

Bifurcaciones en redes dinámicas: Aplicación al estudio de redes de neuronas



Lorena Romero Medrano
Trabajo de fin del grado de Matemáticas
Universidad de Zaragoza

Prólogo

El funcionamiento del cerebro es un campo de investigación que actualmente se aborda desde muchas disciplinas. Entender cómo se transmite la información en una red de neuronas nos ayudará a entender cómo se transmite la información en el cerebro. Uno de estos enfoques viene dado desde las matemáticas, suponiendo la neurona como un sistema dinámico cuyo comportamiento viene determinado por un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. Uno de los modelos más utilizado es el de Hodgkin-Huxley, que con tres ecuaciones modeliza la propagación de ondas eléctricas en la neurona tras la recepción de un estímulo (potenciales de acción). Sin embargo, estudiar el comportamiento de una red de neuronas y obtener resultados analíticos, teniendo en cuenta la complejidad de su dinámica, es una tarea realmente complicada. Una de las opciones es buscar otros sistemas cuya dinámica sea más sencilla pero con la suficiente riqueza como para tener la posibilidad de encontrar en su estudio comportamientos que pueden aparecer en dinámicas más complejas, y utilizarlos como posible guía. Éste es el objetivo de este trabajo: realizaremos un análisis del sistema replicador mutador desde la perspectiva de la Teoría de Bifurcaciones para dimensión tres, que veremos que puede interpretarse como una red de tres nodos, cada uno con una dinámica determinada por una de las tres ecuaciones que forman el sistema, y, posteriormente, comprobaremos mediante un estudio cualitativo del sistema que este tipo de comportamientos también van a aparecer en una red de tres neuronas, proporcionándonos en este caso información sobre los distintos patrones de sincronización que pueden darse en dicha red.

La estructura concreta del trabajo es la siguiente.

En el primer capítulo realizamos una introducción a la Teoría de Bifurcaciones donde se muestran los conceptos necesarios sobre sistemas dinámicos para comprender qué es una bifurcación y algunos de los posibles tipos que pueden existir. Entramos a explicar de forma más concreta las bifurcaciones locales que aparecen en el estudio basándonos en los conceptos anteriores: bifurcación silla-nodo, bifurcación tridente, bifurcación transcítica S_3 -simétrica y bifurcación de Hopf.

En el siguiente capítulo se presenta el sistema replicador mutador, un modelo de dinámica de evolución de una gran población compuesta por N subpoblaciones, cada una de ellas suscrita a una estrategia competitiva distinta, aceptando que cada individuo de cada subpoblación puede cambiar de forma espontánea de una estrategia a otra. En primer lugar se describe el modelo a estudiar y los resultados que motivan el análisis del mismo. Posteriormente mostramos un estudio de bifurcaciones de puntos de equilibrio y órbitas periódicas del sistema para dos y tres dimensiones, apoyándonos en los conceptos de Teoría de Bifurcaciones definidos previamente. Este capítulo se basa fundamentalmente en los resultados obtenidos en [20] y [21], probando finalmente dos teoremas que nos garantizan existencia y unicidad de ciclos límite en el sistema replicador mutador para dimensión tres.

Por último, en el tercer capítulo presentaremos la neurona como un sistema dinámico cuyo comportamiento viene determinado por un sistema de tres ecuaciones diferenciales no lineales dependientes de parámetros. En [15] consideran una pequeña red de tres neuronas y observan qué tipos de patrones de sincronización pueden darse entre ellas, a través del análisis de los desfases entre las mismas. Comentaremos algunos de los resultados obtenidos en [15] donde podremos ver que, en dinámicas más complejas como ésta, se tienen resultados similares a los obtenidos en dinámicas más sencillas, como los mostrados en el Capítulo 2 para el sistema replicador mutador al conectar tres nodos.

Summary

How the brain works is a field of research which is currently addressed from very different disciplines. Understanding how the information is beamed in a neural network will help us to understand how the information is beamed in the brain. One of these approaches is given from the mathematics, assuming the neuron as a dynamical system whose behaviour is determined by a nonlinear differential equation system. One of the most used models is the Hodgkin- Huxley model, modelling with a three equation system the propagation of electric waves in the neuron after the reception of a stimulus (action potentials). However, studying the behaviour of a neural network and obtaining analytical results is a very complicated task, particularly considering the complexity of the dynamic. One of the options is to search for other systems whose dynamic is simpler but rich enough to be able to find behaviours which may appear in the analysis of more complex dynamics, and use them as a reference . This is the objective of this paper: we make an analysis of the replicator-mutator system from the bifurcation theory perspective for the three dimensional case, which we will see that it can be interpreted as a three-node network, each one with a dynamic determined by one of the three equations which form the system; and later we verify through a qualitative study of the system that this kind of behaviours will also be observed in a three-neuronal cell network, in this case providing us with some information about the different synchronization patterns that can be observed in this network.

Bifurcation Theory

Now consider a continuous-time dynamical system that depends on parameters

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}, \alpha)$$

where $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ y $\alpha \in \mathbb{R}^m$ represent phase variables and parameters, respectively. A dynamical system $\{T, \mathbb{R}^n, \phi^t\}$ is called locally **topologically equivalent** near an equilibrium x_0 to a dynamical system $\{T, \mathbb{R}^n, \phi^t\}$ near an equilibrium y_0 if there exists a homomorphism $h : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ that is defined in a neighborhood $U \subset \mathbb{R}^n$ of x_0 , satisfies $y_0 = h(x_0)$ and maps orbits of the first system in U onto orbits of the second system in $V = h(U) \subset \mathbb{R}^n$ preserving the direction of time. The appearance of a topologically nonequivalent phase portrait under variation of parameters is called a **bifurcation** and a **local bifurcation** is a bifurcation that can be analysed purely in terms of a change in the linearisation around single invariant set or attractor. In Chapter 1, we will introduce some local bifurcations. In particular, those that will appear in our study: saddle-node bifurcation, pitchfork bifurcation, S_3 -symmetric transcritical bifurcation and Hopf bifurcation, which are codimension-one bifurcations of fixed points and periodic orbits.

Replicator-Mutator dynamics

Consider a large population of agents and N distinct strategies S_i , $i = 1, \dots, N$. Let strategy frequency $x_i \in [0, 1]$ be the fraction of individuals in the population with strategy S_i such that $\sum_{i=1}^N x_i = 1$. Let the

distribution vector $\mathbf{x} = [x_1, \dots, x_N]^T$. The **fitness** f_i of agents with strategy S_i is given by

$$f_i = \sum_{k=1}^N b_{ik} x_k. \quad (1)$$

Let $\mathbf{f} = [f_1, \dots, f_N]^T$. Then $\mathbf{f} = B\mathbf{x}$, where $B = [b_{ij}] \in \mathbb{R}^{N \times N}$, and the **average population fitness** is $\phi = \mathbf{f}^T \mathbf{x} = \mathbf{x}^T B \mathbf{x}$. B is known as the **payoff matrix** where $b_{ij} \geq 0$ represents the payoff to an agent with strategy S_i on interacting with an agent with strategy S_j . The payoff matrix B can be interpreted from a graph theoretic perspective as the adjacency matrix of a directed graph. The nodes of the graph corresponds to the strategies S_i and the payoffs b_{ij} corresponds to the weight of a directed edge from node S_i to node S_j . In this study we have considered the payoff matrices B which has in every row and column at least one nonzero off-diagonal element.

Next we define q_{ij} to be the probability that agents with strategy S_i mutate spontaneously to strategy S_j . In this paper we define each element depending on a **mutation parameter** $\mu \in [0, 1]$ as follows

$$q_{ii} = 1 - \mu, \quad q_{ij} = \frac{\mu b_{ij}}{\sum_{k \neq i} b_{ik}} \text{ para } i \neq j. \quad (2)$$

The replicator-mutator dynamics describe the dynamics of the population distribution \mathbf{x} as a result of replication driven by fitness \mathbf{f} and mutation driven by Q :

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^N x_j f_j(x) q_{ij} - x_i \phi =: g_i(x) \text{ para } i = 1, \dots, N. \quad (3)$$

Define the n -simplex as $\Delta_n = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^{n+1} \mid x_i \geq 0, \mathbf{x}^T \mathbf{1} = 1\}$ where $\mathbf{1}$ is a column vector of ones of appropriate dimension. The dynamics evolve on the $(N-1)$ -dimensional simplex space, so the N -dimensional dynamics can be reduced to an $(N-1)$ -dimensional system of equations:

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= h_i(\tilde{\mathbf{x}}), \quad i \in \{1, 2, \dots, N-1\}, \\ h_i(\tilde{\mathbf{x}}) &:= g_i \left(x_1, x_2, \dots, x_{N-1}, 1 - \sum_{j=1}^{N-1} x_j \right) \end{aligned} \quad (4)$$

where $\tilde{\mathbf{x}} = [x_1, \dots, x_{N-1}]^T$ and $\mathbf{h} : \mathbb{R}^{N-1} \rightarrow \mathbb{R}^{N-1}$.

The motivation to prove the existence of limit cycles in replicator-mutator dynamics comes in part from simulations of the dynamics 4 for random payoff matrices, which frequently exhibit oscillations. In the second section of Chapter 2 we show some of these simulations.

In the third section, we make a bifurcation analysis of the $N = 2$ strategies case, in which we can observe that the system has a pitchfork bifurcation at $\mu = 0, 2$. Next, we analyse the $N = 3$ strategies case, and we obtain some results. We make some simulations of the system with circulant payoff matrices, depending on the connections of the three nodes. It's important to remark the all-to-all and the directed cycle interconnection cases. In the first one, the replicator-mutator dynamics has two bifurcation points: in one of them, it suffers a S_3 -symmetric transcritical bifurcation and in the other point six equilibria disappear via three symmetric saddle-node bifurcations. In the other one, the equilibrium that we call \mathbf{x}_{mix} exists for all values of μ . At the first bifurcation point, three symmetric saddle-node bifurcations occur and stable limit cycles appear about \mathbf{x}_{mix} . These are followed by a Hopf bifurcation at the second bifurcation point, where \mathbf{x}_{mix} changes stability from an unstable to a stable focus and the limit cycles disappear. In the final part of the chapter, we include some lemmas (and their proofs) which are necessary to prove two theorems that give us necessary conditions and sufficient conditions for the existence of limit cycle in the replicator-mutator dynamics with directed cycle interconnection among three nodes.

Three-neuronal cell network

A central pattern generator (CPG) is a circuit of neuronal cells whose synergetic interactions can autonomously produce rhythmic patterns of activity that determine some vital motor behaviours. Individual neurons can generate various complex oscillations known as bursting, formed by alternating fast repetitive spiking and quiescent or subthreshold oscillatory phases. We are interested in exploring the constituent building blocks -or “motifs”- that may make up more complex CPG circuits, and the dynamic principles behind stable patterns of bursting that may co-exist in the circuit’s repertoire of available states. We will refer to such multi-stable rhythmic patterns as “polyrhythms”. We consider the range of basic motifs comprising three biophysical neurons and their chemical synapses. The objective is to gain insight into the rules governing pattern formation in complex networks of neurons, for which we should first investigate the rules underlying the emergence of cooperative rhythms in smaller network motifs. In this chapter we present the neuron as a dynamical system whose behaviour is determined by a three nonlinear differential equations system with parameter dependence. The most important model of a neuron is the Hodgkin-Huxley model and in the third chapter, we use a model derived from it:

$$\begin{aligned} C \frac{dV}{dt} &= -I_{Na} - I_{K2} + I_L - I_{app} - I_{syn} \\ \tau_{Na} \frac{dh_{Na}}{dt} &= h_{Na}^{\infty}(V) - h \\ \tau_{K2} \frac{dm_{K2}}{dt} &= m_{K2}^{\infty}(V) - m_{K2} \end{aligned} \quad (5)$$

In [15], they apply a novel computational tool that reduces the problem of stability and existence of bursting rhythms in large networks to the bifurcation analysis of fixed points and invariant circles of Poincaré return maps. The phase relationships between the coupled cells are defined through specific events $\{\tau_1^{(n)}, \tau_2^{(n)}, \tau_3^{(n)}\}$, when their voltages cross a threshold from below. We define a sequence of phase lags by the delays in burst initiations relative to that of the reference cell 1, normalized over the current network period or the burst recurrent times for the reference cell as follows:

$$\Delta_{\phi_{21}}^{(n)} = \frac{\tau_{21}^{(n+1)} - \tau_{21}^{(n)}}{\tau_1^{(n+1)} - \tau_1^{(n)}} \quad y \quad \Delta_{\phi_{31}}^{(n)} = \frac{\tau_{31}^{(n+1)} - \tau_{31}^{(n)}}{\tau_1^{(n+1)} - \tau_1^{(n)}} \quad \text{mod}(1)$$

An ordered pair, $M_n = (\Delta_{\phi_{21}}^{(n)}, \Delta_{\phi_{31}}^{(n)})$, defines a forward iterate, or a phase point, of the Poincaré return map for the phase lags $\Pi : M_n \rightarrow M_{n+1}$. A sequence $\{(\Delta_{\phi_{21}}^{(n)}, \Delta_{\phi_{31}}^{(n)})\}_{n=0}^N$, yields a forward phase lag trajectory of the Poincaré return map on a T^2 with phases defined on mod 1.

In Chapter 3 we show some simulations of phase portraits of the Poincaré return map Π for different kinds of interconnections among the three cells. In one of them, we can see that the phase lags converge to several phase locked states after 90 bursts cycles. The phase lag Poincaré map reveals five stable fixed points, corresponding to different synchronization patterns. At the end of the chapter, there is other simulation. It shows that, for a different connection and bifurcation parameter, the system has a supercritical Hopf bifurcation.

