发时空振荡 [12, 36]，由此为该领域带来了更多有趣的数学问题。

在第 2 节中，我们首先研究具有非局部相互作用和降雨梯度的森林—草地 Staver-Levin 模型；该梯度会日益有利于森林树木扩张，以此开启对异质性诱导动力学的探索。随后，我们转向模型的一个更详尽版本，其中包含四种功能类型；通过允许森林树木和稀树草原树木的出生率随空间变化，我们纳入降雨对各种植被类型的影响，因为这两种出生率很可能呈现最显著的空间变化，并对结果产生最强烈的影响。我们采用定性上适当的梯度，而不尝试定量估计降雨增加对模型中各功能类型生产力的影响。我们以相应非空间模型的详细分岔分析为指导，据此预测异质性可能引发的涌现行为，并展示有趣的时空动力学。通过对积分-微分方程系统进行数值分岔分析，我们发现，在相当大的扩散参数范围内，多个非齐次解之间存在多稳态；我们还发现了前沿钉扎解（连接非空间模型中的稳定解分支），以及由草地或森林占主导的非齐次解。在具有四种功能类型的空间 Staver-Levin 模型中，异质性带来了丰富得多的解。对于经验观测到的、随降雨增加而发生的稀树草原到森林的转变，我们着重指出了几种合理的转变机制。我们再次发现前沿钉扎解，其中包括一种预测草地带介导稀树草原—森林转变的前沿钉扎解；此外，还发现了多稳态，以及随扩散参数变化而发生的稳定性改变。此外，对于那些梯度与参数空间中一个大区域相交、且该区域会使非空间 Staver-Levin 模型产生稳定振荡的情形，我们观察到了周期性入侵波。有趣的是，当我们改变梯度穿过振荡区域的宽度或速度时，会看到波发生倍周期，最终出现更复杂的解，其表现似乎具有时空混沌的特征。这说明，梯度穿越不同动力学状态或分岔的速度，对最终形成的动力学至关重要。

在第 3 节中，我们讨论一种哺乳动物前脑区域化的偏微分方程模型，其中转录因子梯度在早期胚胎发育过程中调节不同神经命运之间的竞争 [17]。该模型解释了在小鼠中人为操控转录因子梯度后，通常十分清晰的相邻皮层区域之间的边界为何会出现意料之外的模式形成和错位。从数学上看，小鼠中边界形成机制的显著失效对应于梯度短暂经过参数空间中一个存在模式形成不稳定性的区域。对于一维空间区域，我们证明，数学模型所得解的结构关键取决于梯度如何穿过模式形成区域，并着重指出比较这些解时所呈现的定性差异

均匀区域上典型图案形成系统的解。

2 降雨梯度下的稀树草原—森林转变

我们将研究的第一个例子，是在降水梯度下，稀树草原与森林之间的过渡过程中，短暂经过一族周期轨道的情形。

2.1 空间延展的稀树草原—森林动态

我们将用于此研究的植被模型，以下简称 Staver-Levin（SL）模型 [54], ，描述了具有年龄结构的稀树草原树木（S 表示稀树草原树苗， T 表示成年稀树草原树木）、森林树木（F）以及草地斑块（G）之间的相互作用。草地斑块是容易发生火灾的区域，火灾会限制森林树木的扩张并延缓稀树草原树苗的成熟，但同时也是两种类型的新树木能够生长的区域。在 [47], 中，我们引入了一个空间显式随机模型，该模型考虑了这些生态物种之间的出生、死亡和相互作用规则，并证明在适当的平均场极限下，位置 x 和时间 t[1]处不同组成部分的比例满足以下非线性积分-微分方程系统：

$$\begin{aligned}
\partial_t G(x,t) &= \mu S + \nu T + \phi\left(\int_\Omega w(x-y)G(y,t)\,dy\right)F - \alpha G\int_\Omega J_F(x-y)F(y,t)\,dy \\
&\quad - \beta\, G\int_\Omega J_T(x-y)T(y,t)\,dy, && \text{(1a)}\\
\partial_t S(x,t) &= -\mu S - \omega\left(\int_\Omega w(x-y)G(y,t)\,dy\right)S - \alpha S\int_\Omega J_F(x-y)F(y,t)\,dy \\
&\quad + \beta\, G\int_\Omega J_T(x-y)T(y,t)\,dy, && \text{(1b)}\\
\partial_t T(x,t) &= -\nu T + \omega\left(\int_\Omega w(x-y)G(y,t)\,dy\right)S - \alpha T\int_\Omega J_F(x-y)F(y,t)\,dy, && \text{(1c)}\\
\partial_t F(x,t) &= \alpha(G+S+T)\int_\Omega J_F(x-y)F(y,t)\,dy - \phi\left(\int_\Omega w(x-y)G(y,t)\,dy\right)F, && \text{(1d)}
\end{aligned}$$

对于每个 $(x,\ t)\in\Omega$，对于某个 $\Omega\subset\mathbb{R}^2$。

由于方程组 (1) 描述的是概率密度的演化，因此我们有

$$G(x,t)+S(x,t)+T(x,t)+F(x,t)=1 \text{ for each } (x,t)\in\Omega\times\mathbb{R}^+. \tag{2}$$

在该模型中，常数 μ 和 ν 分别表示树苗和稀树草原树木的死亡率。函数 ϕ 和 ω 表示森林树木和树苗因火而被烧毁的速率；理论预测和经验观测表明，它们作为可燃覆盖物（此处指草地） [51]的函数，呈现明显的阈值型或 S 形曲线。为进行数值研究，我们采用以下平滑函数来近似 ϕ 和 ω的 S 形曲线：

$$\omega(G)=\omega_0+\frac{\omega_1-\omega_0}{1+e^{-(G-\theta_1)/s_1}},\quad \phi(G)=\phi_0+\frac{\phi_1-\phi_0}{1+e^{-(G-\theta_2)/s_2}}\quad \text{for } G\in[0,1]. \tag{3}$$

参数取值如下表 1 所示。

核函数 w 衡量火从已燃烧点向周围空间蔓延的能力。常数 α 和 β 表示森林树木和稀树草原树木通过

[1]也表示位置 x 处的一个地点在时间 t属于给定类型的概率。

种子传播进行入侵的强度，而这些种子的空间分布由核函数 J_F 和 J_T描述。许多人认为，对于空间植被模型而言，纳入非局部或长程相互作用最为恰当，因为种子传播通常具有长程特征，甚至呈重尾分布 [43, 55]。我们假设空间相互作用（火灾蔓延和种子传播）具有各向同性，因此所有核函数均为卷积型，模型 (1) 因而（目前）定义在均匀空间区域上。为简便起见，且在所有数值结果中，我们采用均值为零、标准差各不相同的高斯核（以反映不同空间过程的相对长度尺度）。具体而言，我们有

$$\mathcal{G}(x,\sigma) := \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-x^2/2\sigma^2}, \quad \sigma > 0, \quad x \in \Omega,$$

其中 $w(x) = \mathcal{G}(x,\ \sigma_W)$、 $J_T(x) = \mathcal{G}(x,\ \sigma_T)$ 和 $J_F(x) = \mathcal{G}(x,\ \sigma_F)$。在正文中，我们始终考虑具有反射边界条件的系统，这些条件适用于非局部算子，也适用于模型的异质性（见附录 A.2）。开放边界条件下的结果在定性上相似，补充材料中提供了采用开放边界的模拟结果以供比较。

在本研究中，我们允许 α 和 β 成为空间位置 x 的函数，以模拟现实中观测到的环境梯度所造成的异质效应，尤其是撒哈拉以南非洲和亚马逊地区显著的降雨梯度 [6, 62]。我们将忽略环境变化对模型中火灾和自然死亡过程的影响，因为我们预计这些影响对动态的作用较小。不过，我们注意到，火灾频率和强度往往会随降雨量增加而先升高后降低 [22] ，而树木死亡率则往往随降雨量增加而先降低后升高，并且会因土壤性质不同而存在显著差异 [50]。

下表 1 总结了 SL模型的参数及其生态学解释和默认数值。有关参数梯度和数值方法的更多细节，请参见附录 A.1。

表 1：SL模型参数汇总

生态学解释	表达式	默认值
森林树木出生率	$\alpha(x)$	[分段线性]
稀树草原树苗出生率	$\beta(x)$	[分段线性]
稀树草原树苗向成年树的补充率	ω	$\omega\ (G)\ = \omega_0 + \frac{\omega_1-\omega_0}{1+e^{-(G-\theta_1)/s_1}}$ $\omega_0 = 0.9,\ \ \omega_1 = 0.4$, $\theta_1 = 0.4,\ s_1 = 0.01$
森林树木死亡率	ϕ	$\phi(G)\ = \phi_0 + \frac{\phi_1-\phi_0}{1+e^{-(G-\theta_2)/s_2}}$ $\phi_0 = 0.1,\ \phi_1 = 0.9,$ $\theta_2 = 0.4,\ s_2 = 0.05$
稀树草原幼树死亡率	μ	0.1
稀树草原成年树木死亡率	ν	0.05
森林树木种子传播参数	σ_F	-
稀树草原树木种子传播参数	σ_T	-
火灾蔓延（传播）参数	σ_W	-

除了上述四种功能类型的 SL模型，文献中还研究了许多其他具有相同（或非常相似）基本相互作用规则的相关模型 [14,13, 25, 39, 51, 56, 63]。其中一个重要特例是仅包含草地和森林类型的情形，此时模型实质上简化为火与种子传播效应之间的直接竞争。在这种情况下，允许 α 随空间变化，系统 (1) 可简化为单个积分-微分

方程式

$$\partial_t G(x,t) = \phi\left(\int_\Omega w(x-y)G(y,t)\,dy\right)(1-G(x,t)) - \alpha(x)G(x,t)\left(1-\int_\Omega J_F(x-y)G(y,t)\,dy\right), \tag{4}$$

其中，归一化条件 $G(x,\ t)+F(x,\ t)=1$ 以及假设 J_F和 w是 Ω 上的概率密度函数（因此积分均为 1），使得这一简化得以实现。

2.2 异质性

在热带地区，实证数据表明，虽然在降雨量水平较低时，稀树草原景观往往占据主导地位，但在中等降雨量条件下，稀树草原占主导地位的生物群系与森林占主导地位的生物群系之间存在双稳态的证据，而当降雨量水平足够高时，森林自然倾向于占据主导地位 [52,53]。因此，任何旨在解释稀树草原—森林转变的模型，都应明确考虑由区域内降雨量水平存在显著差异而产生的空间异质性。为此，同时考虑到模型的可处理性，我们始终将一维有界空间域 $\Omega=[0,1]$ 作为研究对象，并允许森林树木出生率 α 和稀树草原树木出生率 β 均随区域内的位置而变化；具体而言，我们将二者都设定为 Ω $x\in$上的递增线性函数，使得随着x 的增加，该区域逐渐变得更加湿润（也更有利于森林生长）（参见 [54]及其中的参考文献）。直观而言，我们预期森林出生率的斜率大于稀树草原树木出生率的斜率，因为在降雨量水平较高时，森林树木最终必然会在竞争中胜过稀树草原树木。

我们主要研究异质模型在小扩散极限下的动力学，因为种子和火传播的尺度比降雨梯度显著变化的尺度小几个数量级。我们聚焦于中心高斯扩散核这一具有代表性的核类，因为它能够说明我们的主要定性结论。然而，我们的结论应适用于广泛的非负偶核，尽管对于重尾核，扩张速度会有所不同；此外，研究重尾扩散对第 2.5 节所示非平衡解的影响，无疑也很有意义。

