延迟稳定性的损失，由于通过在反应扩散方程 Hopf 分支慢通道

Tasso J. Kaper, and Theodore Vo

1 数学与统计，波士顿大学，马萨诸塞州波士顿 02215，

2 数学，佛罗里达州立大学塔拉哈西，佛罗里达州 32306，USA 的美国教研室

提交：2018 年 7 月 31 日。接受日期：2018 年 9 月 11 日。在线发布时间：2018 年 9 月 26 日。

https://doi.org/10.1063/1.5050508

本文介绍稳定性的延迟损失，由于通过与缓慢变化的参数反应扩散方程 Hopf 分支，概括关于解析常微分方程延迟 Hopf 分支以在空间上扩展的系统的公知结果慢通道。我们专注于霍奇金赫胥黎偏微分方程（PDE），立方复金茨堡-朗道 PDE 如在自己的权利，一类布鲁塞尔 PDE 和垂体克隆细胞系的空间上扩展的模型的方程式。这些都是吸引到 Hopf 分支前，需要充分准静止状态（QSS）解决方案仍然是 QSS 附近长的时间之后，国家已成为排斥，导致稳定性的损失和振荡的发作显著延迟。此外，该振荡具有发病大振幅，并且可以是在空间上均匀或不均匀的。空间 -时间边界被识别充当缓冲器曲线超出该解决方案不能保持靠近排斥 QSS，和之前因此其必须发生振荡的延迟发作，不论初始条件。此外，一种方法被显影以导出用于所述缓冲曲线的渐近式，并且渐近与复金茨堡-朗道（CGL）方程中的观察到的数值发病吻合。我们还发现，首发网站作为一种新型的脉冲生成机制时空振荡。

在分析常微分方程（常微分方程），已知的是，振荡的开始可以在分岔参数通过 Hopf 分支慢慢传递被延迟显著。这种现象被称为延迟的稳定性损失，被称为延迟 Hopf 分支。在这篇文章中，我们对延迟的稳定性造成的损失通过霍普夫分岔也发生在反应扩散 PDE 的慢通道的发现报告。我们表明，延迟霍普夫分岔在一系列范例偏微分方程包括霍奇金•赫克斯利偏微分方程，复金茨堡-朗道方程，一类布鲁塞尔偏微分方程，并在空间上扩展垂体乳营养模型中自然产生的。对于这些系统，稳定性影响延迟损失观察到的振荡的频率和幅度，并且可以创建一个新颖产生机制。此外，我们发现，有在时空平面的自然缓冲曲线沿该解决方案必须离开排斥状态的附近。我们进行的复金茨堡-朗道方程这个缓冲区曲线的第一个分析计算，发现与数值模拟很好的一致性。

I. 引言

延迟稳定性的损失是用于通过 Hopf 分支中被分析常微分方程（常微分方程）慢通道行之有效的。1-6,43 解决方案，开始接近稳定的准静止状态（QSS）穿越霍普夫分岔点，并保持近 QSS 长的时间，他们已经变得不稳定后，导致振荡的发生严重延误。此外，振荡具有发病大振幅。应用在学科的广泛阵列，包括化学反应，7,8-神经科学，9-16 图案形成，17,18,19 和气候模拟产生。

在本文中，我们对稳定性的延迟损失的发现由于通过在反应扩散方程 Hopf 分支（HBS）慢通道报告。我们专注于一系列的四个实例建立 DHB 的空间扩展系统的生物，物理和化学的意义。这些包括霍奇金赫胥黎（HH）模型，该模型是在数学和计算神经科学基础，20-25 立方复杂金茨堡兰道（CGL）方程 26-31 为在自己的权利的式子，类布鲁塞尔这是中央图案形成， 32 和垂体乳营养克隆细胞系的空间上扩展的模型 33-35。

与缓慢变化的参数，这些偏微分方程（PDE 的）表现出稳定的延迟损失，由于通过 Hopf 分支慢通道，和我们的标签通过 DHB 这种延迟。首先，我们找出其中迟发性不稳定的是空间均匀的，并比较了 DHB 常微分方程中的已知结果的条件。然后，我们观察到的丰富的动态报告时，推迟发作是空间不均匀，并检查不均匀性如何取决于扩散和源项。特别是，我们首先呈现在空间上均匀，不均匀的 DHB 的动力学范式 HH 偏微分方程和规范 CGL 方程。

接下来，方法开发推导渐近公式预测何时解决方案必须从不稳定的 QSS 成倍分歧。在时空平面过去的初始哪些解决方案这些给缓冲曲线从在稳定侧的 HB 足够远条件不能保持不稳定 QSS 附近，并且沿着必须发生振荡的延迟发作。我们还表明，对于 CGL，分析纯确定的缓冲器曲线与

在宽范围内的（复杂的）扩散率从模拟得到的发病曲线一致。
呈现 DHB 的新现象在规范 HH 和 CGL 方程的上下文和分析表明，有缓冲器，该缓冲器预测的空间的 DHB 现象依赖曲线之后，我们接下来确定其普遍性。特别是，我们研究了化学图案形成理论的规范布鲁塞尔系统的空间不均匀 DHB。此外，我们表明，DHB 在由垂体乳营养细胞系，对于其存在相当大的信息来建立在模型实验控制参量和参数之间的关系的一个例子的神经内分泌自然地发生。通过这种方式，我们提供了一些新的神经实验的动机。
最后，我们对创建 DHB 一种新型脉冲产生机制的发现报告。我们说明这一点的 HH 偏微分方程和 CGL 公式所示。
除了在四个主要 PDE 模型学习 DHB，我们还与源项其他反应扩散系统，包括耦合 FitzHugh-N 模型,23 莫里斯-莱卡尔,36 和欣德马什-罗斯 37 分的 PDE,发现均质和非均质延迟发现 DHB（未示出）稳定和脉冲发生器的损失。

II 在 HH 中的斜坡施加的电流时滞失稳

DHB 发生在一个缓慢的 HH 模型，电流

$$\begin{aligned} &C_m v_t = I - (I_K + I_{Na} + I_L) + I_a(x) + \varepsilon D v_{xx}, \\ &\xi_t = \alpha_\xi(v)(1-\xi) - \beta_\xi(v)\xi \\ &I_t = \varepsilon \end{aligned}$$

其中 v 是细胞，$\xi \in \{m,n,h\}$ 的膜电位表示门控变量，x 是沿轴突的位置。小的扩散系数，ξ_D，对应于薄轴突。所述离子电流和功能 α_ξ 和 β_ξ 在参考文献中给出。 21.除非另有说明，所述参数具有在参考文献中列出的值。 21，连同 $\varepsilon = 0.01$ 和 $D = 0.5$。
快速子系统[$\varepsilon \to 0$（1）]具有由下式给出领头阶空间依赖，超极化 QSS

$$I = I_K + I_{Na} + I_L - I_a(x)$$

其中 $\xi = \dfrac{\alpha_\xi(v)}{\alpha_\xi(v) + \beta_\xi(v)}$。的（1）QSS 的高阶项可以通过使用 I 作为慢速时间，而代以渐近级数展开 $\rho(x,I) = \rho_0(x,I) + \varepsilon\rho_1(x,I) + O(\varepsilon^2)$，其中 $\rho \in \{v,m,n,h\}$。主导阶项 ρ_0，由（2）给出 $O(\varepsilon)$ 修正为线性系统的解

$$\nabla(I_K + I_{Na} + I_L)(v_1, m_1, n_1, h_1)^T = D v_{0,xx} - C_m v_{0,I}$$

$$[\alpha_\xi^{'} - (\alpha_\xi^{'} + \beta_\xi^{'})\xi_0]v_1 - (\alpha_\xi + \beta_\xi)\xi_1 = \xi_{0,I}$$