Finally, we can conclude that some behaviours observed in a network whose nodes has a simple dynamic can be observed in other ones with more complex dynamic. The difference is that in the simplest one, we can obtain some analytical results and in the complex one we have to be content with a qualitative analysis, at least for now. However, it is enough information to confirm us that analyse simplest dynamical systems is a right track for gaining insight in the research of other complex ones.

Índice general

Prólogo	III
Summary	V
1. Teoría de Bifurcaciones	1
1.1. Conceptos básicos	1
1.2. Bifurcaciones locales	2
1.2.1. Bifurcación silla-nodo	2
1.2.2. Bifurcación tridente	3
1.2.3. Bifurcación transcítica S_3 -simétrica	5
1.2.4. Bifurcación de Hopf	6
2. Sistema Replicador Mutador	9
2.1. Presentación del modelo	9
2.2. Motivación del análisis del modelo	11
2.3. Análisis del sistema y bifurcaciones	12
2.3.1. Caso $N = 2$ estrategias	13
2.3.2. Caso $N = 3$ estrategias	15
3. Red de tres neuronas	25
3.1. Presentación del modelo utilizado en el estudio	26
3.2. Red de tres neuronas	27
3.2.1. Comentario sobre los diagramas obtenidos	28
Apéndice: Herramientas utilizadas	33
Bibliografía	34

Capítulo 1

Teoría de Bifurcaciones

En este capítulo vamos a realizar una introducción a la Teoría de Bifurcaciones. En primer lugar definiremos algunos conceptos básicos y posteriormente presentaremos distintos tipos de bifurcaciones de puntos de equilibrio y órbitas periódicas que aparecen en los estudios de los capítulos 2 y 3.

1.1. Conceptos básicos

Definición 1.1.1. *Un sistema dinámico es una terna $\{T, S, \phi^t\}$ donde $T = \mathbb{R}$ o \mathbb{Z} , S es el espacio de fases y ϕ^t es una familia de aplicaciones $\phi^t : S \rightarrow S$ definida para cada $t \geq 0$ que satisface:*

(I) $\phi^0 = Id_S$;

(II) $\phi^{t_1+t_2} = \phi^{t_1} \circ \phi^{t_2}$, $\forall t_1, t_2 \geq 0$.

Si $T = \mathbb{Z}$ se dice sistema dinámico en tiempo discreto y viene expresado por una ecuación recursiva. Por otro lado, si $T = \mathbb{R}$, se dice sistema dinámico en tiempo continuo y viene expresado por una ecuación diferencial ordinaria. Consideremos ahora un sistema dinámico en tiempo continuo dependiente de parámetros

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}, \alpha)$$

donde $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$ y $\alpha \in \mathbb{R}^m$ representan el espacio de variables y parámetros respectivamente.

Definición 1.1.2. *Un sistema dinámico $\{T, \mathbb{R}^n, \phi^t\}$ es **topológicamente equivalente** cerca de un equilibrio x_0 a un sistema dinámico $\{T, \mathbb{R}^n, \phi^t\}$ cerca de un equilibrio y_0 si existe un homeomorfismo $h : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ tal que:*

(I) *está definido en un entorno $U \subset \mathbb{R}^n$ de x_0 ;*

(II) *satisface $y_0 = h(x_0)$;*

(III) *hace corresponder las órbitas del primer sistema en el entorno U con órbitas del segundo sistema en el entorno $V = h(U) \subset \mathbb{R}^n$, preservando la orientación de las trayectorias.*

Consideremos el retrato de fases del sistema dinámico anterior. A medida que los parámetros varían, el retrato de fases del sistema también varía. Ante esto hay dos posibilidades: que el sistema se mantenga topológicamente equivalente al inicial, o que su topología cambie.

Definición 1.1.3. *La aparición de un retrato de fases del sistema que no es topológicamente equivalente al inicial debida a la variación de parámetros se llama **bifurcación**.*

En particular, los puntos fijos del sistema pueden crearse o desaparecer, o puede cambiar su estabilidad. Podemos clasificar las bifurcaciones en dos tipos:

Definición 1.1.4. *Una **bifurcación local** es aquella que puede ser analizada completamente mediante cambios en las propiedades de la estabilidad local, bien sean éstas de puntos de equilibrio, órbitas locales u otros conjuntos invariantes, conforme los parámetros atraviesan umbrales críticos. Por otro lado, una **bifurcación global** ocurre cuando grandes conjuntos invariantes, como órbitas periódicas, colisionan con equilibrios. Esto causa cambios en la topología de las trayectorias en el espacio de fases que no pueden ser restringidos a un pequeño entorno, como ocurre con las bifurcaciones locales.*

Algunos ejemplos de bifurcación local son la bifurcación silla-nodo, bifurcación tridente, de duplicación de periodo o la bifurcación de tipo Hopf. Por otra parte, ejemplos de bifurcación global son las bifurcaciones homoclínicas y heteroclínicas. (Véase [1, 2])

En este trabajo estudiaremos únicamente bifurcaciones locales. Definimos en lo que sigue dos conceptos importantes para la realización del análisis y la visualización de las bifurcaciones.

Definición 1.1.5. *Un **diagrama de bifurcación** de un sistema dinámico es una estratificación de su espacio de parámetros inducida por la equivalencia topológica, junto con los retratos de fase representativos de cada estrato.*

Es decir, se trata de una representación de conjuntos invariantes del sistema frente a un parámetro de bifurcación μ , indicando la estabilidad.

Definición 1.1.6. *La **codimensión** de un punto de bifurcación es la diferencia entre la dimensión del espacio de parámetros y el correspondiente conjunto de bifurcación.*

Alternativamente, la codimensión de una bifurcación es el número de parámetros que necesitamos variar para añadir de manera genérica la bifurcación al sistema.

Definición 1.1.7. *La **forma normal** de una bifurcación de codimensión k es un sistema universal con k pequeños parámetros y sólo las no linealidades esenciales de forma que todo sistema que sufra la bifurcación sea topológicamente equivalente a la forma normal.*

El concepto de forma normal es un concepto fundamental a la hora de identificar las distintas bifurcaciones.

1.2. Bifurcaciones locales

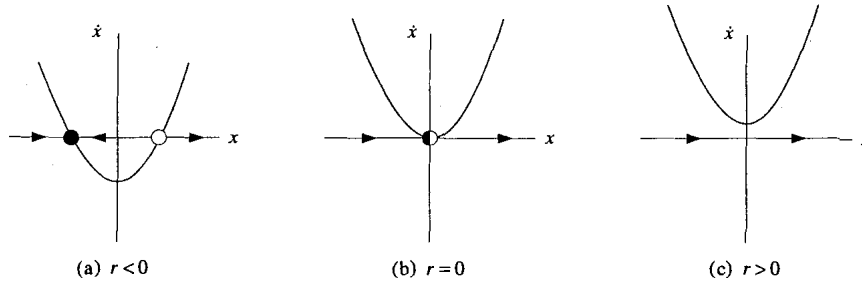
Como hemos dicho previamente, en este trabajo solo vamos a estudiar bifurcaciones locales. En esta sección presentaremos algunas de las bifurcaciones de codimensión uno de puntos fijos y órbitas periódicas más comunes y que posteriormente aparecerán en el estudio de sistemas concretos: bifurcación silla-nodo, bifurcación tridente, bifurcación transcítica S_3 -simétrica y bifurcación de Hopf.

1.2.1. Bifurcación silla-nodo

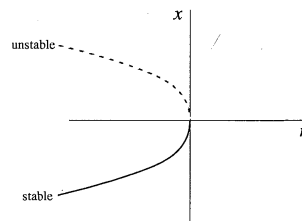
La bifurcación silla-nodo es el mecanismo básico por el cual puntos de equilibrio son creados y destruidos. El ejemplo prototipo de bifurcación silla-nodo viene dado por el sistema unidimensional siguiente:

$$\dot{x} = r + x^2, \quad r \in \mathbb{R}. \quad (1.1)$$

El parámetro r puede ser positivo, negativo o cero, y en función de eso varía el número de puntos de equilibrio del sistema y su estabilidad.



Vemos como a medida que el parámetro de bifurcación r aumenta acercándose a cero, los dos puntos de equilibrio del sistema (uno estable y otro inestable) se acercan el uno hacia el otro colisionando para $r = 0$ y desapareciendo en cuanto r toma valores positivos. En este caso por tanto la bifurcación se produce para $r = 0$. Otra forma de visualizar la bifurcación es mediante el diagrama de bifurcación.



Teorema 1.2.1 (Forma normal para la bifurcación silla-nodo). *Supongamos el sistema dinámico unidimensional*

$$\dot{x} = f(x, r) \quad \text{con} \quad x \in \mathbb{R}, r \in \mathbb{R}, \quad (1.2)$$

con f suficientemente diferenciable tal que para $r = 0$ posee un equilibrio en $x = 0$ con $f_x(0, 0) = 0$. Si el sistema satisface las condiciones de no degeneración:

$$(SN.1) \quad a(0) = \frac{1}{2} f_{xx}(0, 0) \neq 0,$$

$$(SN.2) \quad f_r(0, 0) \neq 0,$$

entonces el sistema es topológicamente equivalente cerca del origen a la forma normal

$$\dot{\eta} = \beta \pm \eta^2$$

Podemos encontrar la caracterización del caso multidimensional en [4].

1.2.2. Bifurcación tridente

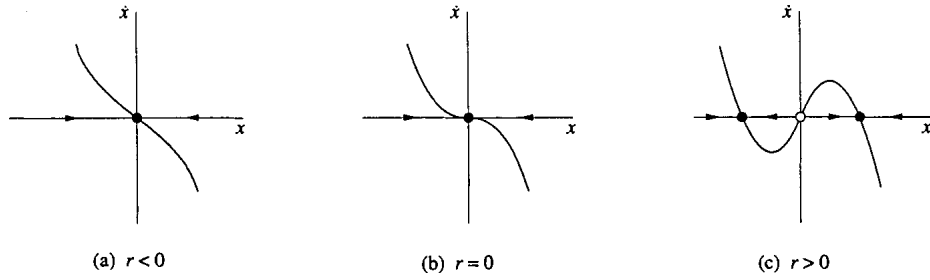
Esta bifurcación es común en problemas físicos que poseen simetrías. Por ejemplo, muchos problemas tienen simetría espacial a izquierda y a derecha; en estos casos, los puntos de equilibrio tienden a aparecer y a desaparecer en parejas simétricas. Hay dos tipos de bifurcaciones tridente: supercrítica y subcrítica.

Bifurcación tridente supercrítica

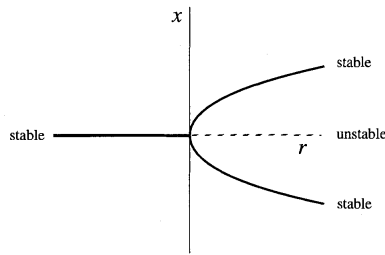
La forma normal de la bifurcación tridente supercrítica viene dada por

$$\dot{x} = rx - x^3 \quad (1.3)$$

Notar que es invariante bajo el cambio $x \rightarrow -x$, lo que expresa matemáticamente la simetría respecto del eje x mencionada previamente. Más técnicamente se dice que el campo vectorial es equivariante.



Vemos que cuando $r < 0$, el origen es el único punto de equilibrio, y es estable. Cuando $r > 0$ se convierte en inestable y aparecen dos nuevos puntos de equilibrio estables, uno a cada lado del origen, colocados simétricamente en $x^* = \pm\sqrt{r}$. En la imagen siguiente se muestra el diagrama de bifurcación de la forma normal (1.3).

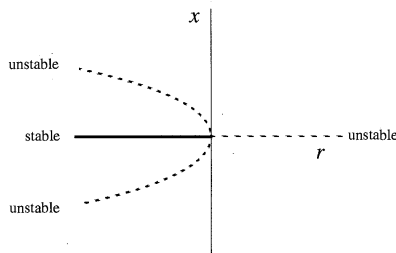


Bifurcación tridente subcrítica

La forma normal de la bifurcación tridente subcrítica viene dada por

$$\dot{x} = rx + x^3 \quad (1.4)$$

Este caso es muy similar al anterior. La diferencia la encontramos en que ahora, para $r < 0$ hay tres equilibrios: el origen, que es estable, y dos inestables situados de forma simétrica a ambos lados del origen en $x^* = \pm\sqrt{-r}$. En el momento en que r toma el valor 0 los equilibrios inestables colisionan con el origen y desaparecen, mientras que el origen continúa siendo punto de equilibrio del sistema, aunque ahora es inestable. En la imagen siguiente se muestra el diagrama de bifurcación de la forma normal (1.4).



Teorema 1.2.2 (Definición formal de una bifurcación tridente). *Dada la ecuación*

$$\dot{x} = f(x, r), \quad x \in \mathbb{R}, \quad r \in \mathbb{R}$$

satisfaciendo $-f(x, r) = f(-x, r)$ y las condiciones

$$\frac{\partial f}{\partial x}(0, r_0) = 0, \quad \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(0, r_0) = 0, \quad \frac{\partial^3 f}{\partial x^3}(0, r_0) \neq 0, \quad \frac{\partial f}{\partial r}(0, r_0) = 0, \quad \frac{\partial^2 f}{\partial r \partial x}(0, r_0) \neq 0$$

entonces el sistema tiene una bifurcación tridente en $(x, r) = (0, r_0)$. La forma de la bifurcación viene dada por el signo de la tercera derivada:

$$\frac{\partial^3 f}{\partial x^3}(0, r_0) \begin{cases} < 0, & \text{tridente supercrítica,} \\ > 0, & \text{tridente subcrítica.} \end{cases}$$

1.2.3. Bifurcación transcítica S_3 -simétrica

Esta bifurcación es menos común pero la incluimos puesto que aparece en el estudio. Se trata también de una bifurcación de codimensión uno y es habitual en sistemas con simetría. Para entenderla mejor vamos a hablar brevemente sobre otra bifurcación más común que no hemos explicado: la bifurcación transcítica. Se explica con más detalle en [3].