2.3 草地—森林模型中的前沿钉扎

考虑由方程 (4) 给出的草地—森林模型，其定义在一维空间区域 $\Omega=[0,1]$ 上。若假设相互作用完全局域化，则我们的模型可化为由空间变量 x 索引的一族常微分方程：

$$\dot{G} = \phi(G)(1-G) - \alpha(x)G(1-G), \quad x\in[0,1], \tag{5}$$

因此，方程 (5) 描述了孤立景观斑块中草地覆盖比例的演化（即不存在空间相互作用的情形）。我们研究相应的空间模型 (4)，并令其服从一个降雨梯度：该梯度从区域 $x=0$ 左端点处的草地占优势状态延伸至区域 $x=1$ 最右端点处的森林占优势状态；在模型中，我们通过选择斜率为正的线性函数 $\alpha(x)$ 来体现这一点。森林树木出生率中的这种梯度反映了随着降雨逐渐增加，森林树木生产力不断提高。图 1B 展示了具有扩散参数 $\sigma=0.01$ 的空间草地—森林模型 (4) 中草地覆盖随时间的演化，其中降雨梯度按上述方式选取。图 1A 展示了图 1B 中最终的稳态解剖面（绿色虚线），并将其叠加在相应非空间模型 (5) 的分岔图上（稳定平衡态为红色，不稳定平衡态为黑色）。

在 XPP 中，使用 AUTO [15] 计算方程 (5) 在 x 的各个取值下的解及其稳定性。相应空间模型 (4) 的解则通过对积分差分方程进行有限差分空间离散化来计算，从而可以采用时间步进

方法求解；此外，还在 MATLAB 中采用不动点方法进行分岔分析。我们提醒读者，正文中展示的所有模拟均采用高斯核和反射边界条件（见附录 A.2）。不过，对于其他以零为中心的单变量核以及其他类型的边界条件，结果也非常相似，因为在我们研究的小到中等扩散情形下，边界效应很小。我们还系统地探索了初始条件空间，以发现多稳态；在若干情况下观察到了多稳态。我们进行了网格收敛性和时间步长收敛性研究，以验证计算所得解的稳定性具有稳健性。

将非空间分岔图叠加到图 1 A 中的空间解上，可以看到，空间解本质上是在非空间模型的两个稳定解分支之间进行插值，并在区域中草地占主导的部分与森林占主导的部分之间形成尖锐转变。根据图 1 A，梯度在非空间模型的第一个鞍结分岔之前便已开始，因此在空间模型中，下方解分支并不能作为整个区域内的候选解，这与我们的预期可能不同。同样，梯度延伸到了非空间模型上方鞍结分岔之外，因此上方解分支也不能作为空间解的候选解（至少在扩散较小的情况下）。这种解是全新的一类，在不存在空间相互作用和异质性时并不会出现。许多作者提出，这种机制可以解释在撒哈拉以南非洲、亚马逊地区以及其他稀树草原—森林转变同样突然而剧烈的热带地区，实地观测到的稀树草原—森林边界为何如此鲜明 [9, 20, 21, 62]。

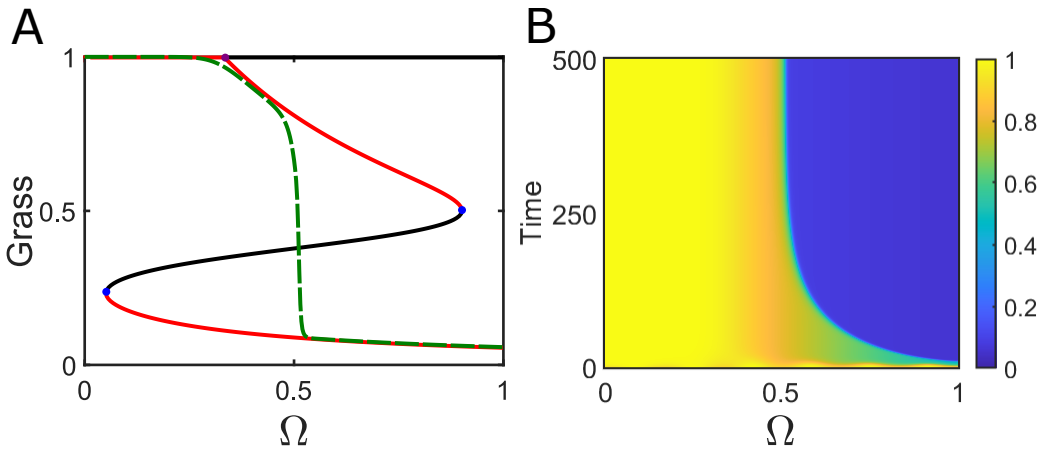

图 1：**A：** 以空间为分岔参数的 ODE 分岔图（稳定平衡解曲线为红色，不稳定平衡态为黑色），叠加了扩散为 $\sigma = 0.01$ 时 IDE 在非均质区域上的稳定稳态解（绿色虚线）。**B：** 收敛到 A 中所示稳态解的时空图；森林入侵草地的波速在达到平衡态之前缓慢趋于零。

图 1 B 中向稳态的收敛，是通过一列入侵波实现的；该波无法传播到空间区域中的某一点之外，并在解中形成一道陡峭的前沿。文献中将这一现象称为“前沿钉扎”或“范围钉扎”，并已在许多基于双稳态偏微分方程的生态模型 [9, 57, 63], 及其他应用领域 [38]中得到证实。解中前沿形成的空间区域中的位置称为麦克斯韦点，它是在异质性系统中普遍稳定的一种构型。在某些空间均匀系统中，前沿钉扎解也可能稳定 [41, 40]。从直观上看，在均匀系统中较难观察到钉扎，因为入侵波会选择某个恒定波速 c，并以此速度在均匀区域中传播。如果将系统参数设定为恰好产生 $c = 0$，那么就可能发生前沿钉扎；但这组参数在参数空间中的测度为零

因此，钉扎前沿解并不具有一般性（因而在物理上并不现实）。在我们的模型中，由于系统存在异质性，波速并非常数 $c\,(x)$；而在没有空间相互作用时，双稳态在很大的参数区域内仍然存在（见图 1），因此，预期在适当选择梯度的情况下会出现稳定的前沿钉扎解。多位作者研究了Staver-Levin模型及其他生态模型 [63, 20]的反应扩散版本中麦克斯韦点的计算。然而，这种方法在技术上似乎仅适用于以扩散为主导空间相互作用的标量系统，因此对于具有非局部相互作用的模型，该方法只能给出近似结果。此外，当非空间稳态的取值随梯度变化时（如我们的模型所示，见图 1 A），麦克斯韦点的计算也只能是近似的。通过小扩散极限下的渐近分析，研究人员已在反应扩散模型中严格证明前沿钉扎解的存在 [49]，；但据我们所知，涉及非局部算子的系统中这一问题仍未解决。

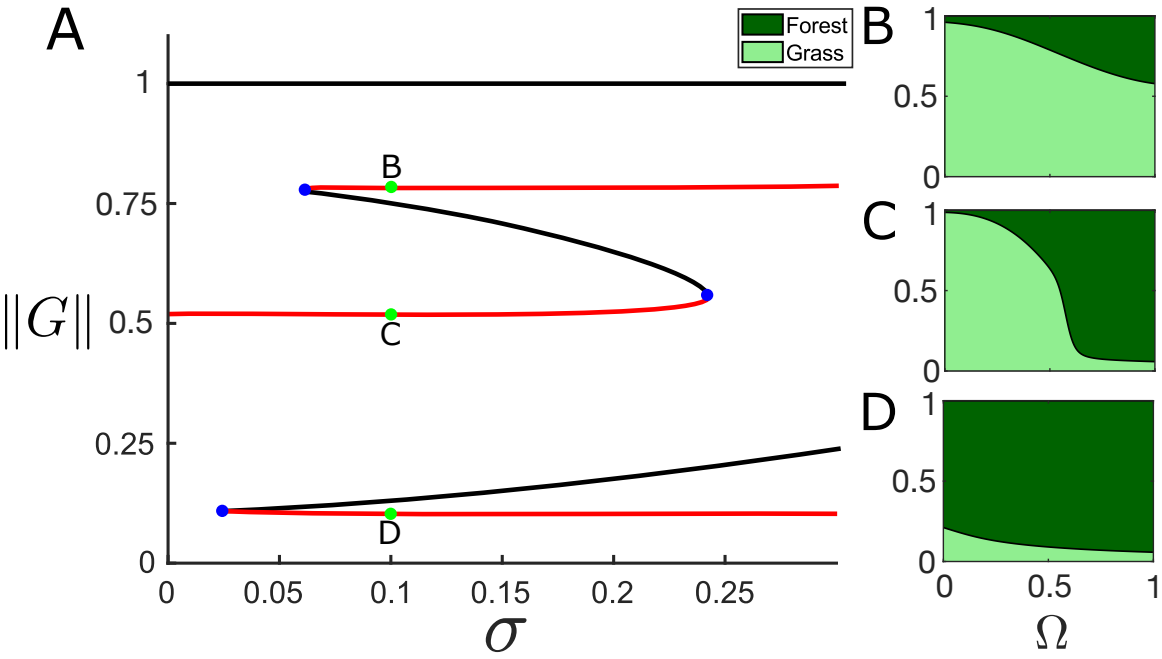

图 2：**A:** 随着扩散参数 $\sigma = \sigma_F = \sigma_W$ 变化的分岔图，其中解的草地分量的L^1 范数位于 y轴上（种子和火均采用反射边界条件和高斯核）。红线：稳定解，黑线：不稳定解，**B/C/D:** 分别为草地占优势分支、前沿钉扎分支和森林分支上的解。

这些解的存在性和稳定性取决于空间相互作用。在图 2 中，我们研究扩散参数 σ 对系统[2]中前沿钉扎和多稳态的影响。高斯火灾核和种子核的标准差 σ_W 和 σ_F 取相同的值 σ，该值作为分岔参数。我们观察到，在很大的扩散范围（或空间尺度范围）内，模型支持三个稳定解：草地主导解（图 2 B1）、森林主导解（图 2 B3），以及森林与草地之间存在陡峭过渡的前沿钉扎解（图 2 B2）。当扩散值较高时，后一种解会通过鞍结分岔消失。根据直观推断，当扩散

[2]请注意，以这种方式改变扩散参数，相当于改变空间区域的大小（扩散参数越小，对应的区域越大）。

相对于空间异质性较大时，扩散会迅速使系统趋于均匀，系统因而无法再支持这种异质解，而是趋向于更加均匀混合的解。我们还观察到，除扩散值极低的情况外，森林主导解分支始终存在且保持稳定，最终在约 $\sigma \approx 0.026$ 处通过鞍结分岔消失。低扩散率下，草地主导解会消失，转而出现混合平衡态：大多数湿润区域不可避免地由森林覆盖，而最干旱区域则为草地。全草地解（即对于所有 $x \in [0,1]$，$G(x) = 1$）在每个 σ 值下都是一个解，但始终不稳定。