其中 ∇ 是相对于梯度 (v,m,n,h)，v_0 和 ξ_0 的衍生物是通过（2）的微分而获得，并且所有的功能都在 $\rho_0(x,I)$。这些 QSS 对于每个稳定固定我到小的正 I，和变化稳定性沿着空间不均匀曲线，H，HB 的。沿 H 中的频率，但是，是与 x 无关。
其中 $0 < \varepsilon \ll 1$，在我由于缓慢漂移（1）穿过 H 的解决方案，且有延迟稳定性的丧失。我们分类解决方案当从 QSS 的距离超过 $\sqrt{\varepsilon}$ 具有从 QSS 切换到振荡。
对于空间均匀的源，与选自 H 足够远的初始条件的解决方案逃避（2）中给出的 QSS 的附近，以领先的顺序，并开始以均匀的方式在 $I \approx 10.3$ 振荡。的我此值是在空夹紧 HH 方程式[（1）$D = 0$]观察到的最大延迟。稳定性损失（对于任何 D）的均匀性是由于两个 $I_a(x)$ 的均匀性，并沿 H 的频率。
不均匀 $I_a(x)$ 诱导 HH [图空间不均匀延迟的稳定性损失。图 1（a）-1（c）中]。与 $I(0)$ 选自 H 足

够远（消除记忆效应），最大值的 $I_a(x)$ 附近的不稳定第一清单。在稳定性损失的延迟越长，其中 $I_a(x)$ 是更负的。

对于高斯源，其中 $a=5$ 和 $\sigma=5$，我们测量的距离，$I_{onset}-I_{HB}$，该解决方案接近被 QSS，由（2）给出的领头阶，过去 H [图 1（d）]。对于 $D=0$，延迟几乎是空间上均匀的（红色曲线）。微小变化是由于使用初始值求解器遵循不稳定 QSS-更精确的测量可通过使用边界值的求解器构造方案进行修改相关联的数值的灵敏度（未示出）。对于小 D，不稳定的是第一组中在 $x=0$ 点差局部地，作为没有长范围效应（绿色曲线）。这在一对在延迟曲线最小值的结果，而边缘保持接近 ODE 值。对于较大的 D，发病曲线扩大，并与大型解决方案 $|x|$ 逃避比他们的同行 ODE 更快（蓝色曲线）。

在这里，我们观察到空间定位电流源，$I_a(x)$，如高斯，在神经科学中自然产生的。例如，在某些灵长类展品从初级听觉皮层 EEG 数据空间局部电流源密度。 38 个本地生成的皮质内突触电流呈现在（同上）粒状位点（参见图 2 中的参考文献 38）的锥形峰。其他的实验和模型已经确定治疗皮质空间非均匀介质的重要性，局部突触电流。

III 在 CGL 中时滞失稳

DHB 也发生在 CGL 与源项，$I_a(x)$，并缓慢变化的参数，

$$A_t=(\mu+i\omega_0)A+\varepsilon DA_{xx}+\sqrt{\varepsilon}I_a(x)-\alpha|A|^2A,$$
$$\mu_t=\varepsilon$$

我们研究了 CGL 方程式（3）为公式在自己的权利，以 $O(1)$ μ 和 ω_0 值，$\omega_0>0$;结果为 $\omega_0<0$。这里类似，A 为复数振幅，μ 是真正的分岔参数，ω_0 是线性频率，$\alpha=1+i\alpha_i$ 是非线性频率，$D=\beta_r+i\beta_i$ 是该线性色散，39,40 和 0 < ε？ 1 个测量时间尺度的分离。这里，我们已经设置的源项的振幅为 $O(\sqrt{\varepsilon})$，并且所述扩散率是 $O(\varepsilon)$ 用于分析的便利性。下面，我们表明，该结果可以单独地分别被扩展到的大振幅源项的情况下的[高达 $O(\sqrt{1/\varepsilon})$]和 $O(1)$ 扩散。

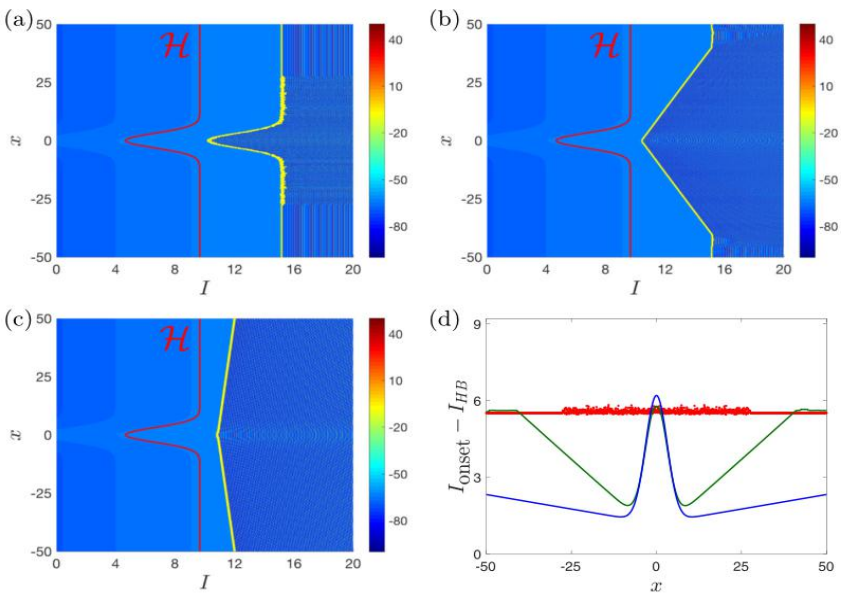

图 1. HH 方程式（1）贴近 QSS [蓝色背景的解决方案;等式（2）到领头阶]超出 H 和在用于：（a）D= 0，（b）D = 0.2，（c）D= 5，（d）时间延迟的（黄色）发病曲线过渡到动作电位（发作和 HB 曲线）为 D 之间。

模拟用对一系列 L 值的零通量边界条件 $[-L,L]$ 进行。所有数值模拟是使用均衡对称斯特朗算子分裂，41,42 与用于拉普拉斯和四阶龙格 - 库塔中心有限差的时间步进执行。被选择的离散化细不足以解决所有模式到那些，其中 $k=O(\varepsilon^{-3/2})$ 。我们验证了我们的计算结果使用二阶尼克尔森方案，并找到了独立的方法具有很好的一致性。在足够大的领域，我们观察 Dirichlet 边界条件振荡的发生了类似的结果。除非另有说明，$\varepsilon=0.01$，ω_0=0.5，$\alpha_i=0.6,\beta_r=1,\beta_i=0.$

以单数限制 $\varepsilon\to 0$，（3）是用于超临界 HB 的正常形态。如果 μ <0（低于临界），$A\equiv 0$ 是稳定的。如果 $\mu>0$（上述临界），$A\equiv 0$ 是不稳定的。对于 $\mu=0$ 时，系统经历与频率 ω_0 超临界 HB 。其中 $0<\varepsilon\ll 1$，μ 的缓慢增加引起（3），以通过弯道 HB 的 H （图 2）.