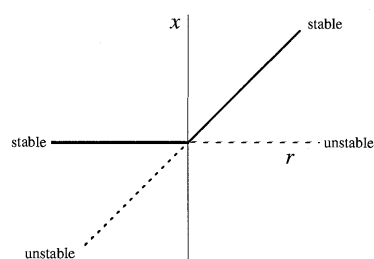
Bifurcación transcítica

Esta bifurcación tiene dos particularidades: por un lado, uno de los puntos de equilibrio del sistema sigue siendo punto de equilibrio para todos los valores del parámetro de bifurcación, aunque cambia su estabilidad cuando la bifurcación se produce. Por otro lado, tanto el número de puntos de equilibrio como el de puntos estables e inestables del sistema antes y después de producirse la bifurcación es el mismo.

La forma normal de la bifurcación transcítica es

$$\dot{x} = rx - x^2, \quad r \in \mathbb{R}.$$

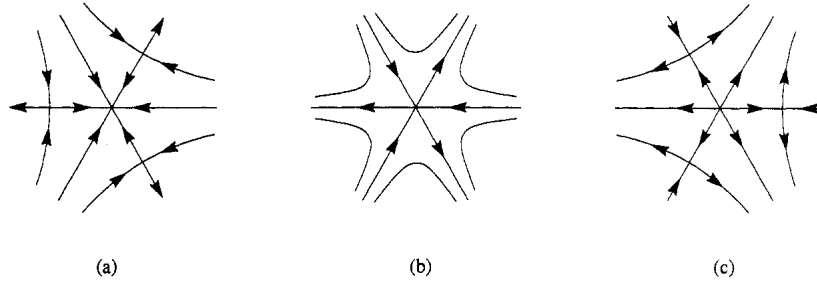
A continuación se muestra el diagrama de bifurcación de la forma normal anterior.



Se observa como para valores negativos del parámetro de bifurcación r , el sistema tiene dos puntos de equilibrio en $x^* = 0$ y $x^* = r$, estable e inestable respectivamente. Tras pasar el valor crítico de la bifurcación, vemos que siguen existiendo los dos puntos de equilibrio, pero que han intercambiado su estabilidad.

Veamos entonces la **bifurcación transcítica S_3 -simétrica**. En este caso, de nuevo hay un punto de equilibrio que existe para todos los valores del parámetro de bifurcación y que, cuando dicha bifurcación se produce, cambia su estabilidad. La diferencia está en que el cambio se produce cuando, al variar el parámetro de bifurcación, colisionan con él tres puntos de equilibrio que están situados de manera simétrica alrededor de dicho equilibrio.

En la imagen siguiente tenemos un ejemplo del retrato de fase antes, durante y después de una bifurcación transcítica S_3 -simétrica.



Vemos cómo antes de producirse la bifurcación tenemos tres puntos silla localizados de forma simétrica alrededor del origen, que es estable y que, tras producirse la bifurcación, cambia a inestable y aparecen tres nuevos puntos silla.

1.2.4. Bifurcación de Hopf

Sea un sistema bidimensional dependiente de un parámetro con un punto de equilibrio. A medida que hacemos variar dicho parámetro, este punto puede perder su estabilidad. La clave está en los valores propios de la matriz Jacobiana: la bifurcación correspondiente a la presencia de valores propios $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, $\omega_0 > 0$ es llamada bifurcación de Hopf. Es decir, la bifurcación se da cuando tenemos dos valores propios complejos conjugados que cruzan el eje imaginario a medida que el parámetro de bifurcación varía.

Definición 1.2.3. Un *ciclo límite* es una órbita periódica del sistema que es un conjunto límite de otras trayectorias.

Definición 1.2.4. Una *bifurcación de Hopf* es el nacimiento de un ciclo límite a partir de un equilibrio en un sistema dinámico cuando dicho equilibrio cambia su estabilidad vía una pareja de valores imaginarios puros conjugados.

Así, la bifurcación de Hopf está asociada con la aparición de órbitas o ciclos límite estables o inestables, y gracias a ella podemos garantizar la existencia de ciclos límite en sistemas de dimensión mayor que el caso planar, el cual queda recogido en el Teorema de Poincaré-Bendixon (2.3.3). Por tanto el estudio de esta bifurcación nos proporciona también una herramienta con la que justificar la aparición de ciclos límite en sistemas de dimensión mayor que dos.

Las bifurcaciones de Hopf también pueden ser de dos tipos, como ocurría con la bifurcación tridente: supercríticas o subcríticas, dependiendo si el ciclo límite resulta estable o inestable respectivamente.

Definimos a continuación lo que se conoce como primer coeficiente de Lyapunov, y que nos dirá ante qué tipo de bifurcación de Hopf nos encontramos.

Definición 1.2.5 (Primer coeficiente de Lyapunov para $\alpha = 0$). Consideramos el desarrollo de Taylor de $f(x, 0)$ en $x = 0$,

$$f(x, 0) = A_0 x + \frac{1}{2} B(x, x) + \frac{1}{6} C(x, x, x) + O(\|x\|^4),$$

donde $B(x, y)$ y $C(x, y, z)$ son las funciones multilineales con componentes,

$$B_j(x, y) = \sum_{k,l=1}^n \frac{\partial^2 f_j(\xi, 0)}{\partial \xi_k \partial \xi_l} \Big|_{\xi=0} x_k y_l,$$

$$C_j(x, y, z) = \sum_{k,l,m=1}^n \frac{\partial^3 f_j(\xi, 0)}{\partial \xi_k \partial \xi_l \partial \xi_m} \Big|_{\xi=0} x_k y_l z_m,$$

donde $j = 1, \dots, n$. Sea $q \in \mathbb{C}^n$ un autovector complejo de la matriz jacobiana $A_0 = A(0)$ correspondiente al autovalor $i\omega_0$: $A_0 q = i\omega_0 q$. Sea $p \in \mathbb{C}^n$ el autovector adjunto que satisface $A_0^T p = -i\omega_0 p$, $\langle p, q \rangle = 1$.

Entonces se define el **primer coeficiente de Lyapunov** como,

$$l_1(0) = \frac{1}{2\omega_0} \text{Re} [\langle p, C(q, q, \bar{q}) \rangle - 2\langle p, B(q, A_0^{-1}B(q, \bar{q})) \rangle + \langle p, B(\bar{q}, (2i\omega_0 I_n - A_0)^{-1}B(q, q)) \rangle]$$

Notar que el valor (pero no el signo) de $l_1(0)$ depende del autovector q escogido. Una forma de eliminar la ambigüedad es tomar el vector normalizado $\langle q, q \rangle = 1$.

Teorema 1.2.6 (Forma normal para la bifurcación de Hopf). *Dado el sistema bidimensional*

$$\dot{\mathbf{x}} = f(\mathbf{x}, r), \quad \mathbf{x} \in \mathbb{R}^2, r \in \mathbb{R},$$

con f suficientemente diferenciable, tal que para $|r|$ pequeño posee un equilibrio en $\mathbf{x} = (0, 0)$ con valores propios de la matriz jacobiana de f en $\mathbf{x} = 0$,

$$\lambda_{1,2}(\alpha) = \mu(\alpha) \pm i\omega(\alpha),$$

que se hacen imaginarios puros para $\alpha = 0$, es decir, $\mu(0) = 0$ y $\omega(0) = \omega_0 > 0$. Si el sistema satisface las condiciones de no degeneración:

(H.1) $l_1(0) \neq 0$, con $l_1(\alpha)$ primer coeficiente de Lyapunov,

(H.2) $\mu'(0) \neq 0$,

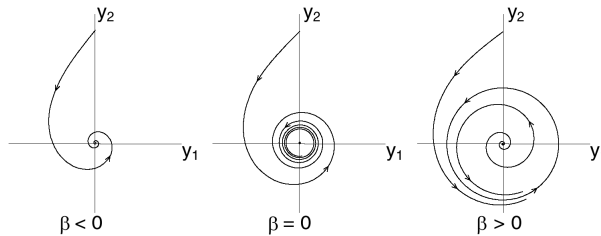
Entonces el sistema es topológicamente equivalente a la forma normal

$$\begin{aligned} \dot{y}_1 &= \beta y_1 - y_2 + \sigma y_1(y_1^2 + y_2^2) \\ \dot{y}_2 &= y_1 + \beta y_2 + \sigma y_2(y_1^2 + y_2^2) \end{aligned}$$

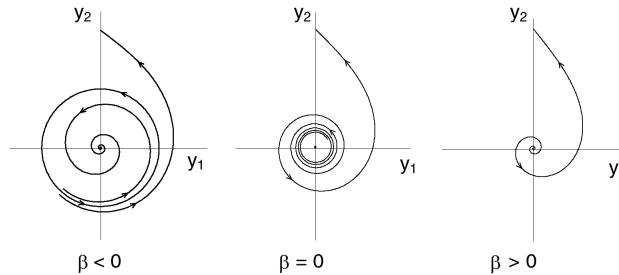
donde $\mathbf{y} = (y_1, y_2) \in \mathbb{R}^2$, $\beta \in \mathbb{R}$, $\sigma = \text{signo } l_1(0) = \pm 1$.

Así, el signo del primer coeficiente de Lyapunov nos dice de qué tipo es la bifurcación de Hopf:

Si $\sigma = -1$: Vemos que para $\beta < 0$ el origen en la forma normal es estable y que, tras la bifurcación en $\beta = 0$ pierde la estabilidad surgiendo, además, un ciclo límite estable asociado a él, situación que se mantiene $\forall \beta > 0$. Ésta sería una **bifurcación de Hopf supercrítica**.



Si $\sigma = +1$: Vemos que para $\beta < 0$ el sistema presenta un ciclo límite inestable asociado a un punto crítico estable y que, después de producirse la bifurcación en $\beta = 0$, el ciclo límite desaparece y el punto crítico que previamente era estable pasa a ser inestable para $\beta > 0$. Ésta sería una **bifurcación de Hopf subcrítica**.



Podemos encontrar la caracterización del caso multidimensional en [5].

Capítulo 2

Sistema Replicador Mutador

La teoría de la evolución de Darwin está basada en tres principios fundamentales: reproducción, mutación y selección, que describen cómo las poblaciones cambian en el tiempo y cómo nuevas estructuras sustituyen a las viejas.

Los sistemas dinámicos evolutivos son el resultado de intentar modelar estos principios básicos de selección natural en un marco matemático en el que puedan ser simulados, interpretados y frecuentemente analizados de forma rigurosa. La teoría neutralista de la evolución de Kimura, la selección de parentesco de Hamilton y la teoría evolutiva de John Maynard están basadas en descripciones matemáticas de la dinámica de la evolución. [8]

Los sistemas replicadores son el modelo más simple de dinámica de evolución de una gran población compuesta por N subpoblaciones, cada una de ellas subscrita a una estrategia competitiva distinta. Sin embargo, el interés aparece cuando dotamos a cada individuo de cada subpoblación de la posibilidad de cambiar espontáneamente de estrategia. Es decir, los sistemas replicadores mutadores modelan las interacciones entre distintas subpoblaciones y determinan cómo cada subpoblación cambia de tamaño como consecuencia de estas interacciones. Aparecen en varios contextos biológicos como la genética de poblaciones [6], bioquímica y modelos de la evolución del lenguaje [7].

En este capítulo realizaremos un estudio de bifurcaciones de puntos de equilibrio y órbitas periódicas del sistema replicador mutador para dos y tres dimensiones, apoyándonos en los conceptos de Teoría de Bifurcaciones definidos previamente. Este capítulo se basa fundamentalmente en los resultados obtenidos en [20] y [21].

2.1. Presentación del modelo

En este apartado daremos los detalles del sistema replicador mutador utilizado y el espacio de fases en el que se desarrolla.

Consideremos una población grande de individuos y N estrategias distintas S_i , $i = 1, 2, \dots, N$. Denotaremos por $x_i \in [0, 1]$ a la frecuencia de cada una de las estrategias, es decir, la fracción de individuos de la población con estrategia S_i , que satisfarán por tanto $\sum_{i=1}^N x_i = 1$. De esta forma, la conveniencia f_i de los individuos con estrategia S_i viene dada por:

$$f_i = \sum_{k=1}^N b_{ik} x_k. \quad (2.1)$$

Es decir, sea $\mathbf{x} = [x_1, \dots, x_N]^T$ el **vector de distribución de la población**, entonces el **vector de conveniencia** $\mathbf{f} = [f_1, \dots, f_N]^T$ vendrá dado por $\mathbf{f} = B\mathbf{x}$, donde $B = [b_{ij}] \in \mathbb{R}^{N \times N}$ con $b_{ij} \geq 0$ es la llamada **matriz de recompensas**, y cada b_{ij} representa la recompensa que recibe un individuo con estrategia S_i al interactuar con un individuo con estrategia S_j . A partir de lo anterior definimos también la **media de conveniencia de la población**

$$\phi = \mathbf{f}^T \mathbf{x} = \mathbf{x}^T B \mathbf{x}. \quad (2.2)$$

Asumiremos que las recompensas son todas no negativas y que un individuo recibe una recompensa máxima (normalizando a 1) al interactuar con otros individuos con la misma estrategia que él. De esta forma B satisface:

$$b_{ii} = 1, \quad b_{ij} \in [0, 1] \text{ para } i \neq j. \quad (2.3)$$

La matriz de recompensas B puede interpretarse, desde la perspectiva de la Teoría de Grafos, como la matriz adyacente de un grafo dirigido. Los nodos del grafo corresponden a cada una de las estrategias S_i , los elementos b_{ij} fuera de la diagonal son los pesos de cada una de las aristas dirigidas del grafo desde el nodo S_i al nodo S_j y los elementos de la diagonal b_{ii} son los pesos de los ciclos que van de un nodo a él mismo.