2.4 四功能型森林—稀树草原模型中的前沿钉扎

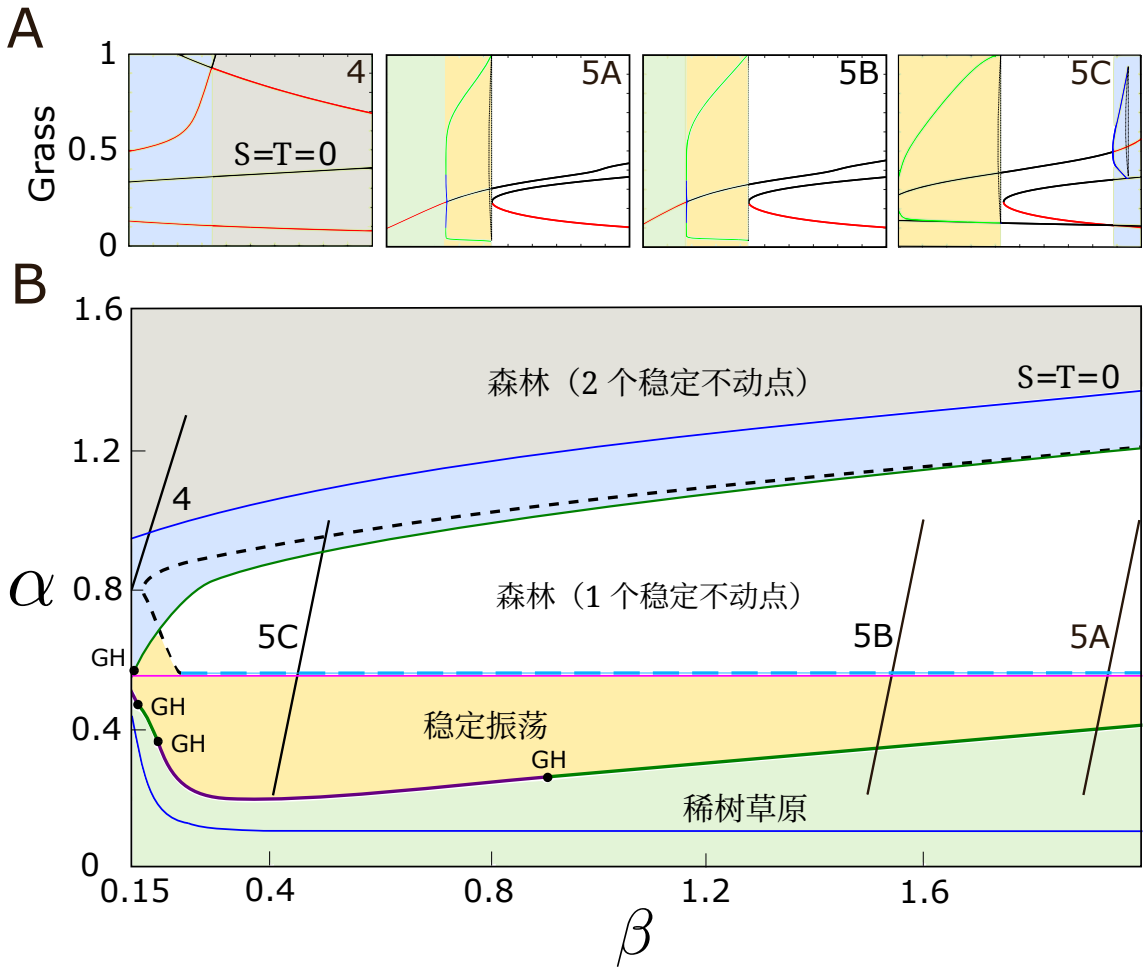

图 3：**A：**与所研究的各个降雨梯度相对应的单参数分岔图。稳定/不稳定平衡态分别以红色/黑色表示，稳定/不稳定极限环分别以绿色/蓝色表示，异宿轨道以黑色虚线表示。**B：**非空间 Staver-Levin 模型（即完全局域化的相互作用）在 α 和β 中的双参数分岔图。蓝色表示横截分岔曲线，洋红色表示鞍结曲线，紫色表示超临界 Hopf 曲线，深绿色表示亚临界 Hopf 曲线；在 Bautin（广义 Hopf，标记为 GH）点处，曲线类型发生切换。

我们通过现象学方法引入降雨梯度的影响，令 α 和 β 都随 x线性增加。这意味着，沿梯度方向移动（即在一维空间区域 $\Omega = [0,1]$中向右移动）时，两类树木的生产力都会提高。为反映高降雨量下森林树木占主导地位这一经验观察，在所有情景中， α 的斜率都将大于β 的斜率。要估算撒哈拉以南非洲降雨对这些功能类型各自的实际定量影响，是一项艰巨且尚未解决的挑战；不过，通过这种较为定性的研究方法，我们仍能深入了解复杂动力学的范围以及稀树草原—森林转变。先前的研究指出，在该模型中引入真实的降雨梯度后会出现一系列行为 [63], ，但若不参照方程（1）的非空间版本本身已有的复杂动力学，就很难解释和理解由此产生的空间动力学。图 3B 展示了 Staver-Levin 四功能类型（非空间）模型关于森林树木出生率 α 和稀树草原树木出生率 β的双参数分岔图。我们立即可以看到，在 α-β 参数空间中沿线性路径变化的降雨梯度，可能会连接空间相互作用缺失时动力学截然不同的区域，其中包括涉及全部四种功能类型的稳定极限环（更多详情见 [56] ）。图 3A 中各子图的顶行展示了 α-β 参数空间中沿不同梯度的一些单参数分岔图（仅显示解中的草地分量）；下文将讨论相应的空间动力学。

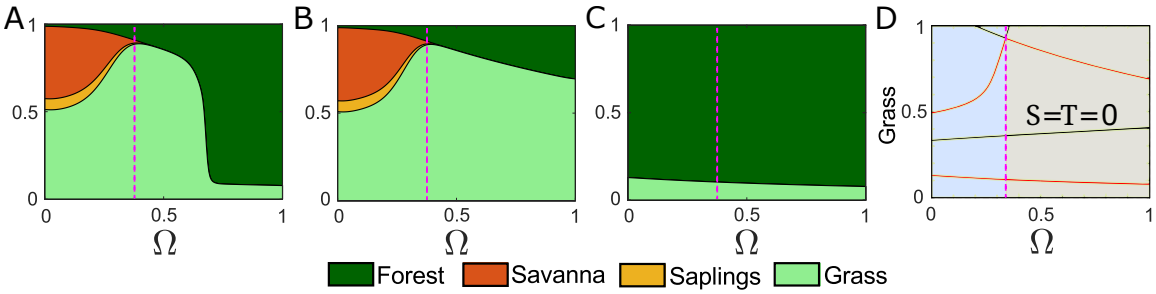

图4：**A：** 当 $x \in [0, 0.4]$时，系统处于稀树草原状态；当 $x \in [0.4, 0.7]$ 时，草地占主导地位，只有少量森林树木；在 $x = 0.7$ 附近的麦克斯韦点之后，系统转变为森林占主导地位的状态。**B：** 一种替代稳定状态：区域左侧为稀树草原，右侧以草地为主。**C：** 一种替代稳定状态：整个区域均以森林为主。所有面板的扩散参数均设为 $\sigma = 0.025$ ，边界条件为反射边界条件。**D：** 方程 (1) 的非空间分岔图，其中空间变量 x 为分岔参数。

图4展示了由方程（1）给出的稀树草原—森林模型中，在固定参数组和线性降雨梯度下的三个多稳定解（在图3的 α-β 空间中显示）；所有面板中的扩散参数均为 $\sigma = 0.025$ 。图4的面板A和B展示了一对稳定解，其中四种功能类型均存在。4 A中的解沿着非空间分岔图（图4 D）中的上稳定分支演化，直到约 $x \approx 0.7$ 处的麦克斯韦点，此后迅速转变为森林占优势（以及图4中的下稳定分支）。该解同时具有稳定的稀树草原区域和稳定的森林区域，两者被一条足够宽、能够抑制森林树木的草地带分隔；就热带地区的稀树草原—森林转变而言，这是一个新颖的预测，在现有文献中似乎尚未出现，但从经验上看，与例如毗邻刚果雨林的巴特克高原所观察到的低树木生物量和密度相一致 [44]。草地带由非空间模型中的跨临界分岔引起（以垂直粉色虚线标示）；在此之前，草地持续增加，而稀树草原树木则相应减少；如此高水平的草地超过了火的点燃阈值（至少在局部区域如此），因此使森林保持在较低水平。在跨临界点处，稀树草原失去稳定性，系统进入森林—草地子系统，并处于草地占优势的状态。图4的面板C展示了一个森林占优势的解，该解

对于所有扩散参数取值，该解都稳定。与森林-草地前沿钉扎示例一样，当扩散足够大时，前沿钉扎解最终会失去稳定性（相当于空间区域较小）；对于本示例中选取的梯度，这种情况大约发生在 $\sigma \approx 0.05$ 。在补充材料中，我们表明该示例对降雨梯度中的随机性和非线性具有稳健性（见 SM1.）。

2.5 穿越一族周期轨道的暂态过程

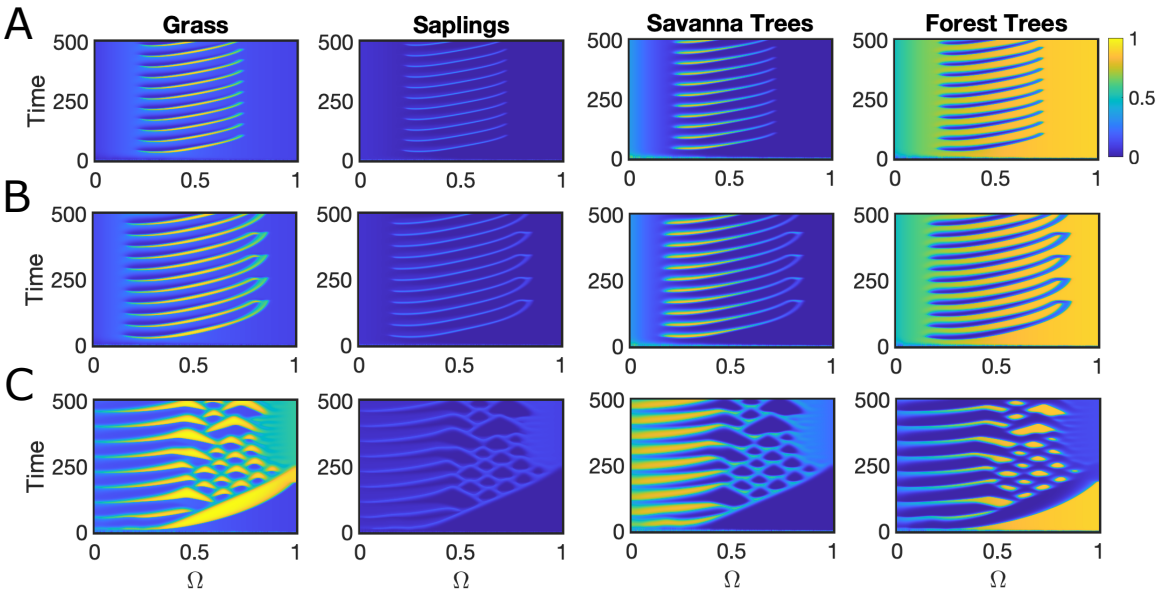

图 5：**A：**草地／火前沿推动稀树草原侵入森林的简单波（周期 1）。**B：**更复杂的入侵波（周期 2）。**C：**混沌状态下的解。

图5展示了三种不同降雨梯度下的解；这些梯度穿过图3 B所示非空间分岔图中的稳定振荡区域。图5 A中的解从区域最左端的森林 ≈ 0.5 变化至右侧的森林 ≈ 1 ，但森林的优势地位会不时受到其他功能类型入侵波的打断。这些波由草地波（携带火）触发；火烧毁森林树木，使稀树草原得以在初始波过后胜过草地。稀树草原随后会因消灭了携带火、从而抑制森林的草地，而变得容易被森林取代。这一循环以类似于非空间 Staver-Levin 模型中观察到的简单周期振荡的方式重复出现 [56]。梯度的左右端点分别将系统固定在稀树草原态和森林态，尽管“稀树草原态”中的森林树木数量异常高。图5 B所示的解是一个周期二波，似乎是由于扩大了梯度在非空间系统稳定振荡区域内经过的空间范围所致。当该区域足够大时，波到达右侧终点所需的时间足够长，以至于另一波已在区域左侧开始，最终因两波相互作用而导致倍周期。最后，在图5 C中，我们进一步扩大梯度经过的振荡区域，并观察到解呈现出复杂的准周期行为或时空混沌。图5中的解采用反射边界条件计算，但在开放边界条件下，解在定性上相似，因此所示现象对这一选择并不敏感