对于空间均匀的源，$I_a(x)=a,a\in R$，从 QSS 到时间振荡的过渡发生在均匀大约 $\mu=0.5$ [图图 2（a）]，它是频率，ω_0，并且是由慢通道通过 HB 在常微分方程理论，1-6,43 这适用于这种情况的来源均质预测的最大延迟时间。恒定源项出现在空间上谐振行波为 1 迫使 CGL 方程：米共振，例如，参考文献 44 和 45。

对于高斯源[$I_a(x)=a\exp(-\frac{x^2}{4\sigma})$]，不稳定性首先发生在 $x=0$，其中 $|I_a(x)|$ 的取其最大值，在时刻 $\mu=\omega_0$ 。对于较大的 $|x|$，振荡的开始发生供以后 μ 使延迟长和空间不均匀[图图 2（b）]，以及限定在 (μ,x) 的平面中的发病曲线。对于消气步骤源[$I_a(x)=\frac{1}{2}a(1+\tanh x)$]，不稳定性首先发生沿 $x\geqslant 0$，其中 $|I_a(x)|$ 的取其最大值，在时刻 $\mu=\omega_0$ 。对于倒置的消气凸点源 $(I_a(x)=\frac{1}{25}\{1-\frac{1}{2}[\tanh(x+x_0)-\tanh(x-x_0)]\})$，发病曲线是空间均匀 $|x|\geq 25$，并且是空间依赖于 $|x|\leq 25$，表现出在 $x=0$ [图 1 中的最长延迟。图 2（d）]。

在所有的情况下，系统仍然接近它的 QSS（绿色背景）以及过去的小时。对于一般我 A（X）时，QSS 是

$$A=-\frac{I_a(x)}{\mu+i\omega_0}\sqrt{\varepsilon}+[\frac{I_a(x)+D(\mu+i\omega_0)I_a''(x)}{(\mu+i\omega_0)^3}]+O(\varepsilon^{5/2})$$

A 代表性溶液与五个不同的值的时间序列的 x 示于图 3 中，与 QSS 对于高斯源一起。与其他来源的模拟也表明，解决方案贴近 QSS 以及过去 H.

A 在（3）(μ,x) 的平面曲线

缓冲器中 (μ,x) 的平面过去其中（3）的解决方案不能留附近的击退 QSS，对于任何 $\mu_0<-\omega_0$ 曲线。对于一般 $I_a(x)$，缓冲曲线是通过对 QSS 线性化的傅立叶分析导出，

$$\varepsilon\hat{A}_\mu=(\mu+i\omega_0-\varepsilon Dk^2)\hat{A}+\sqrt{\varepsilon}\hat{I}_a(k)$$

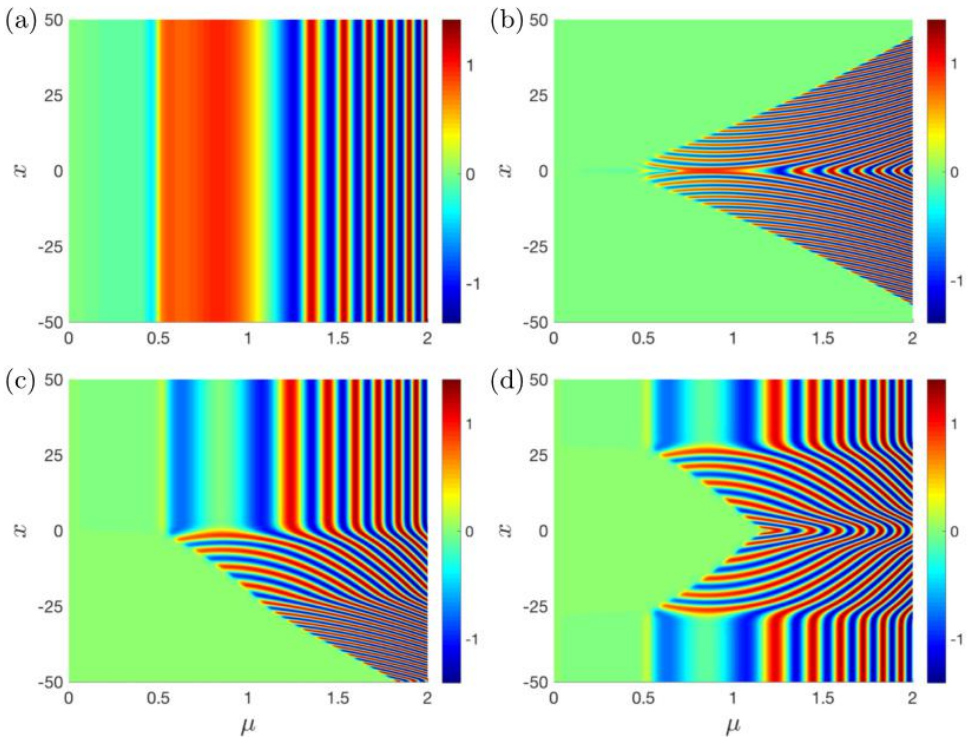

图 2. DHB 的 CGL 方程（3）的（a）空间均匀的（a = 1），（b）中的高斯（a = 1，$\sigma = 0.25$），（C）软化了步骤（a = 0.0177245），和（d 在）倒置消气凸块（x_0 = 27.8443）源。（b）中的参数-（d）保存的 $I_a(x)$。这里，$\mu(0) = \mu_0 = -1$，左 H。

其中 $\hat{A}$ 是 A 的傅立叶变换初始条件 $\hat{A}(\mu_0,\mathrm{k}) = \hat{A}_0$，（5），该溶液具有均匀部分，

$$\hat{A}_{\mathrm{hom}} = \hat{A}_0 \exp[\frac{1}{2\varepsilon}(\mu - \mu_0)(\mu + \mu_0 + 2i\omega_0 - 2\varepsilon Dk^2)]$$

和不均匀的部分

$$\hat{A}_{\mathrm{in\,hom}} =_0 \sqrt{\frac{\pi}{2}}\hat{I}_a(k)\exp[\frac{1}{2\varepsilon}(\mu + i\omega_0 - \varepsilon Dk^2)^2] \times [erf(\frac{1}{2\sqrt{\varepsilon}}(\mu + i\omega_0 - \varepsilon Dk^2)^2) - erf(\frac{1}{2\sqrt{\varepsilon}}(\mu + i\omega_0 - \varepsilon Dk^2)^2)]$$

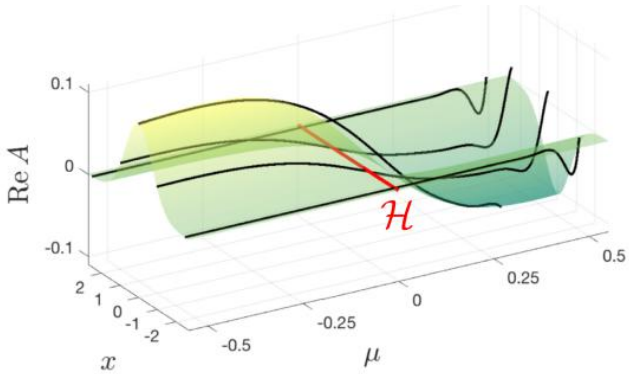

图 3. 对于（3）式的高斯源（a = 1，$\sigma = 0.25$）将该溶液（黑色曲线）停留关闭到 QSS（绿色表面）以及过去 H.