Esta interpretación es importante en el análisis de este trabajo puesto que supone una buena herramienta para facilitar la visualización de la estructura de la matriz B , y con ello reducir el estudio de todas las matrices al estudio únicamente de las distintas topologías de un grafo para una dimensión determinada.

Nos restringiremos a estudiar las matrices B que posean en cada fila y columna al menos un elemento de fuera de la diagonal que sea distinto de cero. Desde nuestra interpretación como grafo esto se traduce como que cada nodo del grafo posea al menos una arista que sale de él y otra que llega a él.

Pasamos ahora a definir la **matriz de mutación** $Q = [q_{ij}] \in \mathbb{R}^{N \times N}$. Cada uno de los elementos q_{ij} de esta matriz se definen como la probabilidad de que un individuo con estrategia S_i cambie espontáneamente a una estrategia S_j . Así, para cada $i = 1, \dots, N$ tenemos que $\sum_{j=1}^N q_{ij} = 1$, y por tanto la matriz Q es estocástica por filas. Cada uno de los elementos de la matriz Q están definidos en términos de un parámetro $\mu \in [0, 1]$ llamado **parámetro de mutación**. Éste representa la probabilidad de error en la replicación, siendo por tanto el caso $\mu = 0$ el de perfecta replicación y no mutación, y el caso $\mu = 1$ el de mutación pura.

En este trabajo la matriz de mutación Q ha sido tomada particularmente de forma que sus elementos sean dependientes no solo del parámetro de mutación sino también de las distintas recompensas b_{ij} como sigue:

$$q_{ii} = 1 - \mu, \quad q_{ij} = \frac{\mu b_{ij}}{\sum_{k \neq i} b_{ik}} \text{ para } i \neq j. \quad (2.4)$$

Con la elección de esta matriz Q conseguimos que la mutación espontánea a estrategias alternativas esté determinada a favor de las estrategias que supongan una recompensa mayor.

Ahora, definidos cada uno de los elementos que aparecerán en el modelo, pasamos a ver la forma del sistema. Éste describe la dinámica de la distribución de la población \mathbf{x} como resultado de la replicación y la mutación conducidas por el vector de conveniencia \mathbf{f} y la matriz de mutación Q respectivamente. Cada una de las ecuaciones de un sistema replicador mutador es de la forma:

$$\dot{x}_i = \sum_{j=1}^N x_j f_j(\mathbf{x}) q_{ij} - x_i \phi =: g_i(\mathbf{x}) \text{ para } i = 1, \dots, N. \quad (2.5)$$

Definimos el n -simplex como $\Delta_n = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^{n+1} \mid x_i \geq 0, \mathbf{x}^T \mathbf{1} = 1\}$ donde $\mathbf{1}$ es el vector columna de unos de dimensión apropiada. Dada $\mathbf{g}(\mathbf{x}) : \mathbb{R}^N \rightarrow \mathbb{R}^N$ con $\mathbf{g}(\mathbf{x}) = [g_1(\mathbf{x}), \dots, g_N(\mathbf{x})^T]$ donde $g_i(\mathbf{x})$ ha sido definida en (2.5), podemos obtener directamente que $\mathbf{x}^T \mathbf{1} = 1 \Rightarrow 0 = \mathbf{1}^T \dot{\mathbf{x}} = \mathbf{1}^T \mathbf{g}(\mathbf{x})$ y por tanto que $\mathbf{x}^T \mathbf{1} = 1$ es un hiperplano invariante para el sistema dinámico. Por ser $\sum_{i=1}^N x_i^{(0)} = 1$ y $x_i^{(0)} \geq 0 \forall i$, sabemos que el sistema dinámico (2.5) evoluciona en el simplex de dimensión $N-1$, Δ_{N-1} .

Dada la restricción al simplex Δ_{N-1} , el sistema dinámico N -dimensional anterior puede reducirse al de $N-1$ dimensiones siguiente.

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= h_i(\tilde{\mathbf{x}}), \quad i \in \{1, 2, \dots, N-1\}, \\ h_i(\tilde{\mathbf{x}}) &:= g_i \left(x_1, x_2, \dots, x_{N-1}, 1 - \sum_{j=1}^{N-1} x_j \right) \end{aligned} \quad (2.6)$$

donde $\tilde{\mathbf{x}} = [x_1, \dots, x_{N-1}]^T$ y $\mathbf{h}: \mathbb{R}^{N-1} \rightarrow \mathbb{R}^{N-1}$.

2.2. Motivación del análisis del modelo

La motivación para probar la existencia de ciclos límite en el sistema replicador mutador viene, en parte, de la simulación del sistema (2.5) para matrices de recompensa B aleatorias. En lo que sigue veremos tres simulaciones para $N = 3$ estrategias realizadas para tres matrices B distintas, en las que podremos observar, para distintos valores del parámetro de mutación μ , cómo evoluciona la distribución de la población a lo largo del tiempo. Se han escogido las matrices cuyas simulaciones resultaban más representativas.

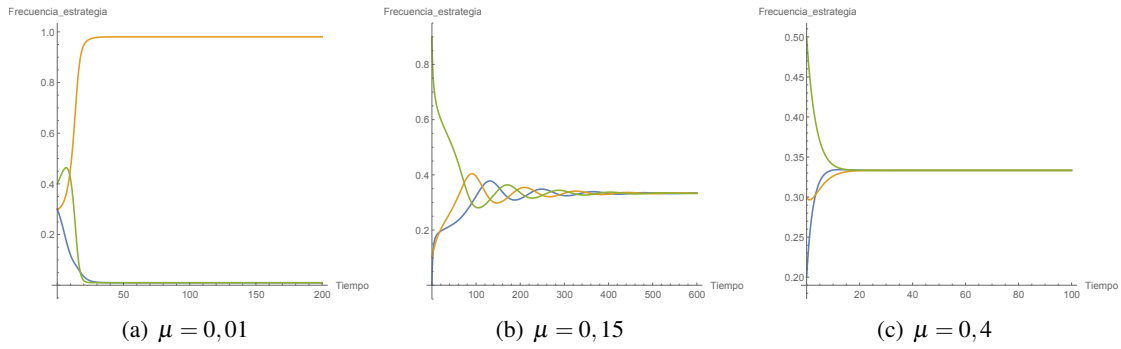


Figura 2.1

En la Figura 2.1 se ha realizado la simulación utilizando la matriz de recompensas

$$B = \begin{pmatrix} 1 & 0,727604 & 0,253674 \\ 0,253674 & 1 & 0,727604 \\ 0,727604 & 0,253674 & 1 \end{pmatrix}.$$

En ella podemos ver como para valores bajos del parámetro μ , a lo largo del tiempo, siempre termina dominando una única estrategia. Sin embargo, a medida que μ aumenta, podemos ver como todas las frecuencias terminan valiendo $\frac{1}{3}$, llegando a ese valor más rápido cuanto mayor es μ .

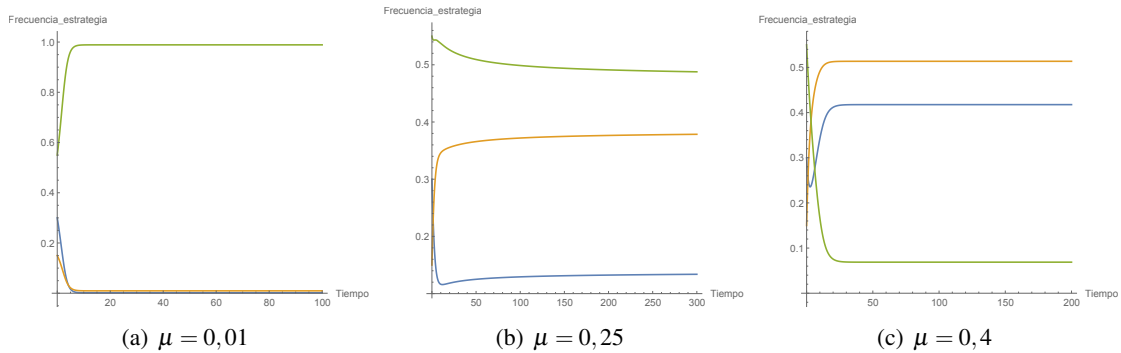


Figura 2.2

En la Figura 2.2 se ha realizado la simulación utilizando la matriz de recompensas

$$B = \begin{pmatrix} 1 & 0,333333 & 0 \\ 0,635952 & 1 & 0,111723 \\ 0,166288 & 0,826376 & 1 \end{pmatrix}.$$

En ella podemos observar de nuevo que para valores pequeños del parámetro de mutación μ , a lo largo del tiempo siempre termina dominando una única estrategia. Por otro lado, a medida que incrementamos el valor de μ , aunque variemos las condiciones iniciales, vemos que siempre la frecuencia de una de las estrategias es mayor, pero que se da una coexistencia de las mismas.

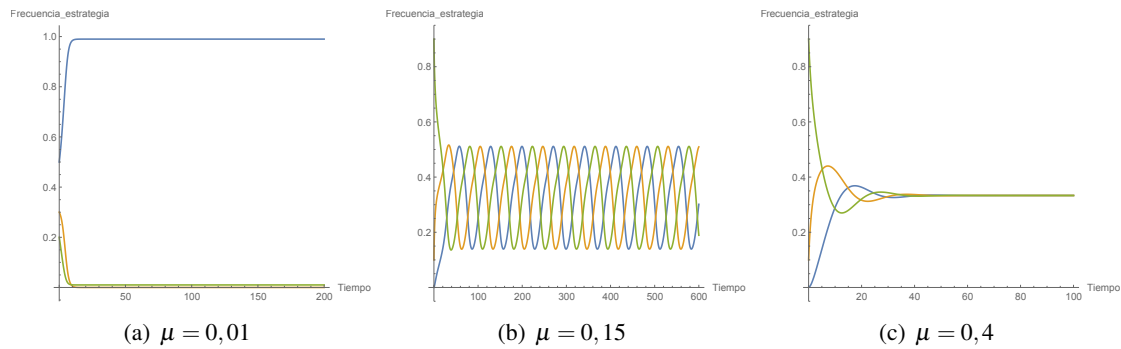


Figura 2.3

En la Figura 2.3 se ha realizado la simulación utilizando la matriz de recompensas

$$B = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0,253674 \\ 0,253674 & 1 & 0 \\ 0 & 0,253674 & 1 \end{pmatrix}.$$

En este caso, de nuevo para valores bajos del parámetro de mutación μ , se observa a lo largo del tiempo que siempre domina una única estrategia. Sin embargo, para valores intermedios del parámetro, vemos que la dominancia oscila entre las distintas estrategias y que finalmente, para valores más altos de μ , todas las estrategias terminan coexistiendo, tomando el valor $\frac{1}{3}$, como ocurría en la Figura 2.1.

Podemos observar que realmente la evolución de la distribución de la población a lo largo del tiempo en función del valor del parámetro μ es bastante distinta. Es cierto que llama la atención la simulación de la Figura 2.3, ya que muestra la transición de un estado de dominancia de una única estrategia a un estado en que todas ellas toman el mismo valor, pasando por oscilaciones en la dominancia para valores intermedios del parámetro, y eso motiva el interés en probar la existencia de ciclos límite. Este tipo de cambios en el comportamiento del sistema a medida que variamos el parámetro μ hace que resulte interesante realizar un análisis de bifurcaciones de puntos de equilibrio del sistema, como se procede en el apartado siguiente.

2.3. Análisis del sistema y bifurcaciones

En este apartado realizaremos un análisis de las bifurcaciones del sistema dinámico (2.5) para los casos de $N = 2$ y $N = 3$ estrategias que aparecen en función del parámetro de mutación μ . Haremos representaciones para distintos valores de las recompensas b_{ij} , lo que visto como un grafo, supone la existencia de distintos tipos de conexiones entre los nodos, y obtendremos condiciones para la existencia de ciclos límite y bifurcaciones de Hopf para el caso de $N = 3$ estrategias.