(参见补充材料)相应模拟的补充材料）。为了进一步研究 the

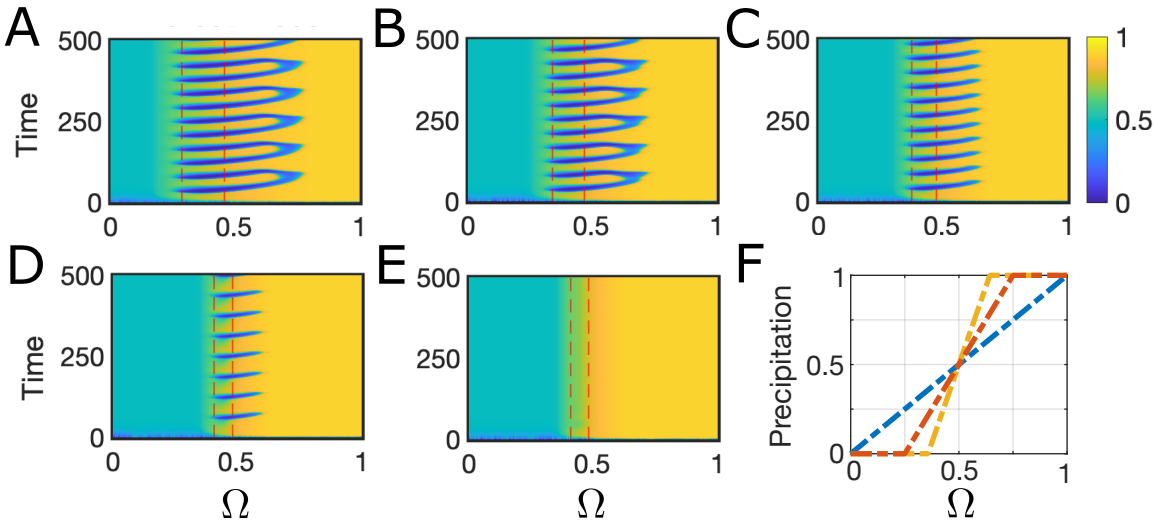

图6：**A-E：** 各解的森林组分，梯度与图5B相同，但斜率各不相同（所有情况下均为 $\sigma = 0.02$ ）。A-E各面板中的斜率分别为：A - 1.5、B - 2、C - 2.5、D - 3.4、E - 3.42。**F：** 示意其他面板中梯度斜率的变化（蓝色梯度的斜率为1，红色梯度的斜率为2，黄色梯度的斜率为3.5）。

对于上文所示的波生成现象，我们再次考察图5 B中的梯度，但这次允许梯度斜率变化，以改变空间区域中处于振荡状态的范围（斜率变化见图6 F）。图6 的 A、B 和 C 面板分别展示了斜率为 1、2 和 2.5 时解中的森林分量。随着梯度斜率增大，周期二波很快便会重新变为较简单的周期一波。图6 的 A-F 面板中左侧的红色竖直虚线表示无空间相互作用时振荡的起始点，对应于与亚临界 Hopf 曲线相关的极限环折叠起点；该曲线在图3 B中以深绿色实线标示。右侧红色竖直虚线表示振荡的终止点，对应于图3 B中以浅蓝色虚线标示的鞍点异宿连接。即使非空间模型预测的振荡区域缩小，波仍会持续传播，显著越过标示非空间异宿连接的右侧红线。图6 D 和 E 展示了斜率分别为 3.4 和 3.5 时的解；在 E 面板中，随着振荡区域最终变得过小、无法支持空间模型中的稳定振荡，振荡终于平息。这个例子说明了空间模型中穿过一族周期轨道的瞬态过程；它表明，真实系统可能经过无空间相互作用时支持振荡的状态区间，但只有当梯度足够缓慢地经过该参数空间区域时，空间延展模型中才会观察到这些振荡。显然，无论从理论还是应用角度，深入理解瞬态穿过振荡何时会在空间系统中产生周期解，以及这些周期解如何进一步分岔（如图5所示），都具有重要意义。该领域亟待解决的问题和挑战包括：确定时空振荡起始或终止的判据，并针对具有代表性的空间算子类别，刻画不同振荡状态之间的转变（例如倍周期、准周期和混沌行为）。

3 边界前沿的瞬态模式：在大脑发育中的应用

胚胎发育过程中，皮层区域的生理性形成依赖于清晰且规则的边界的精确定位；这些边界被认为受位置线索（通常是形态发生素梯度）的引导 [18, 29]。若未能在大脑特定位置形成清晰且规则边界的皮层区域，则可能与许多严重病理状况有关 [26, 48, 60]。每个区域的特征在于表达特定组合的分子标记；这些标记彼此竞争，并根据形态发生素梯度促进或抑制特定基因的表达 [45]。例如，在哺乳动物前脑中，由一群共同祖细胞分裂产生的细胞，根据其接触到以梯度方式表达的模式形成转录因子（TF）的情况，注定会发育为内侧内嗅皮层（MEC）细胞或新皮层（NC）细胞。在 [17]，中，研究表明，形态发生素梯度的变化不仅会导致简单的边界位移，还可能使边界破碎，形成规则排列的异位皮层区域图案。本文提出的一个数学模型认为，这种现象可能与缓慢通过一种斑图形成不稳定性有关；我们将在此进一步详细探讨。

3.1 脑区域化模型

Feng 等人提出的模型 [17] 主要基于以下三种由实验和生物学依据启发的机制：

(I.) 竞争： 分化为内侧内嗅皮层或新皮层神经元身份是一个竞争过程（例如，对遗传资源的竞争）。**(II.) 外部线索（异质性）**： 细胞外转录因子梯度促使脑后侧的细胞分化为内侧内嗅皮层细胞，脑前侧的细胞分化为新皮层细胞。**(III.) 聚集／差异黏附机制**： 神经元具有缓慢扩散的倾向，同时也能够优先与同类型细胞聚集（Feng 等人 [17]表明，差异黏附是细胞优先与其他同类型细胞聚集的主要驱动因素）。

由此，我们得到如下描述内侧内嗅皮层和新皮层身份标记水平在整个皮层上分布的连续数学模型：

$$\partial_t E(x,t) = E(1 - E - k_1 N) + D_E \Delta E - \chi_1 \nabla \cdot (\Phi(E)\, \nabla C_E) + \rho_E(x), \tag{6a}$$
$$\partial_t C_E(x,t) = E - C_E + D_{C_E} \Delta C_E, \tag{6b}$$
$$\partial_t N(x,t) = N(1 - N - k_2 E) + D_N \Delta N - \chi_2 \nabla \cdot (\Phi(N) \nabla C_N) + \rho_N(x), \tag{6c}$$
$$\partial_t C_N(x,t) = N - C_N + D_{C_N} \Delta C_N, \quad (x,t) \in \Omega \times \mathbb{R}^+, \tag{6d}$$

其中，物种 E 代表 MEC 细胞命运标记， N 代表 NC 细胞命运标记， ∇表示梯度算子， $\nabla\cdot$ 表示散度算子， Δ 表示扩散算子。 E 与 N 之间的竞争由经典的 Lotka–Volterra 竞争反应动力学体现；我们选择 $k_1 = k_2 = 2$ 处于双稳态区域，以反映忽略空间相互作用时 MEC 和 NC 前体细胞共有的谱系。外部信号促进各基因的表达：在位置 x 处， E 以速率 $\rho_E(x)$受到促进（COUP-TFI效应及其他促进 MEC 命运的信号）；在位置 x处， N 以速率 $\rho_N(x)$受到促进（促进 NC 命运的 TF 效应）。我们通过两种监测物种 C_E 和 C_N来描述细胞聚集，它们分别由表达 E 或 N 标记的细胞生成，并会发生降解和扩散。 C_E 和 C_N分别吸引 E 和 N 细胞，其中 χ_1 和 χ_2 表示聚集力的强度。

考虑到我们的预期应用，对 $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ 始终采用无通量边界条件来考虑方程 (6) 是合理的，其中 $n \leq 3$。需要强调的是，我们的模型本质上是现象学的，并未旨在对涉及的物理和细胞过程作出详尽的生物物理描述，而是力求通过一个简约且易于解释的模型，对这些过程的影响进行定性刻画。

模型（6）遵循 Keller-Segel 趋化系统的经典框架，其中细胞聚集受到高细胞密度下饱和效应的限制，该框架由 $\Phi : \mathbb{R} \mapsto \mathbb{R}$ [24, 27, 28] 提出。从数学角度来看，这使模型更加稳定，并避免了解出现有限时爆破的潜在可能性，而这在其他 Keller-Segel 类模型中经常发生（参见 [23]）。我们采用 Ricker 型饱和函数，即 $\Phi(z) = \alpha z e^{-\alpha z}$ with $\alpha > 0$，但其他适用于描述饱和效应的函数选择也会产生与下文及 Feng 等人 [17] 所示结果在定性上相似的结果。

表 2 总结了脑模式形成模型中的参数、其生物学解释及默认值。

表 2：大脑区域化模型的参数汇总

生物学解释	表达式	默认值
内嗅皮层标记物水平	E	[动态]
内嗅皮层监测物浓度	C_E	[动态]
新皮层标记物水平	N	[动态]
新皮层监测浓度	C_N	[动态]
COUP-TFI效应	$\rho_E\ (x)$	[分段线性]
促进新皮层形成的模式化转录因子效应	$\rho_N\ (x)$	[分段线性]
内嗅皮层竞争	k_1	2
新皮层竞争	k_2	2
聚集饱和参数	α	1.2
内嗅皮层黏附强度	χ_1	1.5
新皮层黏附强度	χ_2	1.5
内嗅细胞扩散	D_E	0.2
内嗅监测扩散	D_{C_E}	0.2
新皮层细胞扩散	D_N	0.2
新皮层监测扩散	D_{C_N}	0.2

3.2 通过图案形成失稳的瞬态通行

本文的首要目标是阐明模型 (6) 解释 Feng 等人关于异位内侧内嗅皮层（MEC）的实验观察结果的数学机制 [17] ，因此我们建议感兴趣的读者参阅该论文以了解更多生物学细节。事实上，经过适当选择转录因子梯度（即 $\rho_E(x)$ 和 $\rho_N(x)$），系统 (6) 在定性上与 Feng 等人的实验 [17]观察到的所有脑部模式形成表型相符。我们对模型 (6) 唯一的修改是将 χ_1 和 χ_2 设为常数。事实证明，这些系数也会在一定程度上受到 COUP-TFI 的影响，而 COUP-TFI 的这一双重作用正是体内观察到的复杂边界破碎现象的核心；不过，从数学角度来看，要解释此处关注的动力学，并不需要考虑这一点。

首先，考虑定义在均匀区域上的系统 (6)，即 $\rho_E(x) \equiv \rho_E \in \mathbb{R}^+$ and$\rho_N(x) \equiv \rho_N \in \mathbb{R}^+$。满足 (6) 的均匀解 ($\bar{E}, \bar{C}_E \bar{N}, \bar{C}_N$) 遵循以下系统的

非线性方程：

$$0 = \bar{E}(1 - \bar{E} - 2\bar{N}) + \rho_E, \tag{7a}$$
$$0 = \bar{N}(1 - \bar{N} - 2\bar{E}) + \rho_N, \tag{7b}$$