这里，erf 是误差函数，erf(z)=$\frac{2}{\sqrt{\pi}}\int_0^z e^{-t^2}dt$ 的。傅立叶反转显示，$\mathrm{A_{hom}}$ 是

$$\frac{A(\mathrm{x},\mu_0)}{\sqrt{2D}(\mu-\mu_0)}\exp[\frac{1}{2\varepsilon}(\mu-\mu_0)(\mu+\mu_0+2i\omega_0)-\frac{x^2}{4D(\mu-\mu_0)}]$$

其中星号表示卷积。类似地，$\mathrm{A}_{\mathrm{hom}}$ 是渐近正比于

$$I_{\mathrm{a}}(x)\exp[\frac{1}{2\varepsilon}(\mu+i\omega_0)^2-\frac{x^2}{4D(\mu+i\omega_0)}]$$

忽视 $O(\varepsilon^2D^2k^4)$ 和高阶项。

缓冲曲线由（7）确定。对于具有初始条件 $\mu_0<-\omega_0$，两者（6）和（7）保持呈指数小（在 ε）直到至少 $\mu_0=\omega_0$。此外，（7）生长（6）确实呈指数之前。因此，在 (μ_0,x) 的平面沿（7）首先开始成倍增长曲线是缓冲器曲线过去该解决方案不能保持接近排斥 QSS。空间衰减源可以平衡在（7）的时间指数增长，并因此进一步延缓其发作振荡。

B. （3）的用于对于高斯（7）的缓冲液

曲线高斯源评价给出了一个术语正比于

$$\exp[\frac{1}{2\varepsilon}(\mu+i\omega_0)^2-\frac{x^2}{4[\sigma+D(\mu+i\omega_0)]}]$$

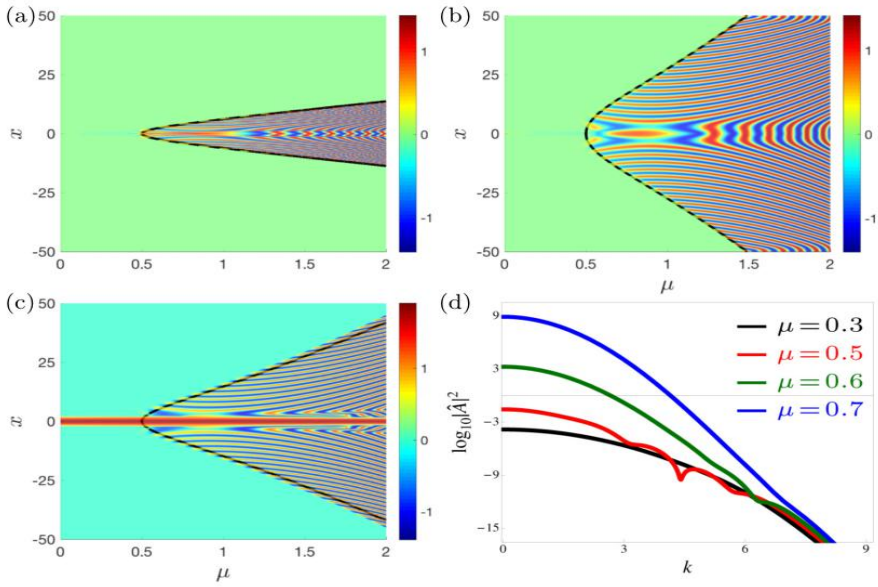

图 4.远离中心，扩散降低了相比于无扩散的情况下的振荡开始时的延迟的持续时间，加宽发病曲线（a）中 $(\beta_r,\beta_i,a)=(0,0,1)$，（b）中 $(\beta_r,\beta_i,a)=(3,1,1)$，和（c）$(\beta_r,\beta_i,a)=(1,0,100)$。（d）之前，所述能量谱密度以对数，并且发病后，示出对于 $\mathrm{k}\geq 0$。

因此，从衰减到生长的过渡沿下述缓冲曲线发生：

$$\mu^2=\omega_0{}^2+\frac{\varepsilon x^2(\sigma+\mu\beta_r-\omega_0\beta_i)}{2[(\sigma+\mu\beta_r-\omega_0\beta_i)^2+(\mu\beta_r+\omega_0\beta_i)^2]}$$

请参阅图 4，图黑色曲线（a-c）。有发作和缓冲曲线时（9）是有效的，即，对 RE 之间良好的一致性 $\mathrm{Re}[\frac{\sigma+(\mu+i\omega_0)(\beta_r+i\beta_i)}{(\mu+i\omega_0)(\beta_r+i\beta_i)}]\geq 0.$

缓冲曲线式（9）示出了最大延迟是由四个因素决定的。首先，将固有频率 ω_0 在 Hopf 分支确定在该点（一个或多个）中的不稳定性首先发生的空间。其次，时间刻度分离确定到延迟空间贡献

的重要性。第三，局部源项确定的形状和缓冲曲线的扩散;在图 4 的缓冲器的曲线是高斯因为强迫是高斯型的。最后，扩散饱和的空间贡献;作为扩散的幅度增大时，从上（9）的右手侧的第二项的贡献减弱和延迟变得更加空间均匀。

该渐近(8)由所述能谱密度图合理的。图 4(d)]。在 $\mu=\omega_0$ 时，能量被集中在低模式中，和 $O(\varepsilon^2 D^2 k^4)$

的条件是可忽略的。作为 μ 增加，频谱差更高 $|k|$。$O(\varepsilon^2 D^2 k^4)$ 术语改善了（9），用于缓冲曲线，

在域[图的边缘更好近似发病曲线。图 4（b）和 4（c）]。此外，使用傅立叶级数上 $[-L,L]$ 独立的计算也产生精确的结果用于缓冲曲线(未示出).