2.3.1. Caso $N = 2$ estrategias

En primer lugar volvamos de nuevo a la perspectiva de la Teoría de Grafos. La única condición que habíamos impuesto sobre las conexiones es que siempre exista al menos una arista que entre y otra que salga de cada nodo. Así, para el caso de dos estrategias, es claro que la única posibilidad es la siguiente:



Esto ya nos adelanta que el análisis para esta dimensión va a ser relativamente sencillo. De hecho, la reducción de nuestro sistema (2.5) al sistema (2.6) hace que $x_2 = 1 - x_1$ y que por tanto el sistema esté compuesto únicamente por una ecuación que resulta:

$$\dot{x}_1 = x_1 f_1 q_{11} + x_2 f_2 q_{21} - x_1^2 f_1 - x_1 x_2 f_2 = x_1 f_1 q_{11} + (1 - x_1) f_2 q_{21} - x_1^2 f_1 - x_1 (1 - x_1) f_2$$

Veamos la expresión del vector de conveniencia \mathbf{f} para dejar la ecuación únicamente en función de las recompensas b_{12} y b_{21} , la distribución de la población (para esta dimensión sólo aparecerá x_1 debido a la reducción previa) y el parámetro μ :

$$\begin{aligned} \mathbf{f} = B\mathbf{x} &= \begin{pmatrix} 1 & b_{12} \\ b_{21} & 1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x_1 \\ 1 - x_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1 + (1 - x_1)b_1, & b_2 x_1 + 1 - x_1 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} x_1(1 - b_1) + b_1, & 1 + x_1(b_2 - 1) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Por otro lado la matriz $Q = \begin{pmatrix} 1 - \mu & q_{12} \\ q_{21} & 1 - \mu \end{pmatrix}$ es estocástica por filas luego sabemos que particularmente:

$$\sum_j q_{2j} = 1 \Rightarrow q_{21} = 1 - q_{22} = 1 - (1 - \mu) = \mu$$

Así, sustituyendo en la ecuación anterior obtenemos que finalmente el sistema unidimensional resulta:

$$\dot{x} = x [b_1 + x(1 - b_1)](1 - \mu - x) + (1 - x)[1 + x(b_2 - 1)](\mu - x)$$

Realizaremos ahora un pequeño análisis del tipo de bifurcación que sufre el sistema (2.3.1) tomando $b_{12} = 0,2$ y distintos valores de b_{21} para el parámetro de bifurcación μ :

Caso $b_{21} = 0,2$:

Para $b_{21} = 0,2$, la bifurcación que sufre el sistema es distinta de la que sufre para cualquier otro valor de b_{21} . Por ello, para este caso estudiaremos la situación con un poco más de detalle. Para este valor, la ecuación resulta:

$$\dot{x} = -1,6x^3 + (-2\mu - 0,8)x + 2,4x^2 + \mu \quad (2.7)$$

La matriz $B = \begin{pmatrix} 1 & 0,2 \\ 0,2 & 1 \end{pmatrix}$ es simétrica y como es propio de los sistemas con simetrías, la bifurcación que nos encontramos es una bifurcación de tipo tridente. Por la simplicidad del sistema podemos obtener las soluciones de la ecuación $-1,6x^3 + (-2\mu - 0,8)x + 2,4x^2 + \mu = 0$, que son:

$$x = \frac{1}{2} (1 + \sqrt{1 - 5\mu}) \quad x = \frac{1}{2} \quad x = \frac{1}{2} (1 - \sqrt{1 - 5\mu})$$

Observando las funciones anteriores dependientes de μ , es fácil ver que la bifurcación se produce para $\mu = \frac{1}{5}$ y por tanto el punto de bifurcación es $\mu_C = (\frac{1}{2}, \frac{1}{5})$. Para probar que la bifurcación es tipo tridente trasladamos el origen del sistema a $\tilde{\mu}_C = (0, \frac{1}{5})$, obteniendo la ecuación

$$\dot{x} = \tilde{f}(x, \mu) = (\frac{2}{5} - 2\mu)x - \frac{8}{5}x^3$$

Sobre ella ya si podemos comprobar que se satisfacen las condiciones descritas en el Teorema 1.2.2 y asegurar que se da una bifurcación de tipo tridente en $\tilde{\mu}_C = (0, \frac{1}{5})$ y, por tanto, (2.7) la sufre en $\mu_C = (\frac{1}{2}, \frac{1}{5})$. Además, $\frac{\partial^3 \tilde{f}(x, \mu)}{\partial x^3}(\tilde{\mu}_C) = \frac{-48}{5} < 0$ luego podemos concluir que para $b_{21} = 0,2$ el sistema sufre una bifurcación de tipo tridente supercrítica.

Proposición 2.3.1. *El sistema replicador mutador para $N = 2$ estrategias sufre una bifurcación de tipo tridente supercrítica para el valor $\mu = \frac{1}{5}$ del parámetro de bifurcación.*

En lo que sigue se muestra el diagrama de bifurcaciones para este valor. Podemos ver tres ramas de equilibrios. Una de ellas, $x = 0,5$, existe para todo valor de μ , y cambia su estabilidad pasando de inestable a estable en el punto $\mu_C = (\frac{1}{2}, \frac{1}{5})$ calculado anteriormente. Las otras dos ramas son estables y existen para valores de μ menores que μ_C , donde finalmente colisionan entre sí y con la rama $x = 0,5$, haciendo que el sistema sufra la bifurcación de tipo tridente previamente mencionada.

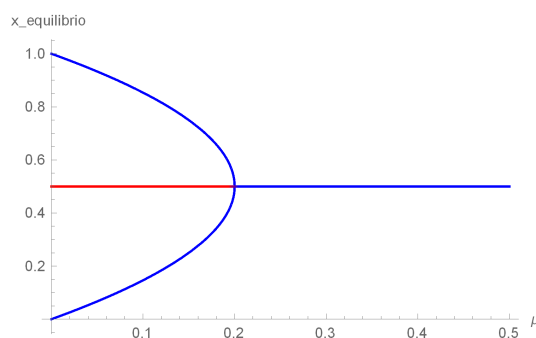


Figura 2.4: Bifurcación tipo tridente. Las líneas azules muestran los equilibrios estables y las rojas los equilibrios inestables.

Casos $b_{21} = 0,1$ y $b_{21} = 0,5$:

Estos dos casos pueden presentarse juntos puesto que si representamos los respectivos diagramas de bifurcaciones obtenemos dos diagramas muy similares. Notar que para el primer caso tomamos un valor de b_{21} menor que 0,2, que es para el cual la bifurcación que se da es de tipo tridente, y para el segundo caso tomamos un valor de b_{21} mayor que 0,2.

Vemos que los diagramas de bifurcaciones obtenidos muestran en ambos casos tres ramas de equilibrios. Una de las ramas se mantiene estable para todo valor del parámetro de mutación μ y podemos ver que a medida que éste se aproxima a 1, la rama se aproxima a $x = 0,5$. Las otras dos ramas son de estabilidad opuesta entre sí y existen para $\mu < \mu_C$, donde μ_C es el punto en que chocan provocando una bifurcación de tipo silla-nodo. Notemos la diferencia con el caso simétrico $b = 0,2$.

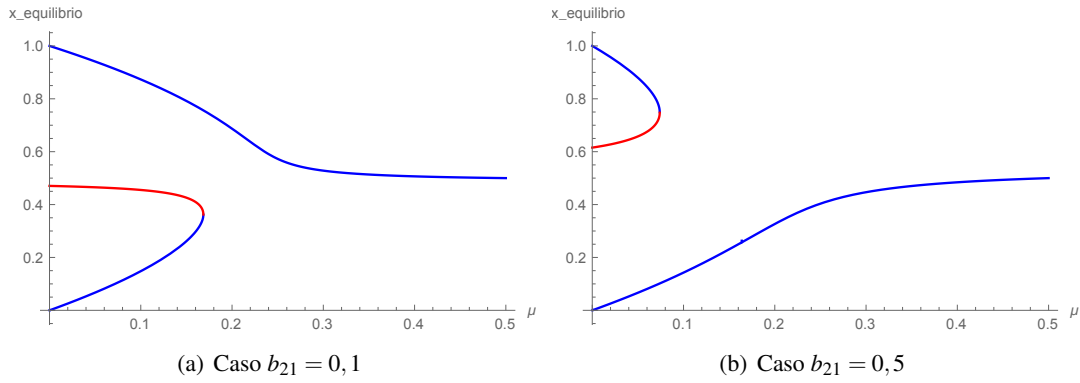
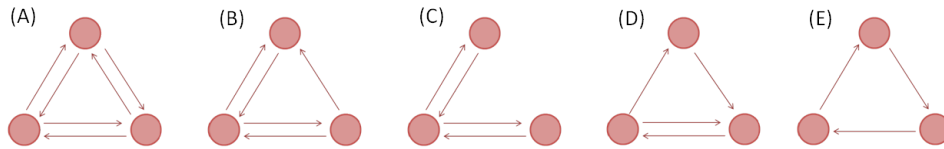


Figura 2.5: Bifurcación tipo silla-nodo. Las líneas azules muestran los equilibrios estables y las rojas los equilibrios inestables.

2.3.2. Caso $N = 3$ estrategias

En este apartado realizaremos el análisis de bifurcación del sistema para $N = 3$ estrategias. Lo interesante de analizar el sistema para tres estrategias es que el simplex es de dimensión dos, lo que comparando con dimensiones mayores nos hace más fácil probar condiciones necesarias y suficientes para ciclos límite, así como visualizar las bifurcaciones de codimensión uno.

Consideremos por tanto el sistema dinámico (2.5) con $N = 3$ y con valores de recompensa b_{ij} o iguales a cero o de valor constante $b > 0$. En ese caso, existen cinco topologías de grafos no isomorfos con tres nodos que satisfagan poseer al menos una arista que entre y otra que salga de cada nodo como habíamos impuesto previamente. Las cinco posibilidades se muestran en la figura siguiente:



La matriz B adyacente de cada uno de los grafos representados es de la forma descrita en (2.3), es decir, que aunque no se muestre en las imágenes, los nodos de los grafos considerados siempre poseen ciclos en sí mismos. Analizaremos cada caso por separado teniendo en cuenta las similitudes en las conexiones.

1) *Conexión total*: En este caso tratamos el caso (A): El sistema replicador mutador con los tres nodos conectados entre sí de todas las formas posibles (teniendo en cuenta que se trata de un grafo dirigido) e idénticos pesos $b > 0$. Así, tenemos que las matrices de recompensas y de mutación respectivamente resultan:

$$B_A = \begin{pmatrix} 1 & b & b \\ b & 1 & b \\ b & b & 1 \end{pmatrix} \text{ y } Q_A = \begin{pmatrix} 1-\mu & \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} \\ \frac{\mu}{2} & 1-\mu & \frac{\mu}{2} \\ \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} & 1-\mu \end{pmatrix}$$

En la Figura 2.6 que sigue hemos realizado una simulación de las bifurcaciones del sistema en función del parámetro de mutación μ para tres estrategias con conexión total, tomando como valor constante $b = 0,2$.

Este sistema sufre bifurcaciones en dos puntos que pueden calcularse debido a la ayuda que nos proporciona la simulación anterior (así como otras realizadas para distintos valores de la constante b):

$$\mu_{CA1} = \frac{2(1-b)}{3(2+b)}, \quad \mu_{CA2} = \frac{2(3+b)}{(1-b)} - 4\sqrt{2}\sqrt{\frac{1+b}{(1-b)^2}} \quad (2.8)$$

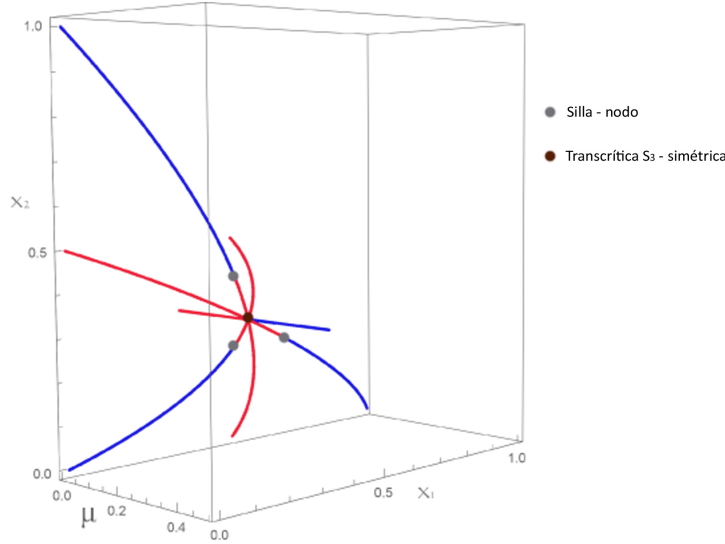


Figura 2.6: Diagrama de bifurcación del sistema (2.6) para $b = 0,2$ con conexión total. Las líneas azules representan los equilibrios estables y las rojas los equilibrios inestables.

Para $\mu < \mu_{CA1}$, existen seis equilibrios situados de forma simétrica alrededor de $\mathbf{x}_{mix} = \frac{1}{3}\mathbf{1}$. En $\mu = \mu_{CA1}$ el equilibrio \mathbf{x}_{mix} cambia su estabilidad, pasando de inestable a estable vía una bifurcación transcritical S_3 -simétrica (1.2.3): tres ramas de equilibrios intersecan con \mathbf{x}_{mix} provocando esta bifurcación y el consecuente cambio de estabilidad de equilibrio. Posteriormente, en $\mu = \mu_{CA2}$ desaparecen los seis equilibrios vía tres bifurcaciones de tipo silla nodo simultáneas, haciendo que a partir de este valor de μ , el único equilibrio del sistema sea \mathbf{x}_{mix} .

2) *Conexiones limitadas*: Englobamos en este caso las tres situaciones (B), (C) y (D). Las matrices de recompensas y de mutación en cada caso son:

$$B_B = \begin{pmatrix} 1 & b & b \\ b & 1 & b \\ b & 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ y } Q_B = \begin{pmatrix} 1-\mu & \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} \\ \frac{\mu}{2} & 1-\mu & \frac{\mu}{2} \\ \mu & 0 & 1-\mu \end{pmatrix}$$

$$B_C = \begin{pmatrix} 1 & b & b \\ b & 1 & 0 \\ b & 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ y } Q_C = \begin{pmatrix} 1-\mu & \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} \\ \mu & 1-\mu & 0 \\ \mu & 0 & 1-\mu \end{pmatrix}$$

$$B_D = \begin{pmatrix} 1 & b & b \\ 0 & 1 & b \\ b & 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ y } Q_D = \begin{pmatrix} 1-\mu & \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} \\ 0 & 1-\mu & \mu \\ \mu & 0 & 1-\mu \end{pmatrix}$$

En la Figura 2.7 mostramos la simulación de las bifurcaciones que aparecen para los tres tipos de conexión, tomando $b = 0,2$.

Podemos ver que los tres casos son muy similares y que sus conexiones son resultado de pequeñas perturbaciones de la conexión total analizada en el apartado (A). En todas ellas podemos observar como para todo valor del parámetro de mutación μ existe una rama de equilibrios que permanece estable. También encontramos para $\mu = 0$ que el sistema posee otros dos equilibrios estables más y cuatro inestables, que a medida que μ incrementa, van desapareciendo vía bifurcaciones de tipo silla nodo. Notar que las simulaciones de las bifurcaciones obtenidas para estas conexiones en el sistema son similares a los diagramas que han resultado del análisis de bifurcaciones del sistema replicador mutador para $N = 2$ estrategias en uno de los anteriores apartados.