– – – –与 $C_E = E$ 和 $N = C_N$。根据 ρ_E 和 ρ_N的取值，系统 (7) 有一个到三个解。在不存在空间相互作用的情况下，图7 A 和 B 面板展示了这些平衡态的稳定性随 ρ_E 和 ρ_N 变化的情况。图7 A 展示了均匀解的稳定性随 ρ_E 变化的情况，其中 $\rho_N = 0.1$ ，并显示存在一个双稳态区域（浅蓝色），其中两个稳定的均匀解由一个不稳定平衡态分隔。图7 B 中，我们允许 ρ_E 和 ρ_N 均发生变化，并观察到，A 面板中的两条鞍结分岔在 ρ_E-ρ_N 空间的 (0.25,0.25) 处汇合，形成一个余维二尖点分岔。在这些鞍结曲线之间存在一个显著的双稳态区域（浅蓝色）；而在该区域之外，只有一个解：直线 $\rho_E = \rho_N$ 上方由 N 主导，下方由 E 主导。

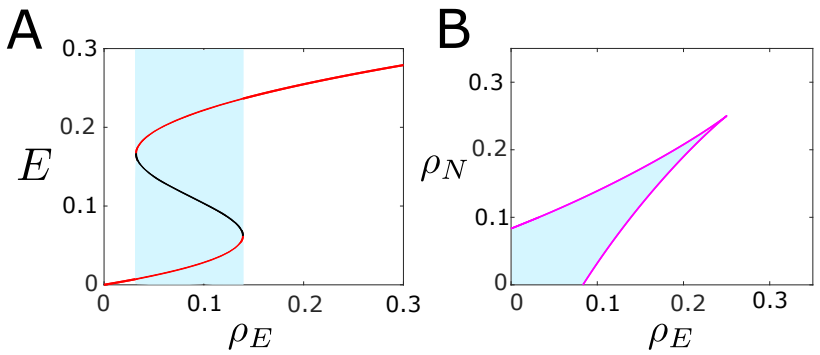

图7：**A:** 不含空间相互作用、参数为 $\rho_N = 0.1$ 时方程 (6) 的解的一参数分岔图。**B:**不含空间相互作用时方程 (6) 的双参数分岔图。洋红色线表示鞍结曲线，它们在尖点分岔处相交。

现在转向完整空间模型，我们可以在上述讨论的均匀平衡态附近进行线性化，经典线性稳定性分析表明，在一系列扩散系数和趋化强度参数取值范围内会出现图案形成不稳定性（详情见 Feng 等人的补充信息 [17] ）。图8 D 通过热图展示了潜在的不稳定区域：热图给出了在每个均匀平衡态附近线性化算子的主特征值最大值，这些平衡态在不存在空间相互作用时是稳定的；该红色区域通常称为图灵空间 [42]。对方程 (6) 的解进行数值模拟，证实了图8 D 红色区域内存在图案，并揭示了这些图案的性质和多样性（在该系统的二维区域中观察到了斑点、斑点与条纹混合图案以及迷宫状图案）。

上述分析对于 ρ_E 和 ρ_N 等于某些固定常数值时是有效的，但在生物学上，它们在整个{cortex}中都会变化。在我们的理想化模型中，我们假设 ρ_E 仅促进 E ，而 ρ_N促进 N。此外， E 应在空间区域的一侧占主导地位，而 N 则在另一侧占主导地位。因此，合理的梯度选择必须从直线 $\rho_E = \rho_N$ （表示完全平衡的{competition}）之上开始，并在其下方结束。图8 D中的黑色实线展示了这样一种选择：它给出了一个从点 $P1$ 变化到点 $P2$ 的{linear gradient}，并穿过红色的{instability region}。然而，正如第2节讨论{spatio-temporal oscillations}时前面所暗示的，就所产生的{spatial dynamics}而言，关键问题是：该梯度穿过图案形成区域的速度有多快？在图8 E中，我们展示了如何改变梯度的{ slope }，或者换句话说，改变区域 R_2 的长度，以调节梯度在图案形成状态下持续的时间

相对于均匀区域问题而言，梯度处于图案形成状态的时间。图8的A、B和C三个面板展示了在一维空间区域 $\Omega = [0, 40]$ 上使用图8 D中的分段{linear gradient}所得的模型（6）的三个解；每种情况下，区域 R_2 的边界均以红色竖线标出。在图8 A中，我们没有观察到标准的图案形成，而是看到了一类前沿钉扎解，类似于先前针对SL模型讨论的解（见第2节）。在面板B中，我们看到该解形成了几个小振幅尖峰，其行为更接近标准的图案形成；而在面板C中，该解现在支持多个尖峰，并且类似于子区域 R_2中图案形成系统的预期解。

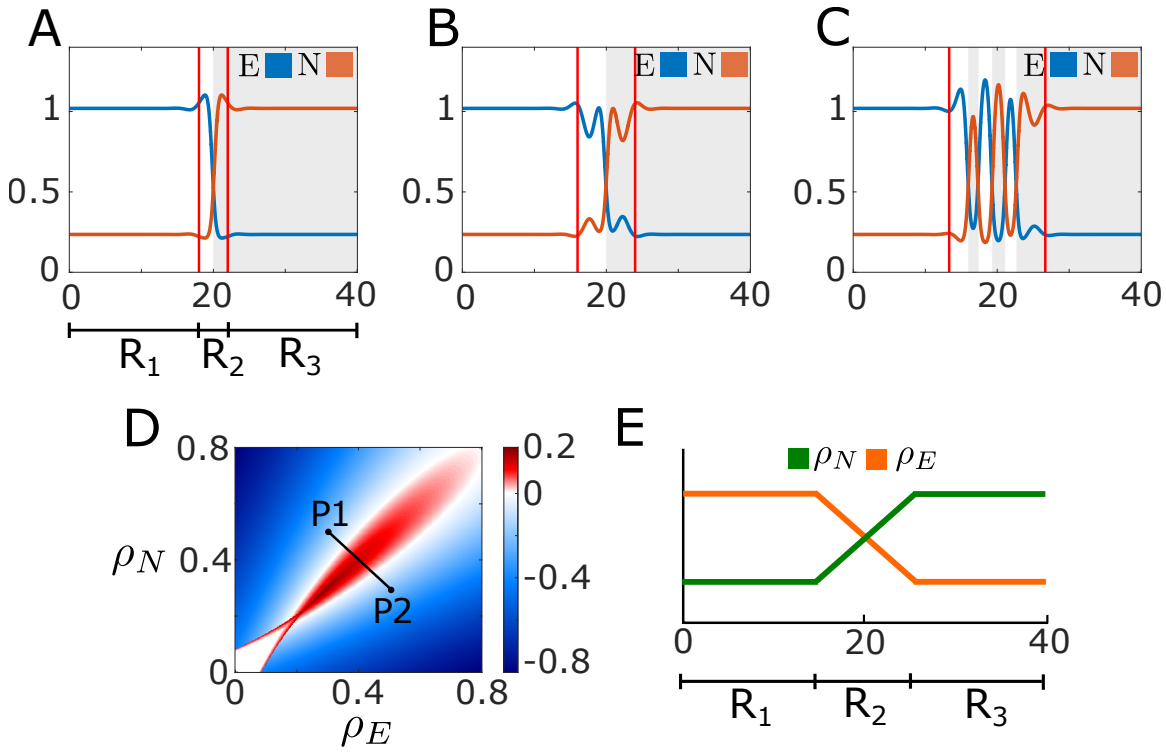

图8：**A-C：**在红色竖线标记的区域内，采用线性形态发生素梯度进行的模型模拟；在红色标记区域之外，将形态发生素水平固定为梯度端点处的常数。所有解均显示于时间 $t = 200$。**D：**对所有在无空间相互作用时稳定的均匀平衡态进行线性化，所得最大主特征值的热图（扩散系数均为0.2和 $\chi_1 = \chi_2 = 1.5$）。**E：**示意图：展示我们如何在一维空间区域$\Omega = [0, 40]$内，改变 ρ_E-ρ_N空间中的梯度。

值得注意的是，图 8 F中的尖峰并不具有单一的波长或频率。当我们穿过不稳定区域时，似乎会出现多个波长；这不同于具有单一主导波长的标准图灵斑图，并且类似于 [17] 中报告的模型和实验，其中似乎混合出现了斑点、条纹和迷宫状斑图，与体内观察到的现象完全一致。显然， R_2 的宽度会显著影响系统形成图案的能力以及这些图案的性质。此外，相对于 R_2 ，系统在均匀区域上所支持图案的波长似乎对于决定图案能否“适配”进潜在的斑图形成区域至关重要。

据我们所知，上述受生物学启发的动力学过程，我们称之为“短暂通过图案形成失稳”，并不符合任何现有的、用于判定图灵型模式出现条件的理论框架，甚至也不符合那些旨在纳入

异质性的框架（例如 [34, 37, 58]）。此外，进一步刻画这些图案的性质显然很有意义，以了解是否可能出现不同的定性图案（对于二维或三维区域），因为它们对生物学中的应用可能具有不同的意义。因此，这一应用实例有力地推动了数学工具的持续发展，以研究存在空间异质性时的图案形成，尤其是非反应扩散系统以及幅度较大且连续变化的异质性。

4 结论与讨论

尽管自然界中的异质域普遍存在图案形成现象，但有关图案形成的大量理论文献至今仍未发展出相应工具，以处理一般情况下穿越不稳定性的瞬态过程。本文介绍的两个受生物学启发的例子，均不符合任何已有框架所设定的图灵型图案出现判据，甚至也不符合那些旨在纳入异质性的框架。我们希望，通过强调这些例子，能够推动新的数学理论发展，从而更好地理解各个案例中的潜在动力学。

现有研究在将异质性纳入图案形成系统方面取得了长足进展，既刻画了齐次系统的小幅异质扰动 [4] ，也研究了具有可显式求得稳态的异质系统中的分岔。此外，神经科学文献中已有大量研究将更复杂的异质性作为输入引入神经场方程 [16, 32, 31, 30], ；理论生态学领域近期也有研究指出，非单调梯度能够在双稳态系统中产生复杂动力学 [2]。与此不同，我们关注的是空间异质系统的解的性质，并探讨这些性质与底层齐次（通常为非空间）系统中的分岔行为之间的关系。换言之，我们关注的机制是具有多稳态行为的空间模型，其中空间梯度（异质性）连接着底层动力学行为各异的区域。因此，动力学的复杂性源于（单调）梯度连接动力学行为不同区域的速率。例如，第2.3节介绍的双物种森林—草地SL模型这一广为研究的范例，其空间区域基本上可分为三部分：草地状态稳定的区域、森林与草地双稳态的区域，以及森林稳定的区域。类似地，在大脑区域化模型中，空间梯度从内嗅命运占主导的区域延伸至新皮层命运占主导的区域。然而，在此模型中，当我们将黏附强度提高到足够程度、引入第三个不同区域，并使该区域出现图案形成时，便会产生复杂动力学；我们将这一现象称为穿越图案形成失稳的瞬态过程。

从数学角度看，我们预计某些渐近区域适合进行分析。尤其是，我们预计，在相互作用高度局域的情形下（例如扩散趋于零），远离分岔处且处于具有唯一均匀稳定吸引子的空间区域时，系统将与非空间动力学非常接近；而在分岔处或多稳态区域内，不同图案之间则会快速转换。该领域现有的数学研究主要关注可能包含双稳态的竞争模型，直到最近才推导出渐近区域中的定性性质 [49]。实际上，这些情形只是异质域中以及经由分岔实现图案形成这一一般问题中最简单的一类。我们预计，微扰分析、几何（奇异）摄动理论 [1], ，或如 [49] 中所用的解的参数化变换等工具，可以用于推导黏性解，并对这些区域进行严格刻画。扩散固定但环境随空间变化极其缓慢的区域可能也有类似性质；通过适当的变量变换，这些区域有时会与空间相互作用高度局域的区域完全一致。另一类可能适合分析的渐近区域，是异质性呈 S 形梯度的系统在梯度极其陡峭时的情形。在这些区域中，我们预计会观察到其收敛至