作为 $D\to 0$，（3）减少到一参数 (x) 的家庭常微分方程的，和（9）的预测的 (x) 依赖 ODE。

此外，对于 A(μ,k) 的所述 ODE（5）去耦对于每个 k。因此，存在对（5）对于每个 k 的 ODE 缓冲点 6，并且在 $\mu=\omega_0$ 时对于 $k=0$ 的最早这样的点。因此，恒定模式是第一到从不稳定 QSS 使溶液发散，符合（9）。

对于具有初始条件 $-\omega_0<\mu_0<0$，（6）呈指数发散前（7）。因此，具有 μ_0 充分接近至 H 的解决方案将比较早（近 $\mu=-\mu_0$）转变到振荡和不经历最大的延迟。这在常微分方程作为记忆效应是已知的。

C. （3）中的大振幅

在（3）具有 $O(\sqrt{\varepsilon})$-幅度作为用于分析的便利来源的来源。对于较大的幅度，甚至高达 $O(\sqrt{1/\varepsilon})$ 时，QSS 是 $I_a(x)$ 的非线性函数。关于 QSS 显示，延迟稳定性损失仍然存在，和（9）的线性化是不变的。图 4（c）中说明了的渐近对于高斯源，其中 $a=100$ 的有效性，以使在（3）的不均匀性是 $O(\sqrt{1/\varepsilon})$。在图 4（c）所示，红铅笔在缓冲曲线对应于大振幅 QSS。

D. $O(1)$ 在扩散率（3）弱扩散

所述的分析可以扩展到 $\varepsilon D=O(1)$ 中提供的源振幅 $O(\sqrt{\varepsilon})$。线性化关于琐碎状态，我们发现，(9) $\sigma\to\varepsilon\sigma$ 并且 $x\to\varepsilon x$ 给缓冲器曲线，其与数值结果一致（图 5）。

IV DHB 在一类 Brusselator 具有缓变参数

DHB 在布鲁塞尔振模型自催化反应发生于缓慢变化的参数，

$$u_t=a-(1+b)u+u^2v+\varepsilon D_u u_{xx}-\sqrt{\varepsilon}I_u(x)$$

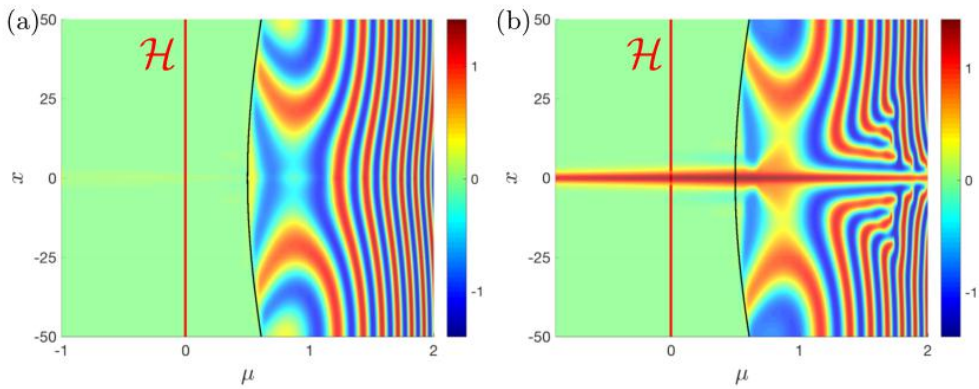

图 5. DHB（3）与（A）$\varepsilon D=O(1),O(\sqrt{\varepsilon})$-振幅源项；$(\beta_r,\beta_i,a)=(100,0,1)$，和（b）$\varepsilon D=O(1),O(1)$-振幅源

项；$(\beta_r,\beta_i,a)=(100,0,35)$。的（黑色）缓冲曲线（9）仍提供发病曲线的良好近似。在（b）中的鼻子的红铅笔是由于大振幅 QSS.

$$\begin{aligned} \mathrm{v}_t &= bu-u^2v+\varepsilon D_v v_{xx}-\sqrt{\varepsilon}I_v(x), \\ \mathrm{b}_t &= \varepsilon \end{aligned}$$

这里，u，v 表示两个物质的浓度，a 是第一物质（它是被转换成第一种类的基板的恒定浓度）和 b 是另一浓度的浓度的生长速率基质。小幅度高斯强迫而言，I_u 和 I_v，代表弱光源，我们再次假设弱扩散系数，εD_u 和 εD_v，以方便使用。

这些 $((u,v)=\{a-\sqrt{\varepsilon}(I_u+I_v)+O(\varepsilon),\frac{b}{a}+\frac{\sqrt{\varepsilon}}{a^2}[bI_u+(b-1)I_v]+O(\varepsilon)\}$ QSS 经历 HB 沿 $b=b_H(a,x,\varepsilon)$，

其中 $b=b_H(a,x,\varepsilon)$=1+$\mathrm{a}^2+2\sqrt{\varepsilon}[(\frac{1}{a}-a)I_v(x)-aI_u(x)]+O(\varepsilon)$

并沿分支 $b=(1+\sqrt{\frac{D_u}{D_v}}a)^2+O(\varepsilon)$ 与临界波数用 $\mathrm{k}_c^2=a/(\varepsilon\sqrt{D_uD_v})$ 中，以领先的顺序给出。此外，

可容易地得到在上 QSS 图灵分岔的表达对于 b 和 k_c^2 高阶项。我们选择这样的扩散率和初始条件（10）解决方案遇到 HB 图灵不稳定之前。

其中 $0<\varepsilon\ll 1$ 如图 1 所示，在 b 中的缓慢增加通过的 Hopf 曲线携带解决方案，从而产生稳定的延迟损失（图 6）。此外，我们还发现在扩散的延迟类似的依存关系，并迫使作为 HH 和 CGL 方程，即延迟最短在域的中心（其中强制具有最大的幅度）。此外，在中心处的延迟是与 ODE 情况下，如果我们注意到，固有频率 ω_0，在 HB 是 ω_0^2=$\mathrm{a}^2-2a\sqrt{\varepsilon}[I_u(x)+I_v(x)]+O(\varepsilon)$ 一致的图。在图 6 具体地，其中 $a=1$，另一个设为如图参数，在中心处的观察到的延迟大约是固有频率。此外，增加了扩散的幅度放大该延迟的长范围效应（未示出）。

V，DHB 在垂体细胞线模型

我们还观察到 DHB 的电活动的 PDE 模型在垂体 lactotroph 克隆细胞系，

$$\begin{aligned} C_\mathrm{m}V_t &= -\sum I_{ionic}+I+I_{app}(x)+DV_{xx}, \\ \tau_n n_t &= n_\infty-n, \\ \tau_n e_t &= e_\infty-e, \end{aligned}$$

电流包括钙 (I_{Ca}) 的，延迟整流 K^+ (I_K)，A 型 K^+ (I_A)，和泄漏 (I_L)。 (v,n,e) 是膜电位和 (I_K) 激活和 (I_A) 失活门控变量; 33,35 我是基线电流。将细胞（位置 x ）经由间隙连接耦合。

我们建议读者参考参考用于在垂体的克隆细胞系的异质性的实例。

我们表明，（11）表现出与 DHB 基线电流 I=I_0-εt，当 $\varepsilon\to 0$（11）具有去极化 QSS（红色图 7），I=$\sum I_{ionic}$-$I_{app}(x)$, 其中 $\mathrm{n}=n_\infty(V)$ 和 $\mathrm{e}=e_\infty(V)$。QSS 的稳定和不稳定的部分由曲线 H ,亚临界 HB 的分离。因为 I 对 H 的右（左），在 QSS 是稳定的（不稳定，分别）。