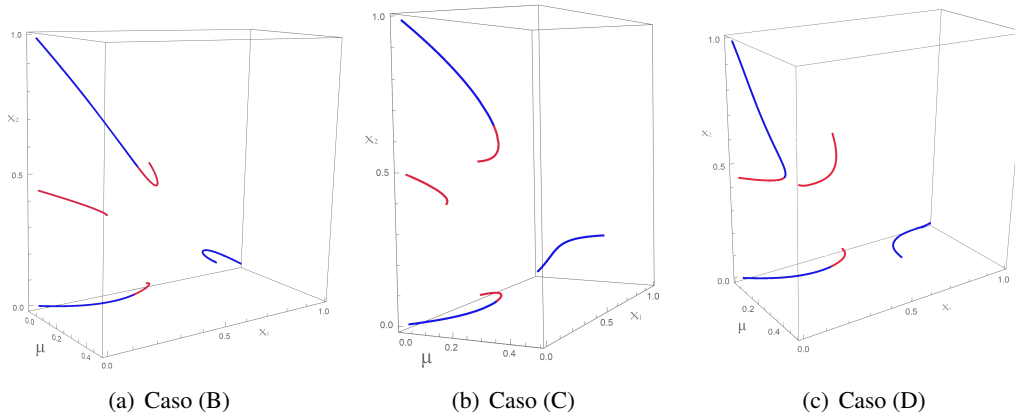


Figura 2.7: Diagrama de bifurcación del sistema (2.6) para $b = 0, 2$ con conexiones limitadas. Las líneas azules representan los equilibrios estables y las rojas los equilibrios inestables.

3) *Conexión en ciclo dirigida*: En este caso los tres nodos están conectados cada uno con el siguiente, creando un ciclo unidireccional como se muestra en la situación (E). Así las matrices de recompensas y mutación respectivamente son:

$$B_E = \begin{pmatrix} 1 & b & 0 \\ 0 & 1 & b \\ b & 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ y } Q_E = \begin{pmatrix} 1-\mu & \mu & 0 \\ 0 & 1-\mu & \mu \\ \mu & 0 & 1-\mu \end{pmatrix}$$

En las Figuras 2.8 y 2.9 mostramos una simulación de las bifurcaciones del sistema realizada tomando el valor $b = 0, 2$. En el lado izquierdo de la Figura 2.8 tenemos el diagrama de bifurcación para este valor de b , y en el derecho vemos dos retratos de fase del sistema para valores del parámetro $\mu_1 = 0,15$ (imagen superior) y $\mu_2 = 0,28$ (imagen inferior). Vemos que para el valor $\mu = 0,15$ el sistema tiene tres puntos de equilibrio estables y cuatro inestables y que para $\mu = 0,28$, el sistema posee un ciclo límite estable asociado al punto de equilibrio $\mathbf{x}_{mix} = \frac{1}{3}\mathbf{1}$, que es inestable. En esta situación, vemos que el equilibrio \mathbf{x}_{mix} existe para todo valor del parámetro $\mu \in [0, 1]$ y que el sistema presenta dos puntos de bifurcación: por un lado, para un primer valor de bifurcación de μ , μ_{CE1} seis de los equilibrios desaparecen vía tres bifurcaciones tipo silla nodo que ocurren simultáneamente, comenzando en ese instante la aparición de ciclos límite estables alrededor del equilibrio \mathbf{x}_{mix} , como muestra el retrato de fases. Por otro lado, tenemos que la matriz jacobiana del sistema reducido (2.6) con una conexión de este tipo y evaluada en el equilibrio $(x_1, x_2) = (\frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ resulta

$$Jac = \begin{pmatrix} \frac{1}{3} - \frac{4\mu}{3} - \frac{b\mu}{3} & \frac{b}{3} - \frac{2\mu}{3} - \frac{2b\mu}{3} \\ -\frac{b}{3} + \frac{2\mu}{3} + \frac{2b\mu}{3} & \frac{1}{3} - \frac{b}{3} - \frac{2\mu}{3} + \frac{b\mu}{3} \end{pmatrix}$$

y sus valores propios son

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{3} - \mu - \frac{b}{6} \pm \frac{i}{2\sqrt{3}}(2\mu - b + 2b\mu)$$

Vemos que la matriz posee una única pareja de valores propios imaginarios puros, que son

$$\lambda_{C1,2} = \pm \frac{i}{2\sqrt{3}}(2\mu - b + 2b\mu) \text{ y se dan para } \mu = \frac{1}{3} - \frac{b}{6} =: \mu_{CE2}$$

Así, los ciclos límite del sistema conducen a una bifurcación de Hopf que se produce cuando μ alcanza el valor μ_{CE2} , instante en que además el equilibrio \mathbf{x}_{mix} cambia su estabilidad pasando de inestable a estable.

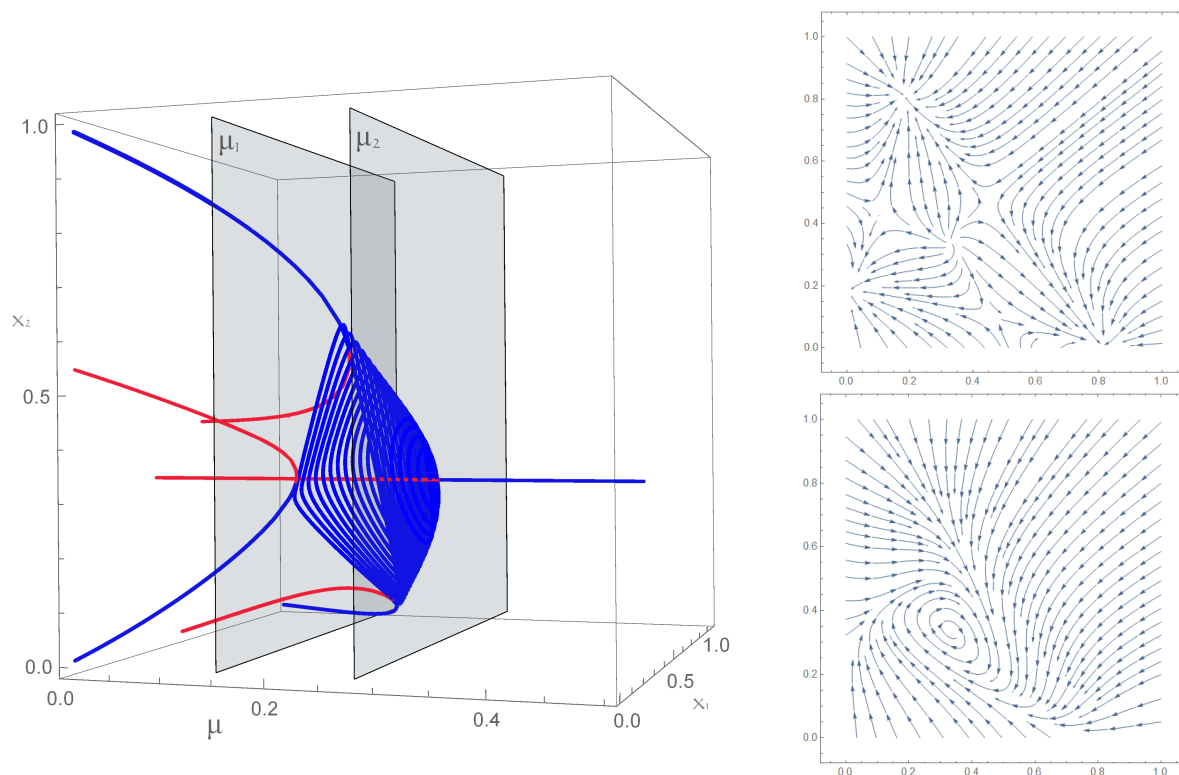


Figura 2.8: Izquierda: diagrama de bifurcación del sistema (2.6) para $b = 0, 2$ con conexiones en ciclo dirigidas. Derecha: retratos de fase del sistema tomando $\mu_1 = 0, 15$ (imagen superior) y $\mu_2 = 0, 28$ (imagen inferior). Las líneas azules representan los equilibrios estables y las rojas los equilibrios inestables.

Estudiaremos ahora el comportamiento de los ciclos límite del caso (E), así como la bifurcación de Hopf a la que estos nos conducen. Obtendremos resultados que nos darán condiciones tanto necesarias como suficientes para la existencia de ciclos límite estables para el sistema (2.5) con $N = 3$ estrategias tomando como matriz de recompensas B una matriz circulante, de la cual el caso (E) es un caso particular.

Definición 2.3.2. Dado $N \in \mathbb{N}$ y (c_1, c_2, \dots, c_N) , la matriz $N \times N$ definida como

$$\text{Circulant}(c_1, c_2, \dots, c_N) = \begin{pmatrix} c_1 & c_2 & c_3 & \cdots & c_N \\ c_N & c_1 & c_2 & \cdots & c_{N-1} \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ c_3 & \cdots & c_N & c_1 & c_2 \\ c_2 & \cdots & c_{N-1} & c_N & c_1 \end{pmatrix}$$

se llama matriz **circulante** de orden N . Así, la matriz queda definida por el vector \mathbf{c} , que constituye la fila (columna) primera y cada fila (columna) es la permutación cíclica de la fila (columna) anterior.

En particular, para el análisis de tres estrategias, la matriz circulante B utilizada será :

$$B_{C,3} = \text{Circulant}(1, \alpha, \beta) = \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix}$$

con $\alpha, \beta \in [0, 1)$ y $\alpha + \beta > 0$. Las condiciones anteriores hacen que, tal y como hemos definido la matriz de recompensas del sistema, $B_{C,3}$ pueda actuar como la misma sin problema. De hecho, como ya hemos mencionado, el caso (E) es un caso particular tomando $\alpha = b$ y $\beta = 0$.

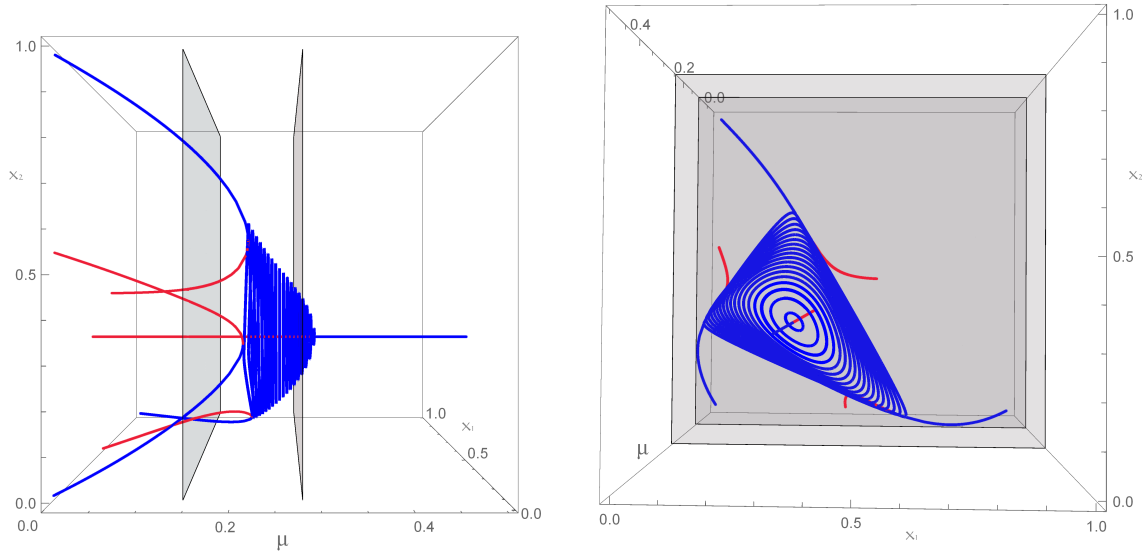


Figura 2.9: Diagrama de bifurcación del sistema (2.6) para $b = 0,2$ con conexiones en ciclo dirigidas. Representación de frente y perfil.

Notar además que $B_{C,3}$ es invertible puesto que $\det(B_{C,3}) = \alpha^3 + \beta^3 - 3\alpha\beta + 1$ y se puede probar fácilmente que es distinto de cero para $\alpha, \beta \in [0, 1)$.

Condiciones necesarias para la existencia de ciclos límite

El resultado principal de esta sección nos lo dará el Teorema 2.3.6 que nos asegurará un rango de valores del parámetro μ para el cual no podrán existir ciclos límite. Como hemos dicho anteriormente, el hecho de que la dimensión del sistema para el caso $N = 3$ sea dos nos facilita la situación y nos permite en este apartado aplicar el Criterio de Bendixon. Su enunciado es el siguiente [9]:

Teorema 2.3.3 (Criterio de Bendixon.). *Sea el sistema de ecuaciones dos dimensional dado por:*

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y) \\ \dot{y} &= g(x, y)\end{aligned}$$

con $(x, y) \in U \subseteq \mathbb{R}^2$ y f, g funciones suficientemente diferenciables. Entonces si en una región simplemente conexa $D \subseteq U \subseteq \mathbb{R}^2$ la expresión $\frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y}$ es no nula y no cambia de signo, el sistema no tiene órbitas cerradas contenidas en D .

Para poder llegar a este resultado probaremos previamente dos lemas en los cuales obtendremos una expresión para la divergencia del campo vectorial $\mathbf{g}(\mathbf{x})$ así como condiciones sobre el signo de la misma. Aunque el resultado principal se prueba para $N = 3$, los dos lemas siguientes los probaremos para $N \in \mathbb{N}$.

Lema 2.3.4. *La divergencia del campo vectorial $\mathbf{g}(\mathbf{x})$ restringido al simplex Δ_{N-1} viene dada por:*

$$\nabla \cdot \mathbf{g}(\mathbf{x})|_{\mathbf{x} \in \Delta_{N-1}} = \nabla \cdot \mathbf{h}(\tilde{\mathbf{x}}) = \mathbf{I}^T[(1 - \mu)\mathbf{B} + \mathbf{S}^T] \mathbf{x} - \mathbf{x}^T[\mathbf{N}\mathbf{B} + \mathbf{B}^T] \mathbf{x}$$

donde $\mathbf{S} := \mathbf{Q} \circ \mathbf{B}$, es el producto elemento a elemento de \mathbf{Q} y \mathbf{B} .