具有斑块异质性（赫维赛德阶跃函数）的系统的解，在最左侧与最右侧区域之间仅有一次转换，且瞬态模式不会产生影响，如图 6E 和 8A 所示，并已在 [34, 46] 中研究。对于所有这些问题，具有多个空间均匀解（且空间中可能存在瞬态平衡态）的系统将构成首批待分析的模型。

具有空间瞬态振荡或图案的系统将呈现更丰富的现象学特征。对于具有空间瞬态图灵型模式的系统，我们预计，在转变过程中图案的形成不仅受扩散性质影响，也受图案本身的内在性质影响（例如其长度尺度或相关的不稳定模态）。事实上，与瞬态空间均匀状态相比，我们预计转变过程中图案的形成还取决于不稳定区域内能否“容纳”多个图案；也可能会出现尚未充分显现的图案，如图8 A所示。在多维空间中，图案的性质及其沿梯度逐步变化的形态也会显现出来；这一点已体现在对 [17]中模型进行数值模拟所观察到的图案以及相应的实验结果中。对于具有空间瞬态振荡的系统，转变时是否存在振荡固然是一个问题，但与所产生的波、其规律性及其分岔相关的问题，也会强烈影响解的定性行为。对于非局部空间模型（例如本文研究的SL模型），这一情形下取得理论成果的前景似乎不太乐观；不过，这种现象很可能适合通过具有简单耦合结构的约化形式相位模型进行研究。此外，尽管本文提出的与SL模型波状解相关的理论预测不易检验，但类似机制可以在规模较小的实验系统（如化学振荡器 [10]）中进行检验。

A Staver-Levin模型

A.1 参数与数值计算

本文中所有图表的生成代码均托管在 GitHub 上，网址为 github.com/patterd2/SL model rainfall gradient。

本文中用于 α 和 β 的参数梯度均为线性，即

$$\alpha(x) = \alpha_c + \alpha_s x, \quad \beta(x) = \beta_c + \beta_s x, \quad x \in \Omega = [0, 1]. \tag{8}$$

参数	α_c	α_s	β_c	β_s
图 1 和图 2	0.5	1.25	N/A	N/A
图4	0.8	0.5	0.15	0.1
图5A	0.2	0.8	1.9	0.1
图5B和图6	0.2	0.8	1.5	0.1
图5C	0.2	0.8	0.4	0.1

表3：正文中各图所用梯度的参数值。

在正文的图6中，我们按以下方式调整沿降雨梯度移动的速度。我们选择：

$$\alpha(x) = \alpha_c + \alpha_s P(x), \quad \beta(x) = \beta_c + \beta_s P(x), \quad x \in \Omega = [0, 1]. \tag{9}$$

其中，对于斜率参数 $P_s \geq 1$，我们定义

$$P(x) = \begin{cases} 0, & x \in [0,\, (1-1/P_s)/2)\,, \\ P_s\,(x-0.5), & x \in ((1-1/P_s)/2,\, (1+1/P_s)/2)\,, \\ 1, & x \in ((1+1/P_s)/2,\, 1]\,. \end{cases}$$

我们在正文中将 P_s 称为“斜率参数”。图6 A所示的解对应于$P_s = 1.5$，B面板对应于 $P_s = 2$，C面板对应于 $P_s = 2.5$，D面板对应于 $P_s = 3.4$ ，E面板则对应于$P_s = 3.42$。

我们通过先采用显式欧拉格式离散时间，得到以下空间双物种 SL 模型（由方程 (4) 给出）的近似数值解

$$\begin{aligned} G(x,n+1) = G(x,n) + h\Bigg\{ (1-G(x,n))\;\phi\left(\int_{\mathbb{R}} w(x-y)\,G(y,n)\,dy\right) \\ -G(x,n)\;\left(1-\int_{\mathbb{R}} J_F(x-y)\,G(y,n)\,dy\right)\Bigg\}, \quad h>0, \quad (x,n)\in[0,1]\times\mathbb{Z}^+. \end{aligned} \tag{10}$$

随后，我们使用一维梯形法则对 (10) 中的积分进行离散，并在等间距网格 $\{0, \Delta, 2\Delta, \ldots, 5\}$ 上近似求解，其中 $\Delta > 0$。在实践中，我们发现，步长为$h < 0.1$ 且采用 200 个空间网格点，足以确保该格式的数值稳定性并保持定性动力学一致；随着我们减小时间步长并增加网格点数量，该格式仍保持稳定。正文中展示的解采用 400 个网格点。四物种 SL 模型也采用了类似的离散化方法。

A.2 非局部算子的边界条件

为明确起见，考虑由下式给出的（不适定）非局部算子

$$\mathcal{K}[u](x,t) = \int_{\mathbb{R}} J(x-y)u(y,t)\,dy, \quad t\in\mathbb{R}^+, \tag{11}$$

其中，函数 u 定义在 $[0,L]\times\mathbb{R}^+$上。从应用的角度看， $\mathcal{K}[u](x,t)$ 的值表示种子传播（或火灾信号）对 $u(x,t)$ 的累积影响，即在时间 t、位置 x 处存在的植被。该公式中被积函数 $J(x-y)u(y,t)$ 的值表示来自位置 $y\in\mathbb{R}$ 处植被的扩散（种子传播或火灾传播）。然而，对于数值模拟，解仅定义在有限区域上，即 $u(y,t)$ 仅对每个 $t\in\mathbb{R}^+$ 的 $y\in[0,L]$ 有定义。因此，我们必须思考：应选择什么样的边界条件，才能将 u 从定义在 $[0,L]$ 上的函数扩展为定义在 $\mathbb{R}$ 上的函数，同时符合当前生态应用的特性?

周期边界条件： 与 (1) 结构相似的非局部算子广泛存在于神经科学文献中的所谓神经质量或神经场模型中，并且几乎总是采用周期边界条件。采用周期边界条件时，对 u 进行标准的周期延拓，得到

$$\tilde{u}(x,t) = u(x \bmod L, t), \quad x\in\mathbb{R}.$$

对于空间均匀的问题，通常倾向于采用这类边界条件，因为此类问题中预计边界效应不会对动力学产生显著影响。虽然我们预计边界效应在我们的问题中不会很显著，但对于我们想要研究的非均质介质问题，周期边界并不合适；它还会使异质性本身呈现空间周期性，从而可能造成显著且不理想的边界效应（例如，高降雨量区域的森林通过边界侵入低降雨量区域的稀树草原，参见图 9）。

开放边界条件：最符合直觉的做法是以现实世界为参考，假设在 0 处离开域边界的种子（分别为火灾传播）

以及 L 会直接从系统中移除，即边界是“开放的”。此外，不会有种子或火灾从外部传入区域。我们将其称为开放边界条件，这意味着我们将 u 的定义扩展如下：

$$\tilde{u}(x,t) = \begin{cases} u(x,t), & x \in [0,L], \\ 0, & x \notin [0,L]. \end{cases}$$

这种边界条件的优点是，对种子传播和火灾传播而言都符合物理现实，但会在解中引入明显的边界效应。如果相对于区域而言，扩散核足够局域化，这些边界效应就不会定性地影响哪些稳定解会被选中。对于足够长距离的传播，在这种边界条件下，边界效应可能会影响解的稳定性，但这与我们在应用中考虑的长度尺度无关。

反射边界条件：这是解的一种特殊周期延拓，我们在一些数值研究中采用这种方式，因为它能最大限度地减小偶（对称）核的边界效应。首先通过反射，将 u 从定义在 $[0,L]$ 上的函数延拓到 $[-L,L]$：

$$u_R(x,t) = \begin{cases} u(x,t), & x \in [0,L], \\ u(-x,t), & x \in [-L,0]. \end{cases}$$

现在令 $\tilde{u}$ 为 u_R 的标准 $2L$ 周期延拓（如上文所定义），使得 $\tilde{u}$ 在整个 $\mathbb{R}$上都有定义。这种延拓中引入的反射对称性，加上对偶核的选择，确保当扩散趋于零时，IDE 系统 (1) 的解能够近似底层非空间模型的解。在降雨梯度模型的背景下（见图 9），这种选择还具有将“较湿润”区域与“较湿润”区域相邻排列的优点，因此我们选择在正文中使用此边界条件展示解。

A.3 SL模型中的非单调梯度与稳健性

图10展示了与正文图4设置相对应的模拟，但采用了非单调降雨梯度，以强调这一示例中观察到的多稳态具有稳健性。除了默认的线性梯度外，我们还展示了两种定性上相似的解：一种是线性梯度的（随机）噪声版本（B行），另一种是起点和终点相同的非线性梯度（C行）。这些模拟采用了反射边界条件。

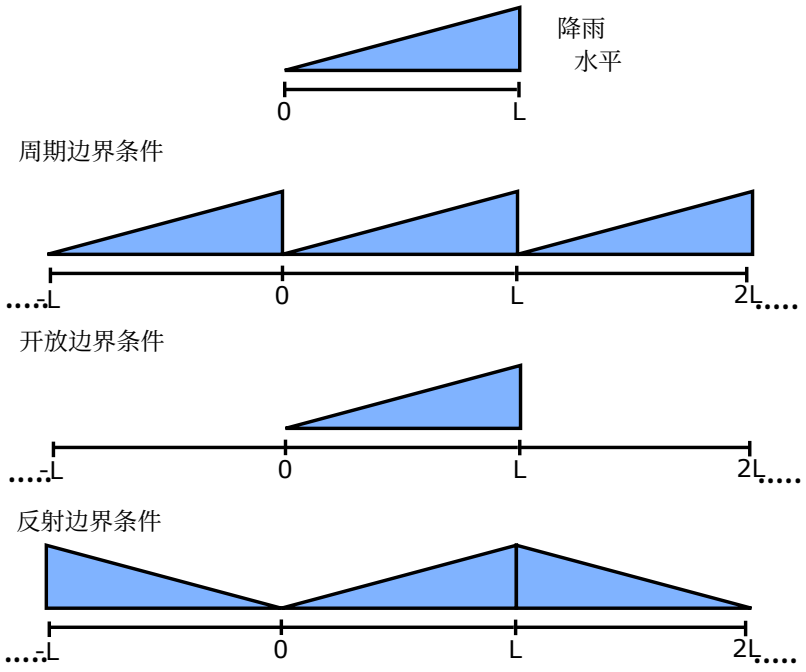

图 9：比较不同边界条件对降雨梯度模型中非均质介质结构的实际影响。

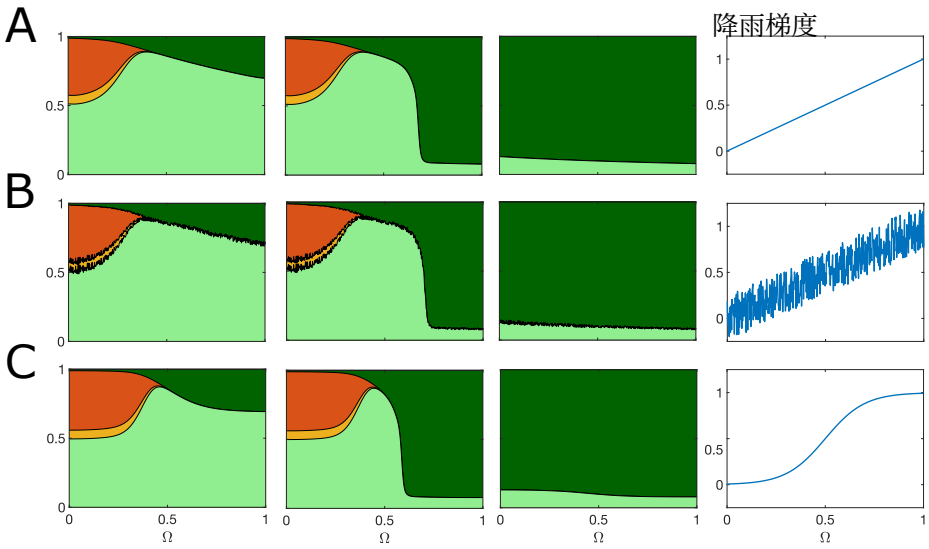

图10：A 行显示图4中的解以及相应的线性降雨梯度。B 行显示相同参数下的解，但降雨梯度中加入了噪声。C 行显示类似参数范围下的解，但降雨梯度为非线性且仍然单调，并且在 α-β 空间中的起点和终点与之前相同。