其中 $0<\varepsilon\ll 1$，具有选自 H 通至 H 足够远的初始数据由于在我的缓慢减少和贴近 QSS 以及过去 H 解决方案。对于 I_app，

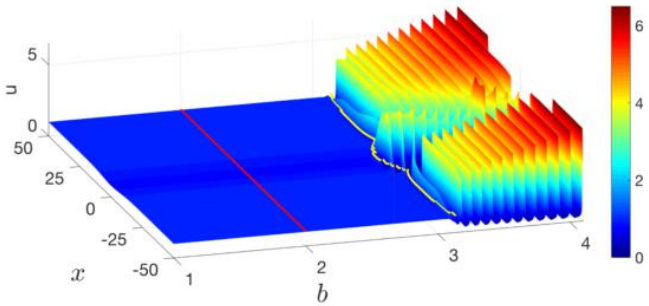

图 6.（10）代表溶液，其中 $a=1, \varepsilon=0.01, D_u=10, D_v=12$. 蓝色背景对应于 QSS。将黄色发病曲线位于并到红色的 Hopf 曲线（$b=2$）的右侧，并且它的位置和形状示出了延迟是在所有点显著和空间相关。

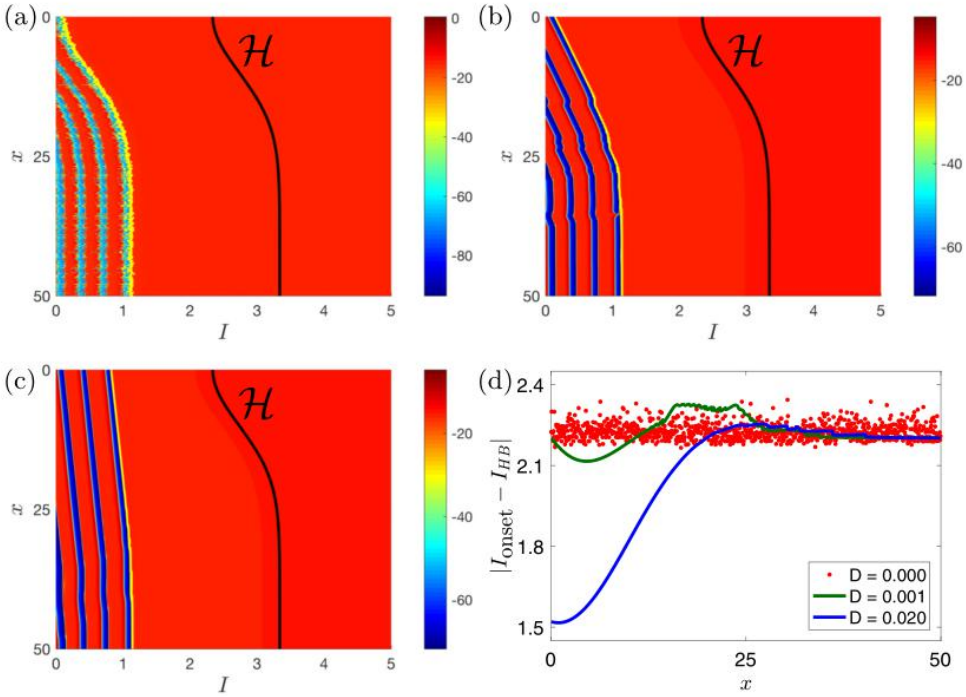

图 7. 在（11）DHB 与 $g_k = 4nS, g_A = 5nS, a=1, \sigma=50$. 解贴近左侧的 H 和过渡到突发在黄色发病曲线 QSS（红色）用于：（a）D= 0，（b）中 D = 0.001，以及（c）D= 0.02。 （d）分岔延迟。

解决方案逃脱 QSS 的附近和一个相当大的延迟之后均匀地摆动，在所述值的余预测由 ODE。均匀性（对于所有 D）是由于 $I_{\text{app}}(x)$ 和沿 H 的频度。不均匀 $I_{\text{app}}(x)$ 的诱导（11）中不均匀的 DHB。

延迟最短其中 $|I_{\text{app}}(x)|$ 最大，并延长为 $I_{\text{app}}(x)$ 减少[图图 7（a）-7（c）中]。

对于高斯源，延迟，$|I_{out} - I_{HB}|$，可见解决方案贴近 QSS 过去 H [图。图 7（d）]。对于 D = 0 时，延迟（红色）几乎是空间上均匀的。对于小 D（绿色），不稳定性套在 $x=0$ 和涂抹直到 $|x| \approx 25$. 对于较大的 D（蓝色），延迟越短。

VI 系统中与空间不均匀 DHB 脉冲发生器

除了我们稳定性的时空延迟损失的发现由于通过 HB 慢通道，我们发现，DHB 可以创建一个新

颗的脉冲发生机构。我们回到 HH 偏微分方程（1）和 CGL 公式（3）来说明这一机制。
对于等式（1），我们发现，空间上不均匀的 DHB 通向新颗脉冲产生机构。发病曲线的后面，在从它的 QSS [图 $x=0$ 偏离该溶液中。图 8（a）和 8（b）]，然后在一对动作电位的迅速出苗的情况[图图 8（c）-8（F）]和扩散向外（只向右行进波示出）。一旦新形成的动作电位是从 $x=0$，该过程重复足够远，增加脉冲传播的波形。