Demostración. Remitiéndonos a (2.6) (nuestro sistema ya restringido al simplex Δ_{N-1}) la divergencia resulta:

$$\nabla \cdot \mathbf{h}(\tilde{\mathbf{x}}) = \sum_{i=1}^{N-1} \frac{\partial h_i}{\partial x_i} = \sum_{i=1}^{N-1} \left(\frac{\partial g_i}{\partial x_i} \cdot 1 + \frac{\partial g_i}{\partial x_N} \cdot (-1) \right) = \sum_{i=1}^N \frac{\partial g_i}{\partial x_i} - \sum_{i=1}^N \frac{\partial g_i}{\partial x_N}$$

ya que $\frac{\partial g_i}{\partial x_j} = 0 \forall j \neq i, j = 1, \dots, N-1$ por definición de $\mathbf{h}(\tilde{\mathbf{x}})$.

Calculamos ahora la expresión de cada uno de los dos miembros anteriores por separado usando las definiciones y propiedades de cada uno de los elementos del sistema replicador mutador descritos en la presentación del modelo.

Obtenemos previamente la expresión de las siguientes derivadas parciales que usaremos durante el desarrollo:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_i}{\partial x_j} &= \frac{\partial}{\partial x_j} \left(\sum_{k=1}^N b_{ik} x_k \right) = b_{ij} \quad \forall i, j \\ \frac{\partial \phi}{\partial x_i} &= \frac{\partial}{\partial x_i} \left(\sum_{j=1}^N f_j x_j \right) = \frac{\partial}{\partial x_i} \left(\sum_{j=1}^N \left(\sum_{k=1}^N b_{jk} x_k x_j \right) \right) = \sum_{k \neq i} b_{ik} x_k + \sum_{j \neq i} b_{ji} x_j + 2b_{ii} = \sum_{j=1}^N (b_{ij} + b_{ji}) x_j \quad \forall i \end{aligned}$$

- Desarrollo del primer término:

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^N \frac{\partial g_i}{\partial x_i} &= \sum_{i=1}^N \frac{\partial}{\partial x_i} \left(\sum_{j=1}^N x_j f_j q_{ji} - x_i \phi \right) = \sum_{i=1}^N \frac{\partial}{\partial x_i} \left(\sum_{j \neq i} x_j f_j q_{ji} + x_i (f_i q_{ii} - \phi) \right) = \\ &= \sum_{i=1}^N \left[\sum_{j \neq i} x_j q_{ji} \frac{\partial f_j}{\partial x_i} + (f_i q_{ii} - \phi) + x_i \left(q_{ii} \frac{\partial f_i}{\partial x_i} - \frac{\partial \phi}{\partial x_i} \right) \right] = \\ &= \sum_{i=1}^N \left[\sum_{j \neq i} x_j q_{ji} b_{ji} + (f_i q_{ii} - \phi) + x_i (q_{ii} b_{ii} - x_i \sum_{j=1}^N (b_{ij} + b_{ji}) x_j) \right] = \\ &= \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i} x_j s_{ji} + q_{ii} \sum_{i=1}^N (B\mathbf{x})_i - N\phi + q_{ii} \sum_{i=1}^N x_i - \sum_{i,j=1}^N x_i (b_{ij} + b_{ji}) x_j = \\ &= \sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i} x_j s_{ji} + (1 - \mu) \mathbf{1}^T B \mathbf{x} - N(\mathbf{x}^T B \mathbf{x}) + (1 - \mu) - \mathbf{x}^T (B + B^T) \mathbf{x} = \\ &= \mathbf{1}^T [(1 - \mu)B + S^T] \mathbf{x} - \mathbf{x}^T [(N+1)B + B^T] \mathbf{x} \end{aligned}$$

donde la última igualdad se sigue de:

$$\sum_{i=1}^N \sum_{j \neq i} x_j s_{ji} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N x_j s_{ji} - \sum_{i=1}^N x_i s_{ii} = \sum_{i=1}^N (S^T \mathbf{x})_i - \sum_{i=1}^N x_i q_{ii} b_{ii} = \mathbf{1}^T S^T \mathbf{x} - (1 - \mu)$$

- Desarrollo del segundo término:

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^N \frac{\partial g_i}{\partial x_N} &= \frac{\partial}{\partial x_N} \left[\sum_{i=1}^N \left(\sum_{j=1}^N x_j f_j q_{ji} - x_i \phi \right) \right] = \frac{\partial}{\partial x_N} \left[\sum_{j=1}^N x_j f_j \left(\sum_{i=1}^N q_{ji} \right) - \phi \sum_{i=1}^N x_i \right] = \\ &= \frac{\partial}{\partial x_N} \left(\phi - \phi \sum_{i=1}^N x_i \right) = -\phi = -\mathbf{x}^T B \mathbf{x} \end{aligned}$$

Y finalmente, restando el segundo término del primero obtenemos el resultado buscado. \square

A partir de ahora, sea $B \in \mathbb{R}^{N \times N}$ matriz circulante, denotaremos por r_B a la suma de los elementos de una fila de B . Es decir:

$$r_B = \sum_{j=1}^N b_{ij} \quad \text{para cualquier } i \in \{1, \dots, N\}$$

Lema 2.3.5. Sea la matriz de recompensas B circulante e invertible, entonces la divergencia del campo vectorial $\mathbf{g}(\mathbf{x})$ en el simplex Δ_{N-1} es menor o igual que cero si:

$$\mu \geq \frac{(N - r_B)(r_B - 1)}{N(r_B^2 - r_{B \circ B})}$$

Demostración. En el Lema 2.3.4 hemos obtenido la siguiente expresión para la divergencia:

$$\nabla \cdot \mathbf{g}(\mathbf{x})|_{\mathbf{x} \in \Delta_{N-1}} = \nabla \cdot \mathbf{h}(\tilde{\mathbf{x}}) = \mathbf{1}^T[(1 - \mu)B + S^T] \mathbf{x} - \mathbf{x}^T[NB + B^T] \mathbf{x}$$

De aquí es claro que $\nabla \cdot \mathbf{h}(\tilde{\mathbf{x}}) \leq 0$ si:

$$\max_{\mathbf{x} \in \Delta_{N-1}} \mathbf{1}^T[(1 - \mu)B + S^T] \mathbf{x} \leq \min_{\mathbf{x} \in \delta_{N-1}} \mathbf{x}^T[NB + B^T] \mathbf{x} \quad (2.9)$$

Estudiaremos previamente cada término por separado:

-Desarrollo del término de la izquierda de (2.9):

Desarrollando tenemos que $\mathbf{1}^T[(1 - \mu)B + S^T] \mathbf{x} = \sum_{i,j=1}^N \left[(1 - \mu)b_{ij} + s_{ji} \right] x_j$ con $x_j \in [0, 1]$ tal que $\sum_{j=1}^N x_j = 1$ (en Δ_{N-1}), es decir, es la combinación convexa de escalares no negativos y así:

$$\begin{aligned} \max_{\mathbf{x} \in \Delta_{N-1}} \mathbf{1}^T[(1 - \mu)B + S^T] \mathbf{x} &= \max_j \sum_{j=1}^N \left[(1 - \mu)b_{ij} + s_{ji} \right] = \\ &= (1 - \mu) \max_j \sum_{i=1}^N b_{ij} + \max_j \left[\sum_{i \neq j} (q_{ji} \cdot b_{ji} + q_{ii} b_{ii}) \right] = \\ &= (1 - \mu) \cdot r_B + \mu \max_j \frac{\sum_{i \neq j} b_{ji}^2}{\sum_{i \neq j} b_{ji}} + (1 - \mu) = \\ &= (1 - \mu)(r_B + 1) + \mu \frac{r_{B \circ B} - 1}{r_B - 1} \end{aligned}$$

donde hemos utilizado las definiciones de las matrices Q y B descritas al principio del capítulo.

-Desarrollo del término de la derecha de (2.9):

El término de la derecha es el mínimo de una forma cuadrática que es positiva en el simplex. Hemos tomado la matriz B circulante e invertible luego dicha forma cuadrática tiene un mínimo en $\mathbf{x}_{mix} = \frac{1}{N} \mathbf{1}$. Así:

$$\min_{\mathbf{x} \in \Delta_{N-1}} \mathbf{x}^T[NB + B^T] \mathbf{x} = \frac{N+1}{N^2} \mathbf{1}^T B \mathbf{1} = \frac{N+1}{N} r_B$$

Y así tenemos que:

$$\begin{aligned} (1 - \mu)(1 + r_B) + \mu \left(\frac{r_{B \circ B} - 1}{r_B - 1} \right) &\leq \frac{N+1}{N} r_B \\ \iff 1 + r_B + \mu \left(\frac{r_{B \circ B} - 1}{r_B - 1} - (1 + r_B) \right) &\leq \frac{N+1}{N} r_B \\ \iff \mu \left(\frac{r_{B \circ B} - 1 - 1(r_B^2 - 1)}{r_B - 1} \right) &\leq \frac{(N+1)r_B - Nr_B}{N} - 1 = \frac{r_B - 1}{N} \\ \iff \mu &\leq \frac{(r_B - 1)(r_B - N)}{N(r_{B \circ B} - r_B^2)} = \frac{(N - r_B)(r_B - 1)}{N(r_B^2 - r_{B \circ B})} \end{aligned}$$

□

Ahora estamos en condiciones de probar una condición necesaria para la existencia de ciclos límite en el sistema replicador mutador de dimensión tres. Nos basaremos en los lemas anteriores para poder aplicar el Criterio de Bendixon, también enunciado previamente.

Teorema 2.3.6. *El sistema replicador mutador (2.5) con matriz de recompensas $B_{C,3}$ no tiene órbitas cerradas en el simplex Δ_2 para:*

$$\mu > \frac{(2 - \alpha - \beta)(\alpha + \beta)}{6(\alpha + \beta + \alpha\beta)} =: \mu_0$$

Demostración. Es claro que el simplex $\Delta_2 \subseteq \mathbb{R}^2$ es simplemente conexo y además es una región atractora para el sistema (2.5). Por otra parte, $B_{C,3} = \begin{pmatrix} 1 & \alpha & \beta \\ \beta & 1 & \alpha \\ \alpha & \beta & 1 \end{pmatrix}$ es circulante e invertible y $r_B = 1 + \alpha + \beta$, $r_{B \circ B} = 1 + \alpha^2 + \beta^2$. Por tanto podemos aplicar el Lema 2.4.4 obteniendo que la divergencia del campo vectorial $\mathbf{g}(\mathbf{x})$ es menor o igual que cero para

$$\mu > \frac{(3 - (1 + \alpha + \beta))(1 + \alpha + \beta - 1)}{3[(1 + \alpha + \beta)^2 - (1 + \alpha^2 + \beta^2)]} = \frac{(2 - \alpha - \beta)(\alpha + \beta)}{6(\alpha + \beta + \alpha\beta)} = \mu_0.$$

De hecho, si observamos la demostración del Lema 2.3.4, en este rango de μ la divergencia nunca es justamente cero.

De esta forma se satisfacen todas las hipótesis del Criterio de Bendixon enunciado anteriormente, y podemos concluir que para $\mu > \mu_0$ el sistema no tiene órbitas cerradas en Δ_2 . \square

Condiciones suficientes para la existencia de ciclos límite y bifurcación de Hopf

En este apartado enunciaremos el teorema que nos dotará de condiciones suficientes para la existencia de ciclos límite y la bifurcación de Hopf. La demostración del teorema consistirá principalmente en probar que se satisfacen las condiciones exigidas por el teorema que sigue (enunciado completo en [9]):

Teorema 2.3.7 (Hopf, 1942). *Supongamos que el sistema $\dot{\mathbf{x}} = f_\mu(\mathbf{x})$, $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^n$, $\mu \in \mathbb{R}$ tiene un equilibrio (\mathbf{x}_0, μ_0) en el cual se satisfacen las siguientes propiedades:*

H1) La matriz $D_{\mathbf{x}}f_{\mu_0}(\mathbf{x}_0)$ tiene una pareja de valores propios imaginarios puros simples y ningún otro valor propio con parte real cero.

$$H2) \frac{\partial}{\partial \mu}(\operatorname{Re} \lambda(\mu))|_{\mu=\mu_0} \neq 0.$$

Antes probaremos el lema siguiente que será utilizado en la demostración del teorema. Lo probamos para $N \in \mathbb{N}$.

Lema 2.3.8. *Si la matriz de recompensas B es circulante, entonces $\mathbf{x}_{\text{mix}} = \frac{1}{N}\mathbf{1}$ es un equilibrio del sistema dinámico replicador mutador (2.5).*

Demostración. Supongamos que la matriz B es circulante. Entonces puesto que hemos definido r_B como la suma de los elementos de cada una de las filas de B , $\mathbf{1}$ es autovector de B asociado al valor propio r_B , es decir $B \cdot \mathbf{1} = r_B \cdot \mathbf{1}$.