B 不同边界条件下 SL模型的波状解

下方的图11进一步展示了正文图6中观察到的潜在混沌解。具体而言，解分量的空间平均值没有呈现周期性，即使在非常长的时间区间内也是如此。

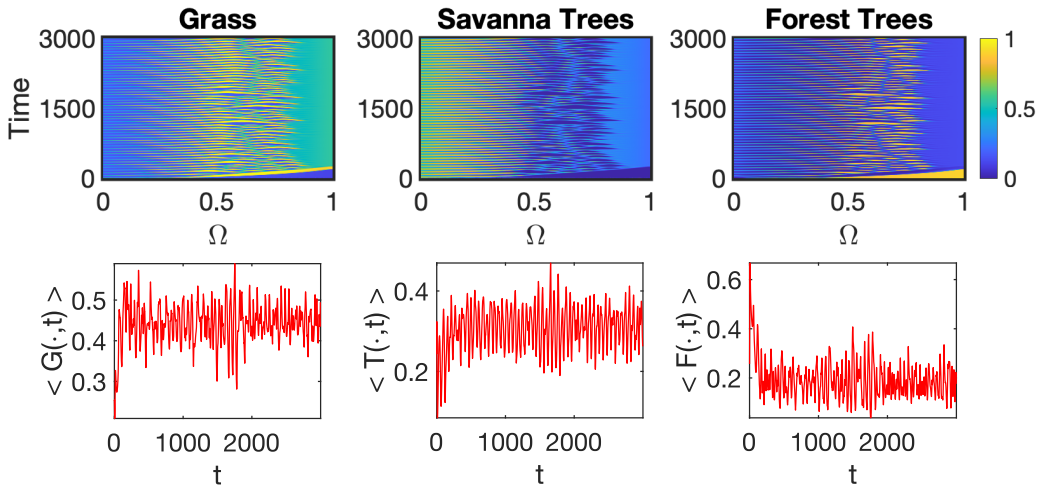

图11：第1行展示了图6C中的解在更长时间范围内的变化。第2行展示了解分量的空间平均值随时间的变化（省略树苗分量）。

图12中的模拟采用了与图6相同的参数，但此处使用的是“开放”边界条件，而非正文中使用的反射边界条件。这些结果表明，图6所示的复杂动力学并不取决于边界条件的选择，但在第三个解的右侧边界处可以观察到一些轻微的边界效应。

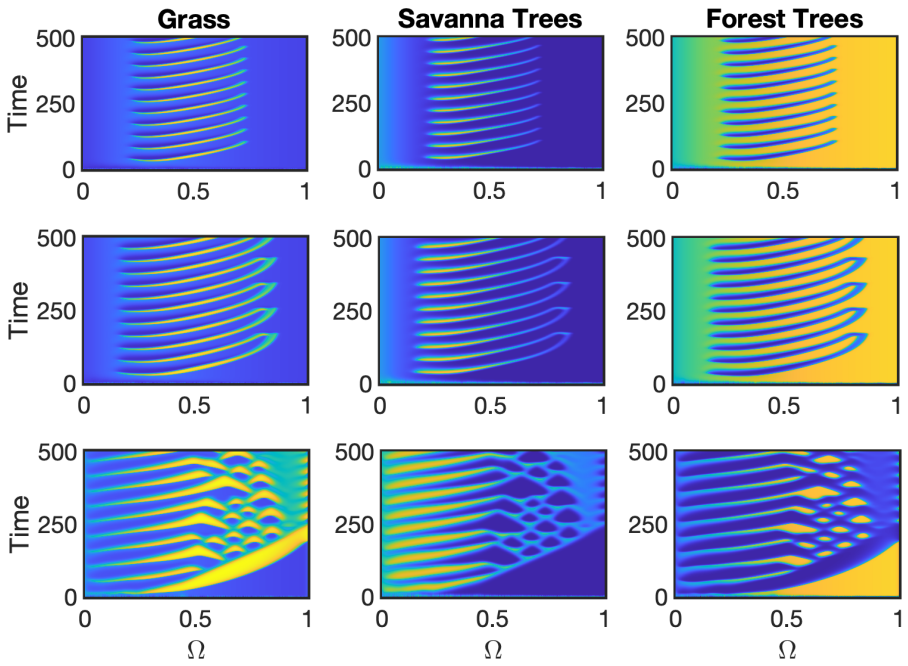

图12: 与图6所示解相对应的“开放”边界条件 n.

图13展示了更广泛的梯度范围，这些梯度与 α-β空间中的稳定振荡区域相交。我们将参数 β_c 从0.2（顶部的解）变到2（底部的解），并观察到系统从混沌动力学逐渐过渡到越来越规则的波。

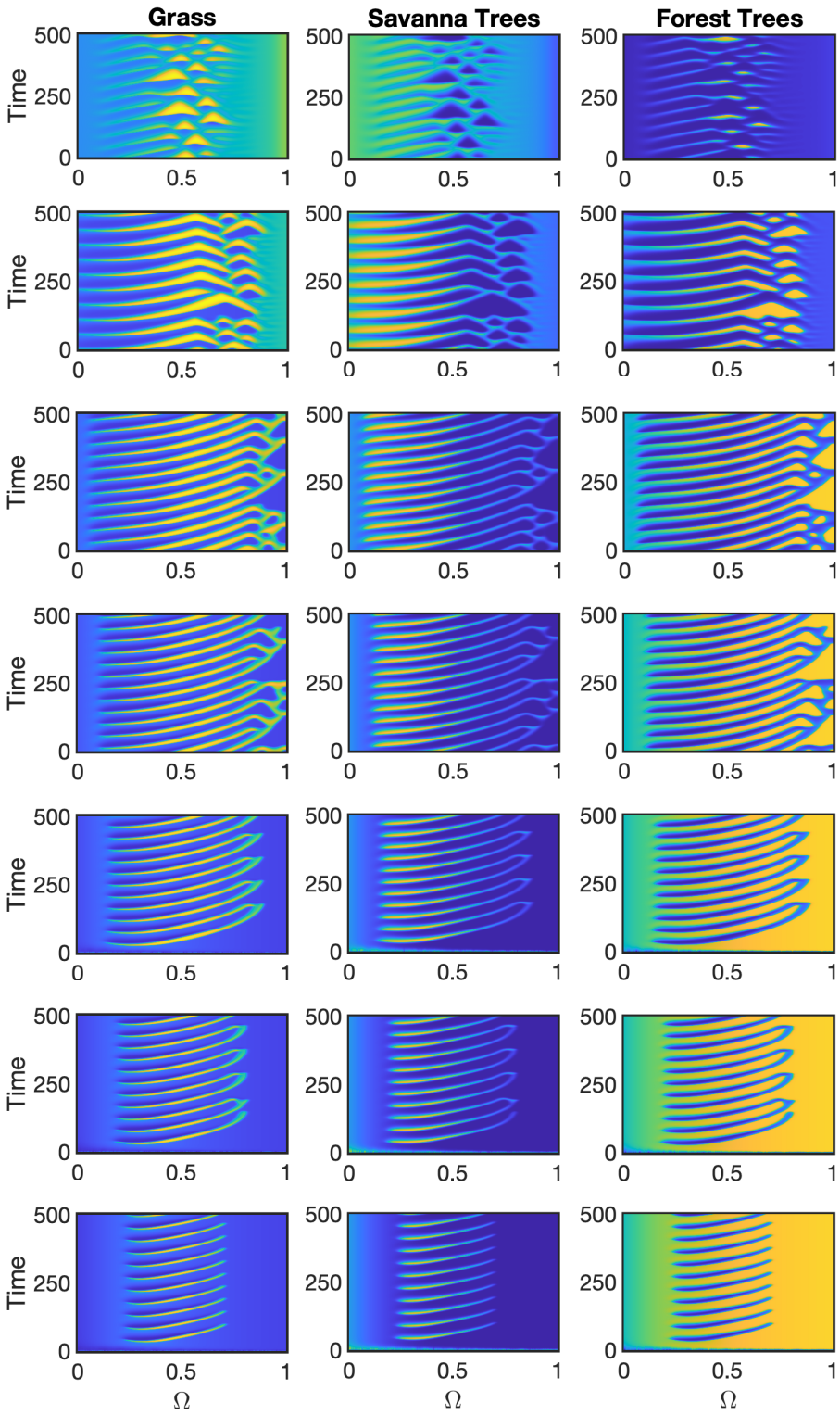

图13：主文图6A和图6C所示梯度之间的一系列梯度对应的解。

C TheBrainPatterning 模型

C.1 数值参数与格式

我们使用开源有限元求解器 FreeFEM（版本 4.2.1，可从 https://freefem.org 获取）对偏微分方程进行了数值求解。我们采用半隐式离散格式，将偏微分方程的弱形式向前推进时间。我们使用固定步长格式、均匀网格和分片线性连续有限元（在 FreeFEM 记法中为 $P1$ elements）。对于正文中展示的一维空间模拟，我们选取 $\Omega = [0, 40]$，并采用包含 400 个点的均匀网格，步长为 $h = 0.1$（当 $h < 0.2$ 时观察到了收敛）。用于求解偏微分方程的 FreeFEM 例程以及用于处理输出的配套 MATLAB 代码可在 github.com/Touboul-Lab 获取。

参考文献

[1] R. Bastiaansen、M. Chirilus-Bruckner 和 A. Doelman。具有空间变化系数的扩展 Klausmeier 模型的脉冲解。《*SIAM* 应用动力系统杂志》，19(1)：1–57，2020。[2] R. Bastiaansen、H. A. Dijkstra 和 A. S. von der Heydt。空间异质世界中的碎片化临界转变。《环境研究快报》，17(4)：045006，2022。[3] F. Belgacem 和 C. Cosner。沿环境梯度的扩散对异质环境中种群动力学的影响。《加拿大应用数学季刊》，3(4)：379–397，1995。[4] D. L. Benson、P. K. Maini 和 J. A. Sherratt。利用空间变化的扩散系数揭示图灵分岔。《数学生物学杂志》，37(5)：381–417，1998。[5] D. L. Benson、J. A. Sherratt 和 P. K. Maini。非均匀区域中的扩散驱动不稳定性。《数学生物学通报》，55(2)：365–384，1993年。[6] G. Bucini 和 N. P. Hanan。非洲稀树草原树木覆盖的大陆尺度分析。《全球生态学与生物地理学》，16(5)：593–605，2007年。[7] R. S. Cantrell、C. Cosner 和 V. Hutson。生态模型、持久性与空间异质性。《落基山数学杂志》，第 1–35 页，1996年。[8] R. S. Cantrell、C. Cosners 和 V. Hutson。具有空间异质性的生态系统中的持久性。《爱丁堡皇家学会会刊 *A* 辑：数学》，123(3)：533–559，1993年。[9] A. R. Champneys、F. Al Saadi、V. F. Bre˜na-Medina、V. A. Grieneisen、A. F. Mar´ee、N. Ver-schueren 和 B. Wuyts。自然反应扩散系统中的双稳态、波钉扎与局域化。《物理学 *D*：非线性现象》，416：132735，2021年。[10] M. F. Crowley 和 I. R. Epstein。耦合化学振荡器的实验与理论研究：相位死亡、多稳态以及同相和反相锁定。《物理化学杂志》，93(6)：2496–2502，1989年。[11] N. Dirr 和 N. K. Yip。异质介质中前沿传播的钉扎与去钉扎现象。《界面与自由边界》，8(1)：79–109，2006。[12] V. Dornelas、E. H. Colombo、C. L´opez、E. Hern´andez-Garc´ıa 和 C. Anteneodo。景观诱导的种群动力学空间振荡。《科学报告》，11(1)：1–11，2021年。