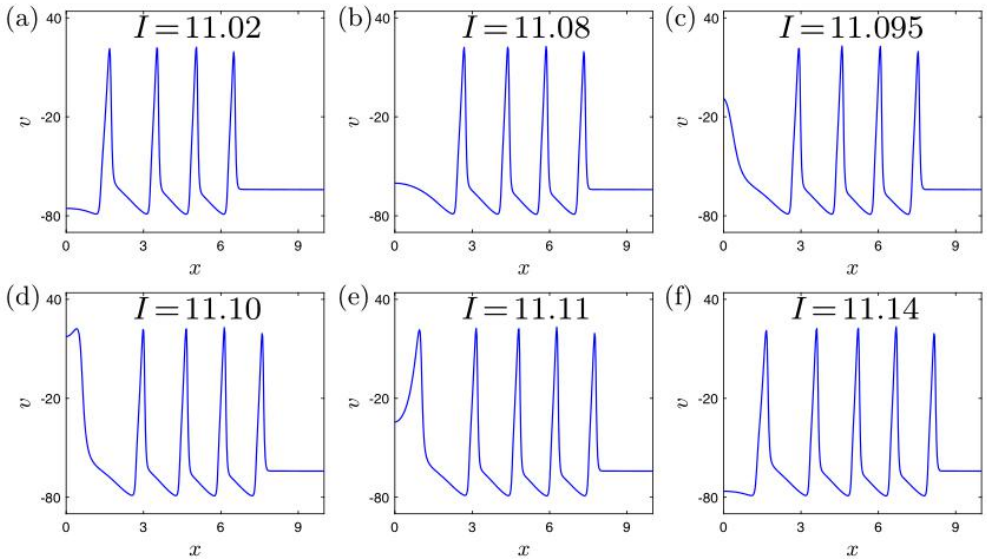

图 8. 脉冲发生由于通过 HB 在 HH 模型（1）在区间 $0 \le x \le \frac{L}{5}$ 所示慢通道。

脉冲发生器也产生的 CGL 等式（3）英寸由于在不稳定第一台 $|I_a(x)|$ 具有极大，这些都是在解决方案第一接近稳定极限周期点。在这样的网站所产生的脉冲传播离开他们在太空中。对于高斯源，在 $x=0$ 产生向外传播的脉冲的对;脉冲动态可以从图的颜色可见。 2 和 4 对于反转消气凸块，在域的边缘被向内产生传播的脉冲，并且它们相消在 $x=0$ 图干扰。图 2（d）]。瞬态之后，脉冲发生在域的边缘平衡在原点相消干涉，使得空间振荡的总数是不变的。因此，对于各种不同类型的不均匀源，通过 HB 慢通道还创建了一个新的脉冲产生机构。此外，脉冲的速度可以从（9）使用隐式分化找到 $\varepsilon \frac{\mathrm{dx}}{d\mu}$ 计算。

VII 总结

我们报告了空间均匀的和不均匀的延迟稳定性损失的发现由于通过 Hopf 分支慢通道，标记 DHB，在 HH 模型中具有缓慢倾斜施加的电流，复 Ginzburg-Landau 方程与缓慢变化的线性生长速率，一类 Brusselator 与缓慢变化的中间物质，并用缓慢变化的施加电流垂体 lactotroph 细胞系的模型。我们开发了缓冲曲线推导渐近性的方法，其中的解决方案从 QSS 到振荡状态过渡。此外，我们的结果超出小振幅的不均匀性;在 CGL 和 HH 与 $O(\varepsilon^{-1/2})$ 和 $O(1)$ 的不均匀性，分别，以及以 $O(1)$ 扩散率延迟稳定性丢失持续的 CGL 方程英寸最后，我们发现，DHB 创建一个新颗的脉冲发生机构，和（数据未显示），我们发现在耦合 FitzHugh-N，HindmarshRose，和 ML 模型与扩散和源项相似的结果;该耦合 FitzHugh-N 的一些分析见参考文献。
在正式导出缓冲器曲线式，我们只用在 PDE 线性项。这是由 DHB 的分析常微分方程的分析建议。在那里，线性项确定该缓冲器点的领头阶非线性项的位置，并因此延迟的最大长度，并且更高阶，见参考文献。图 2 和 6。这里，对于偏微分方程，缓冲曲线分析和振荡的数值-观察到发病，以及初步分析之间的良好的一致性，还表明，非线性项只有高阶的影响以及这是正在进行的工作的

主题。

在化学系统，如类 Brusselator 和 BZ 反应，有施加的，空间定位的光源。通过 HB 在这些系统中慢速通道可能使用这里开发的方法进行研究。此外，对于振荡的延迟性的新的结果将是与 HB 空间扩展系统控制是有用的，这表明一个可能的机制，以抑制参数政权，他们原本自然会出现一部分的振荡。此外，这种分析将通过在活化剂-抑制剂体系，参考不稳定性分析脉冲的慢通路提供见解。

该 QSS 的动力系统类似物是不变的慢流形。因此，我们的研究结果促使严格判断是否存在不变流形，如果是这样，测量这些偏微分方程及其分裂的距离。该结果还激励的其它延迟分岔现象，包括在空间上扩展的介质鸭翼严格的分析。前翼是紧跟吸引跨倍分叉 QSS 并保持密切的排斥 QSS 长的时间多尺度常微分方程的解决方案。他们解释在幅度和振荡化学反应，50 和兴奋细胞 51 的放电模式期间的突然改变。

致谢

本研究部分由 NSF-DMS 1616064.笔者支持感谢 R. Bertram, A. Doelman, R. Goh, M. A. Kramer, B. Sandstede, and G. Wayne。

参考文献

1 M. Shishkova, “Examination of one system of differential equations with a small parameter in highest derivatives,” Dokl. Akad. Nauk SSSR 209,576 – 579 (1973). [Soviet Math. Dokl. 14, 384 – 387 (1973) (in English)].

2 A. Neishtadt, “On delayed stability loss under dynamical bifurcations I,” Diff. Eq. 23, 1385 – 1390 (1987).

3 S. Baer, T. Erneux, and J. Rinzel, “The slow passage through a Hopf bifurcation: Delay memory effects, and resonance,” SIAM J. Appl. Math. 49,55 – 71 (1989).

4 J. Su, “Delayed oscillation phenomena in the Fitzhugh-Nagumo equation,” J. Diff. Eq. 105, 180 – 215 (1993).

5 A. Neishtadt, “On the calculation of stability loss delay time for dynamical bifurcations,” in Proc. Intl. Cong. Math. Phys., edited by D. Iagoluitzer (International Press, 1995), pp. 280 – 287.

6 M. Hayes, T. Kaper, P. Szmolyan, and M. Wechselberger, “Geometric desingularization of degenerate singularities in the presence of fast rotation: A new proof of known results for slow passage through hopf bifurcations,” Indagat. Math. 27, 1184 – 1203 (2016).

7 M. Koper, “Non-linear phenomena in electrochemical systems,” J. Chem.Soc. Faraday Trans. 94, 1369 – 1378 (1998).

8 P. Strizhak, and M. Menzinger, “Slow passage through a supercritical Hopf bifurcation: Time-delayed response in the Belousov-Zhabotinsky reaction in a batch reactor,” J. Chem. Phys. 105, 10905 (1996).

9 E. Barreto, and J. R. Cressman, “Ion concentration dynamics as a mechanism for neuronal bursting,” J. Biol. Phys. 37, 361-373 (2011).

10 R. Bertram, M. Butte, T. Kiemel, and A. Sherman, “Topological and phenomenological classification of bursting oscillations,” B. Math. Biol. 57,413 – 439 (1995).

11 Evidence for a novel bursting mechanism in rodent trigeminal neurons,” Biophys. J. 75, 174 – 182 (1998).

12 L. Holden, and T. Erneux, “Slow passage through a Hopf bifurcation: From oscillatory to steady state solutions,” SIAM J. Appl. Math. 53, 1045 – 1058(1993).

13 E. Izhikevich, “Synchronization of elliptic bursters,” SIAM Rev. 43,315 – 344 (2001).

14 J. Rinzel, and S. Baer, “Firing threshold of the Hodgkin-Huxley model for a slow current ramp: A memory effect and its dependence on fluctuations,” Biophys. J. 54, 551 – 555 (1988).

15 J. Rubin, and D. Terman, “Geometric Singular Perturbation Analysis of Neuronal Dynamics,” in Handbook of dynamical systems, edited by B. Fiedler (Elsevier, 2002), pp. 93 – 146. 16 P. Shorten, and D. Wall, “A Hodgkin – Huxley model exhibiting bursting oscillations,” B. Math. Biol. 62, 695 – 715 (2000).