[13] R. Durrett 和 R. Ma。稀树草原与森林在稳定平衡中共存的异质空间模型。*arXiv* 预印本 *arXiv:1808.08159*，2018。[14] R. Durrett 和 Y. Zhang。Staver-Levin 森林模型中草地、树苗与树木的共存。《应用概率年刊》，25(6)：3434–3464，2015年。[15] B. Ermentrout 和 A. Mahajan。模拟、分析和制作动力系统动画：面向研究人员和学生的 XPPAUT 指南。《应用力学评论》，56(4)：B53–B53，2003。[16] G. Faye 和 J. Touboul。任意维度时滞神经场方程中的脉动局部动力学。《*SIAM* 应用数学杂志》，74(5)：1657–1690，2014。[17] J. Feng、W.-H. Hsu、D. Patterson、C.-S. Tseng、H.-W. Hsing、Z.-H. Zhuang、Y.-T. Huang、A. Faedo、J. L. Rubenstein、J. Touboul 和 S.-J. Chou。COUP-TFI 指定内侧内嗅皮层的身份，并诱导差异性细胞黏附以确定其与新皮层边界的完整性。《科学进展》，7(27)：eabf6808，2021年。[18] J. G. Flanagan。通过梯度指定神经图谱。《神经生物学当前观点》，16(1)：59–66，2006。[19] G. Garc´ıa-Ramos、F. S´anchez-Gardu˜no 和 P. K. Maini。扩散能够在空间变化环境中锐化邻域边界。《生态学》，81(3)：749–760，2000。[20] N. Goel、V. Guttal、S. A. Levin 和 A. C. Staver。扩散增强热带稀树草原和森林分布的韧性。《美国博物学家》，195(5)：833–850，2020年。[21] N. Goel、E. S. Van Vleck、J. C. Aleman 和 A. C. Staver。扩散限制与火灾反馈维持马达加斯加的中生稀树草原。《生态学》，101(12)：e03177，2020年。[22] T. He 和 B. B. Lamont。火的洗礼：古代大火在地球植物群演化中的关键作用。《国家科学评论》，5(2)：237–254，2018。[23] T. Hillen 和 K. Painter。具有防止过度拥挤机制的抛物型趋化模型的整体存在性。《应用数学进展》，26(4)：280–301，2001。[24] T. Hillen 和 K. J. Painter。趋化偏微分方程模型使用指南。《数学生物学杂志》，58(1)：183–217，2009。[25] A. Hoyer-Leitzel 和 S. Iams。稀树草原模型中的脉冲式火灾扰动：树木—草地共存状态、多重稳定系统状态与韧性。《数学生物学通报》，83(11)：1–25，2021年。[26] B. T. Hyman、G. W. Van Hoesen 和 A. R. Damasio。精神分裂症患者内嗅皮层的若干细胞构筑异常。《普通精神病学档案》，48(7)：625–632，1991。[27] E. F. Keller 和 L. A. Segel。将黏菌聚集的起始过程视为一种不稳定性。《理论生物学杂志》，26(3)：399–415，1970。[28] E. F. Keller 和 L. A. Segel。趋化模型。《理论生物学杂志》，30(2)：225–234，1971。[29] C. Kiecker 和 A. Lumsden。脊椎动物脑发育中的区室及其边界。《自然综述：神经科学》，6(7)：553–564，2005。[30] Z. P. Kilpatrick 和 B. Ermentrout。随机神经场中的游走斑块。《*SIAM* 应用动力系统杂志》，12(1)：61–94，2013。

[31] Z. P. Kilpatrick、B. Ermentrout 和 B. Doiron。利用皮层循环兴奋的异质性优化工作记忆。《神经科学杂志》，33(48):18999–19011，2013。[32] Z. P. Kilpatrick、S. E. Folias 和 P. C. Bressloff。非均匀神经介质中的行波脉冲与波传播失败。《*SIAM* 应用动力系统杂志》，7(1):161–185，2008。[33] V. Klika、M. Koz´ak 和 E. A. Gaffney。域尺寸驱动的不稳定性：含平流系统中的自组织。《*SIAM* 应用数学杂志》，78(5):2298–2322，2018。[34] M. Koz´ak、E. A. Gaffney 和 V. Klika。具有分段动力学调制的反应扩散系统中的图案形成：异质动力学研究实例。《物理评论 *E*》，100(4):042220，2019。[35]A. L. Krause、E. A. Gaffney、P. K. Maini 和 V. Klika。图灵系统近似平衡分析的现代视角。《皇家学会哲学汇刊 *A* 辑》，379(2213):20200268，2021。[36] A. L. Krause、V. Klika、T. E. Woolley 和 E. A. Gaffney。异质性诱发反应扩散系统中的时空振荡。《物理评论 *E*》，97(5):052206，2018。[37] A. L. Krause、V. Klika、T. E. Woolley 和 E. A. Gaffney。从一种图案到另一种图案：通过 WKBJ 分析异质域中的图灵图案。《皇家学会界面杂志》，17(162):20190621，2020。[38] A. Kulka、M. Bode 和 H.-G. Purwins。非均匀性对反应扩散系统的影响。《物理快报 *A*》，203(1):33–39，1995。[39] Q. Li、A. C. Staver、W. E 和 S. A. Levin。稀树草原和森林的空间反馈与动力学。《理论生态学》，12(2):237–262，2019。[40] Y. Mori、A. Jilkine 和 L. Edelstein-Keshet。双稳态反应扩散系统中的波钉扎与细胞极性。《生物物理学杂志》，94(9):3684–3697，2008。[41] Y. Mori、A. Jilkine 和 L. Edelstein-Keshet。细胞极化反应扩散模型中波钉扎的渐近分析与分岔分析。《*SIAM* 应用数学杂志》，71(4):1401–1427，2011。[42] J. Murray。反应扩散机制中图灵不稳定性的参数空间：模型比较。《理论生物学杂志》，98(1):143–163，1982。[43] R. Nathan、E. Klein、J. J. Robledo-Arnuncio 和 E. Revilla。扩散核，第15卷。牛津大学出版社，英国牛津，2012年。[44] P. Nieto-Quintano、E. T. Mitchard、R. Odende、M. A. Batsa Mouwembe、T. Rayden 和 C. M. Ryan。巴特克高原的中生稀树草原：碳储量与植物区系组成。《热带生物学》，50(6):868–880，2018。[45] D. D. O'Leary、S.-J. Chou 和 S. Sahara。哺乳动物皮层的区域模式形成。《神经元》，56(2):252–269，2007年。[46] K. Page、P. K. Maini 和 N. A. Monk。空间异质图灵反应扩散模型中的图案形成。《物理学 *D*：非线性现象》，181(1-2):80–101，2003。[47] D. D. Patterson、S. A. Levin、C. Staver 和 J. D. Touboul。生态学及其应用中空间平均场模型的概率基础。《*SIAM* 应用动力系统杂志》，19(4):2682–2719，2020年。

[48] D. T. Pederick、K. L. Richards、S. G. Piltz、R. Kumar、S. Mincheva-Tasheva、S. A. Mandelstam、R. C. Dale、I. E. Scheffer、J. Gecz 和 S. Petrou。细胞分选异常是 PCDH19癫痫独特的 X 连锁遗传模式的根源。《神经元》，97(1):59–66，2018。[49] B. Perthame、C. Qui˜ninao 和 J. Touboul。异质介质中的竞争与边界形成：在神经元分化中的应用。《应用科学数学模型与方法》，25(13):2477–2502，2015年。[50] C. A. Quesada、O. L. Phillips、M. Schwarz、C. I. Czimczik、T. R. Baker、S. Pati˜no、N. M. Fyllas、M. G. Hodnett、R. Herrera 和 S. Almeida。亚马孙森林结构和功能的整个流域差异由土壤和气候共同调节。《生物地球科学》，9(6):2203–2246，2012年。[51] E. Schertzer、A. Staver 和 S. Levin。火灾蔓延的空间动力学对稀树草原与森林双稳态的影响。《数学生物学杂志》，70(1-2):329–341，2015年。[52] A. Staal、I. Fetzer、L. Wang-Erlandsson、J. H. Bosmans、S. C. Dekker、E. H. van Nes、J. Rock-str¨om 和 O. A. Tuinenburg。21世纪热带森林的滞后现象。《自然通讯》，11(1):1–8，2020年。[53] A. C. Staver、S. Archibald 和 S. Levin。撒哈拉以南非洲的树木覆盖：降雨和火灾制约森林与稀树草原成为替代稳定态。《生态学》，92(5):1063–1072，2011年。[54] A. C. Staver 和 S. Levin。综合考量气候与火灾对稀树草原和森林系统的理论影响。《美国博物学家》，180(2):211–224，2012年。[55] S. Thompson 和 G. Katul。植物传播前沿与风力传播：利用超统计建立从秒到十年的尺度推演分析模型。《美国博物学家》，171(4):468–479，2008年。[56] J. D. Touboul、A. C. Staver 和 S. A. Levin。稀树草原景观的复杂动力学。《美国国家科学院院刊》，115(7):E1336–E1345，2018。[57] I. A. van de Leemput、E. H. van Nes 和 M. Scheffer。空间扩展生态系统中替代状态的韧性。《公共科学图书馆·综合》，10(2)，2015年。[58] R. A. Van Gorder。空间异质反应扩散系统中的图案形成。《皇家学会哲学汇刊 *A* 辑》，379(2213):20210001，2021年。[59] M. J. Ward、D. McInerney、P. Houston、D. Gavaghan 和 P. Maini。反应扩散系统中尖峰的动力学与钉扎。《 *SIAM* 应用数学杂志》，62(4):1297–1328，2002年。[60] F. Watrin、J.-B. Manent、C. Cardoso 和 A. Represa。灰质异位的成因及后果。《中枢神经系统神经科学与治疗》，21(2):112–122，2015年。[61] T. Wong 和 M. J. Ward。具有局部异质性的二维施纳肯伯格模型中的斑点图案。《应用数学研究》，146(4):779–833，2021年。[62] B. Wuyts、A. R. Champneys 和 J. I. House。亚马孙森林—稀树草原双稳态与人类影响。《自然通讯》，8(1):15519，2017年。[63] B. Wuyts、A. R. Champneys、N. Verschueren 和 J. I. House。异质环境中的热带树木覆盖：反应扩散模型。《公共科学图书馆·综合》style>，14(6)，2019年。

[64] J. Xin.《Front propagation in hetero geneous media.《*SIAM Review*》，42(2):161–230，2000.