17 T. Erneux, and E. Reiss, “Delaying the Transition to Hopf Bifurcation by Slowly Varying theBifurcation Parameter,” in Spatial inhomogeneities and transient behaviour in chemical kinetics, edited by P. Gray, G. Nicolis, F. Baras, P. Borckmans, and S. Scott (Proc. Nonlin. Sci.) (Manchester University Press, Manchester, 1990) Chap. 18, pp. 267－278.

18 T. Erneux, E. Reiss, L. Holden, and M. Georgiou, “Slow Passage Through Bifurcations and Limit Points: Asymptotic Theory and Applications,” in Dynamic Bifurcations, Lecture Notes in Math. Vol. 1493, edited by E. Benoit (Springer, Berlin, 1991) pp. 14－28.

19 P. Ashwin, S. Wieczorek, R. Vitolo, and P. Cox, “Tipping points in open systems: Bifurcation, noise-induced and rate-dependent examples in the climate system,” Phil. Trans. R. Soc. A 370, 1166－1184 (2012).

20 A. Hodgkin, and A. Huxley, “A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve,” J. Physiol. 117, 500－544 (1952).

21 C. Börgers, An Introduction to Modeling Neuronal Dynamics (Springer,2017).

22 G. Ermentrout, and D. Terman, Mathematical Foundations of Neuroscience, Interdisciplinary Applied Mathematics Vol. 35 (Springer-Verlag,New York, 2010).

23 J. Keener, and J. Sneyd, Mathematical Physiology, Interdisciplinary Applied Mathematics Vol. 8/1 (Springer-Verlag, New York,2009).

24 J. Rinzel, “Discussion: Electrical Excitability of Cells Theory and Experiment: Review of the Hodgkin-Huxley Foundation and an Update„” B.Math. Biol. 52, 5－23 (1990).

25 B. Ingalls, Mathematical Modeling in Systems Biology: An Introduction(MIT Press, Cambridge, 2013).

26 I. Aranson, and L. Kramer, “The world of the complex Ginzburg-Landau Equation,” Rev. Mod. Phys. 74, 99－143 (2002).

27 W. Eckhaus, Studies in Non-Linear Stability Theory, Springer Tracts in Natural Philosophy Vol. 6 (Springer-Verlag, Berlin, 1965).

28 P. Manneville, Dissipative Structures and Weak Turbulence, Perspectives in Physics (Academic Press, San Diego, CA, 1990).

29 W. van Saarloos, “The Complex Ginzburg-Landau Equation for Beginners,” in Spatio-temporal patterns in nonequilibrium complex systems: NATO advanced research workshop, Santa Fe Institute Series in the Sciences of Complexity, edited by P. E. Cladis and P. Palffy-Muhoray (Addison-Wesley, 1995) pp. 19－31.

30 A. Newell, “Dynamics of patterns: A survey,” in Propagation in Systems Far from Equilibrium, Proceedings of Les Houches Workshop, edited by J. E. Wesfried, H. R. Brand, P. Manneville, G. Albinet, and N. Boccara (Springer-Verlag, Berlin, 1987) pp. 122－155.

31 G.Nicolis,Introduction to Nonlinear Science(Cambridge University Press,1995).

32 D. Walgraef, Spatio-Temporal Pattern Formation (Springer-Verlag, New York, 1997).

33 N. Toporikova, J. Tabak, M. E. Freeman, and R. Bertram, “A-type k + current can act as a trigger for bursting in the absence of a slow variable,” Neural Comput. 20, 436－451 (2008).

34 T. Vo, R. Bertram, J. Tabak, and M. Wechselberger, “Mixed mode oscillations as a mechanism for pseudo-plateau bursting,” J. Comput. Neurosci. 28, 443－458 (2010).

35 T. Vo, R. Bertram, and M. Wechselberger, “Bifurcations of canard-induced mixed mode oscillations in a pituitary lactotroph model,” Disc. Cont. Dyn. Syst. 32, 2879－2912 (2012).

36 S. Meier, J. Lancaster, and J. Starobin, “Bursting regimes in a reaction-diffusion system with action potential-dependent equilibrium,” PLoS One.10, e0122401 (2015).

37 S. Raghavachari, and J. A. Glazier, “Waves in diffusively coupled bursting cells,” Phys. Rev. Lett. 82, 2991－2994 (1999).

38 P. Lakatos, A. Shah, K. Knuth, I. Ulbert, G. Karmos, and C. Schroeder, “An oscillatory hierarchy controlling neuronal excitability and stimulus processing in the auditory cortex,” J. Neurophys. 94, 1904－1911 (2005).

39 Y. Kuramoto, Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence (Springer-Verlag, Berlin, 1984), Vol. 19.

40 M. Stich, and A. Mikhailov, “Heterogeneous pacemakers in oscillatory media,” in Dynamics and Bifurcations Of Patterns In Dissipative Systems, World Scientific Series on Nonlinear Science Vol. 12, edited by G. Dangelmayr and I. Oprea (World

Scientific, 2004) pp. 214－228.

41 S. MacNamara, and G. Strang, “Operator splitting,” in Splitting Methods in Communication, Imaging, Science, and Engineering, Scientific Computation, edited by R. Glowinski, S. Osher, and W. Yin (Springer International,2016) pp. 95－114.

42 R. Speth, W. Green, S. MacNamara, and G. Strang, “Balanced splitting and rebalanced splitting,” SIAM J. Numer. Anal. 51, 3084－3105 (2013).

43 A. Neishtadt, “On delayed stability loss under dynamical bifurcations II,” Diff. Eq. 24, 171－176 (1988).

44 S. Rudiger, E. M. Nicola, J. Casademunt, and L. Kramer, “Theory of pattern forming systems under traveling-wave forcing,” Phys.Rep.44,73－111(2007).

45 Y. Ma, “Localized Structures in Forced Oscillatory Systems,” Ph.D. thesis(UC Berkeley, 2011).

46 B. Corrette, C. Bauer, and J. Schwarz, “Electrophysiology of anterior pituitary cells,” in The Electrophysiology of Neuroendocrine Cells, edited by H. Scherubl and J. Hescheler (CRC Press, 1995) pp. 101－143.

47 The minor variations are due to the numerical sensitivity associated with using initial value solvers to follow unstable QSS － more precise measurements can be made by using boundary value solvers.

48 J. Su, “On delayed oscillation in nonspatially uniform Fitzhugh Nagumo equation,” J. Diff. Eq. 110, 38－52 (1994).

49 J. C. Tzou, M. J. Ward, and T. Kolokolnikov, “Slowly varying control parameters delayed bifurcations, and the stability of spikes in reaction diffusion systems,” Physica D 290, 24－43 (2015).

50 F. Buchholtz, M. Dolnik, and I. R. Epstein, “Diffusion-induced instabilities near a canard,” J. Phys. Chem. 99, 15093－15101 (1995).

51 M. Wechselberger, “Existence and bifurcation of canards in R3 in the case of a folded node,” SIAM J. App. Dyn. Sys. 4, 101-139 (2005).