Por otro lado, por ser B circulante, los elementos de la matriz Q resultan

$$q_{ii} = 1 - \mu, \quad q_{ij} = \frac{\mu b_{ij}}{\sum_{i \neq j} b_{ij}} = \frac{\mu b_{ij}}{r_B - 1} \text{ para } i \neq j$$

de lo que se deduce que Q también es circulante. Pero además recordemos que es estocástica por filas,

$$\text{luego } \sum_{i=1}^N q_{ij} = \sum_{j=1}^N q_{ij} = 1.$$

Tomando entonces $\mathbf{x} = \mathbf{x}_{mix} = \frac{1}{N}\mathbf{1}$ y aplicando definiciones tenemos

$$\mathbf{f} = B\mathbf{x}_{mix} = \frac{1}{N}B\mathbf{1} = \frac{1}{N}r_B\mathbf{1}, \quad \phi = \mathbf{x}_{mix}^T \mathbf{f} = \frac{1}{N}\mathbf{1}^T \cdot \frac{r_B}{N}\mathbf{1} = \frac{r_B}{N}$$

y sustituyendo en (2.5):

$$\dot{\mathbf{x}}_i|_{\mathbf{x}_{mix}} = \sum_{j=1}^N \mathbf{x}_{mix,j} \cdot f_j \cdot q_{ji} - \mathbf{x}_{mix,i} \cdot \phi = \frac{r_B}{N} \cdot \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N q_{ji} - \frac{1}{N} \cdot \frac{r_B}{N} = \frac{r_B}{N^2} \cdot 1 - \frac{r_B}{N^2} = 0$$

y se tiene como queríamos probar que \mathbf{x}_{mix} es equilibrio del sistema replicador mutador. \square

Teorema 2.3.9. *El equilibrio \mathbf{x}_{mix} del sistema replicador mutador para $N = 3$ estrategias, matriz de recompensas $B_{C,3}$, matriz de mutación Q y parámetro de bifurcación μ , sufre una bifurcación de Hopf supercrítica en $\mu = \mu_0$ conducida por ciclos límite estables para $\mu < \mu_0$ cuando se satisfacen las condiciones:*

$$\alpha \neq \beta \quad (C1)$$

$$2\alpha + 2\beta + 5\alpha\beta + \alpha^2 + \beta^2 \neq 2 \quad (C2)$$

Demostración. Para llevar a cabo esta demostración probaremos que el sistema con las restricciones dadas satisface las condiciones del Teorema 2.3.7, donde el tipo de bifurcación de Hopf nos lo dará el signo del primer coeficiente de Lyapunov $l_1(\alpha, \beta)$ como explicamos en el Capítulo 1.

Para $N = 3$ estrategias, el sistema (2.5) se desarrolla en el simplex $\Delta_2 \subset \mathbb{R}^2$ por lo que trataremos con el sistema reducido (2.6):

$$\dot{x}_i = h_i(x_1, x_2), \quad i \in \{1, 2\}$$

La matriz de recompensas $B_{C,3}$ es circulante e invertible luego por el Lema 2.3.8, $\mathbf{x}_{mix} = (\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3})$ es un equilibrio del sistema replicador mutador (2.5), lo que implica que $(x_1, x_2) = (\frac{1}{3}, \frac{1}{3})$, el cual definiremos como \mathbf{x}_0 , es un equilibrio del sistema reducido (2.6).

Si calculamos ahora la matriz jacobiana del campo vectorial $h(x_1, x_2) = (h_1(x_1, x_2), h_2(x_1, x_2))$ evaluada en \mathbf{x}_0 y hallamos sus valores propios obtenemos:

$$\lambda(\alpha, \beta, \mu) = \left[\frac{1}{3} - \mu - \frac{1}{6}(\alpha + \beta) - \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta}\mu \right] \pm i \left[\frac{1}{2\sqrt{3}} \frac{\alpha - \beta}{\alpha + \beta} [\alpha + \beta - 2\mu(1 + \alpha + \beta)] \right]$$

Buscamos encontrar qué valor del parámetro μ hace que el valor propio sea imaginario puro. Veamos que la solución a la ecuación $Re(\lambda(\alpha, \beta, \mu)) = 0$ para el parámetro μ es únicamente el valor $\frac{(2 - \alpha - \beta)(\alpha + \beta)}{6(\alpha + \beta + \alpha\beta)}$, lo que en el Teorema 2.3.6 habíamos definido como μ_0 .

Hemos encontrado que existe un único valor propio con parte real nula, y se da para μ_0 . Veamos que además la parte imaginaria de $\lambda(\alpha, \beta, \mu_0)$ es distinta de cero. Esto ocurrirá si $\alpha \neq \beta$ y $\mu_0 \neq \frac{\alpha + \beta}{2(1 + \alpha + \beta)}$. La primera condición es precisamente C1 y la segunda se da debido a C2 puesto que:

$$\begin{aligned} \frac{(2 - \alpha - \beta)(\alpha + \beta)}{6(\alpha + \beta + \alpha\beta)} &=: \mu_0 \neq \frac{\alpha + \beta}{2(1 + \alpha + \beta)} \\ \Leftrightarrow (1 + \alpha + \beta)(2 - \alpha - \beta) &\neq (\alpha + \beta + \alpha\beta) \\ \Leftrightarrow 2 &\neq 2\alpha + 2\beta + 5\alpha\beta + \alpha^2 + \beta^2 \end{aligned}$$

Así hemos probado que $D_x h_{\mu_0}(\mathbf{x}_0)$ posee una pareja de valores propios imaginarios puros y ningún otro con parte real nula. Es decir, que se satisface la condición $H1$ del Teorema 2.3.7.

Veamos ahora que el sistema también satisface $H2$, es decir, que los valores propios cruzan el eje imaginario con velocidad no nula v_0 .

$$v_0 := \frac{d}{d\mu} (Re(\lambda(\alpha, \beta, \mu)))|_{\mu=\mu_0} = -1 - \frac{\alpha\beta}{\alpha + \beta} = -\frac{\alpha + \beta + \alpha\beta}{\alpha + \beta} \neq 0$$

puesto que $\alpha, \beta \in [0, 1)$ y $\alpha + \beta > 0$.

Así el sistema replicador mutador satisface las dos condiciones del Teorema 2.3.7 y por tanto sufre una bifurcación en $\mu = \mu_0 = \frac{(2 - \alpha - \beta)(\alpha + \beta)}{6(\alpha + \beta + \alpha\beta)}$.

Probaremos ahora de qué tipo de bifurcación de Hopf se trata. Esta información nos la proporcionará el coeficiente de Lyapunov $l_1(\alpha, \beta)|_{(\mathbf{x}_0, \mu_0)}$, puesto que si es negativo, los ciclos límite serán estables y si es positivo, inestables. Utilizamos el proceso de cálculo descrito en [4].

En este caso nuestra matriz es $A_0 = D_x h_{\mu_0}(\mathbf{x}_0)$ con

$$\mathbf{x}_0 = \left(\frac{1}{3}, \frac{1}{3}\right) \text{ y } \mu_0 = \frac{(2 - \alpha - \beta)(\alpha + \beta)}{6(\alpha + \beta + \alpha\beta)}$$

Ya hemos calculado que A_0 tiene dos valores propios imaginarios puros dados por $\pm i\omega_0$, donde

$$\omega_0 = \left| \frac{(\alpha - \beta)(\alpha^2 + \beta^2 + 2\alpha + 2\beta + 5\alpha\beta - 2)}{6\sqrt{3}(\alpha + \beta + \alpha\beta)} \right| > 0$$

Dado el producto escalar entre dos vectores $\langle \mathbf{u}, \mathbf{v} \rangle = \bar{\mathbf{q}} \cdot \mathbf{v}$, hallamos los autovectores \mathbf{q} y \mathbf{p} asociados respectivamente a los autovalores $i\omega_0$ de A_0 y $-i\omega_0$ de A_0^T , normalizados de forma que $\langle \mathbf{p}, \mathbf{q} \rangle = 1$, que son

$$\mathbf{p} = \left(\frac{3 + i\sqrt{3}}{3\sqrt{2}}, \frac{i\sqrt{6}}{3}\right), \quad \mathbf{q} = \left(\frac{1}{\sqrt{2}}, \frac{i\sqrt{3} - 1}{2\sqrt{2}}\right)$$

Ahora, sean las funciones multilineales $\mathfrak{B}(\mathbf{u}, \mathbf{v})$ y $\mathfrak{C}(\mathbf{u}, \mathbf{v}, \mathbf{w})$ con componentes

$$\mathfrak{B}_i(\mathbf{u}, \mathbf{v}) = \sum_{k,l=1}^2 \frac{\partial^2 h_i}{\partial x_k \partial x_l} \Big|_{\mathbf{x}=\mathbf{x}_0} u_k v_l, \quad \mathfrak{C}_i(\mathbf{u}, \mathbf{v}, \mathbf{w}) = \sum_{k,l,m=1}^2 \frac{\partial^3 h_i}{\partial x_k \partial x_l \partial x_m} \Big|_{\mathbf{x}=\mathbf{x}_0} u_k v_l w_m$$

definimos T_1, T_2 y T_3 como sigue:

$$\begin{aligned} T_1 &= \langle \mathbf{p}, \mathfrak{C}(\mathbf{q}, \mathbf{q}, \bar{\mathbf{q}}) \rangle \\ T_2 &= \langle \mathbf{p}, \mathfrak{B}(\bar{\mathbf{q}}, (2i\omega_0 - A_0)^{-1} \mathfrak{B}(\mathbf{q}, \mathbf{q})) \rangle \\ T_3 &= -2 \langle \mathbf{p}, \mathfrak{B}(\mathbf{q}, A_0^{-1} \mathfrak{B}(\mathbf{q}, \bar{\mathbf{q}})) \rangle \end{aligned}$$

donde tras calcular su valor para nuestro sistema, sus partes reales resultan:

$$Re(T_1) = 3(-2 + \alpha + \beta), \quad Re(T_2) = 0, \quad Re(T_3) = 0$$

Así obtenemos la expresión del coeficiente de Lyapunov $l_1(\alpha, \beta) = \frac{1}{2\omega_0} Re(T_1 + T_2 + T_3) = \frac{3(-2 + \alpha + \beta)}{2\omega_0}$, donde ω_0 ha sido calculado previamente.

En realidad, lo que nos interesa del coeficiente de Lyapunov es el signo, puesto que según la elección de los vectores el valor exacto puede variar. Analizando el signo podemos observar que bajo las condiciones dadas $l_1(\alpha, \beta) < 0$. En efecto, tenemos que el denominador es distinto de cero puesto que se trata de la parte imaginaria del valor propio $\lambda(\alpha, \beta, \mu_0)$, que por $C1$ y $C2$ hemos probado que era no nulo. Además, ω_0 lo hemos tomado positivo, luego el signo nos lo dará el numerador $(-2 + \alpha + \beta)$. Como $\alpha, \beta \in [0, 1)$, es claro que $\alpha + \beta \in [0, 2)$ y así $l_1(\alpha, \beta) < 0 \forall \alpha, \beta$.

Es decir, hemos probado que el sistema sufre una bifurcación de Hopf para $\mu = \mu_0$ conducida por ciclos límite que además, por ser $l_1(\alpha, \beta) < 0$, podemos asegurar que son estables.

Por tanto, para el caso de dimensión tres y matriz circulante $B_{C,3}$, el sistema replicador mutador sufre una bifurcación de Hopf supercrítica para cualquier valor de los parámetros α y β . \square

Capítulo 3

Red de tres neuronas

En este capítulo presentaremos la neurona como un sistema dinámico cuyo comportamiento viene determinado por un sistema de tres ecuaciones diferenciales no lineales dependientes de parámetros. En [15] consideran una pequeña red de tres neuronas y observan qué tipos de patrones de sincronización pueden darse entre ellas, a través del análisis de los desfases entre las mismas. Comentaremos algunos de los resultados obtenidos en [15] donde podremos ver que, en dinámicas más complejas como ésta, se tienen resultados similares a los obtenidos en dinámicas más sencillas, como los mostrados en el Capítulo 2 para el sistema replicador mutador al conectar tres nodos.

Las neuronas transmiten ondas eléctricas originadas como consecuencia de un cambio transitorio de la permeabilidad en la membrana plasmática. Su propagación se debe a la existencia de una diferencia de potencial o *potencial de membrana* que surge debido a las concentraciones distintas de iones a ambos lados de la membrana. Las membranas de las células presentan una serie de poros que permiten el flujo de iones a través de la membrana. Hay dos tipos de poros: con compuertas o sin éstas. Los primeros pueden estar abiertos o no, lo cual permite un flujo selectivo de iones mientras que los segundos siempre permanecen abiertos. Los principales iones que constituyen dicho flujo son: el sodio, Na^+ , el potasio, K^+ , y el cloro, Cl^- , donde el signo indica la carga que aportan, positiva o negativa. La carga de una célula inactiva se mantiene en valores negativos (el interior respecto al exterior), por lo general de -70 mV y varía dentro de unos estrechos márgenes. Cuando la célula recibe un estímulo, éste activa el intercambio de iones entre la parte interior y exterior de la membrana produciendo así diferencias en la carga de la misma. Si el potencial de membrana de la célula alcanza un cierto umbral (de 65 mV a 55 mV) la célula genera (o dispara) un potencial de acción. Un **potencial de acción** es una onda de descarga eléctrica que viaja a lo largo de la membrana celular modificando su distribución de carga eléctrica y que dura unos milisegundos (Figura 3.1A).

Los potenciales de acción son la vía fundamental de transmisión de códigos neuronales y por tanto de información tanto en el cerebro como en el organismo en general.

El potencial de acción está sujeto al llamado principio “todo o nada”. La amplitud del potencial de acción es independiente de la cantidad de corriente que lo produzca. Por tanto, los potenciales de acción son señales “todo o nada”, puesto que u ocurren totalmente, o no ocurren. Esto contrasta por ejemplo con los receptores de potencial [13], cuyas amplitudes si dependen de la intensidad del estímulo. [10, 11, 12]

Vamos a hablar ahora de una de las dinámicas neuronales más interesantes: el *bursting* (Véase [14]). El *bursting* es un fenómeno de activación de patrones neuronales en el sistema nervioso central y la médula espinal que presentan oscilaciones complejas constituidas por fases repetitivas de estallidos entre las cuales se suceden periodos de inactividad (Figura 3.1B). Existen varios tipos de patrones de *bursting* y pueden coexistir.

El papel del *bursting* es especialmente importante para los movimientos rítmicos determinados por los Generadores Centrales de Patrones. Un **Generador Central de Patrones** (CPGs) es un circuito

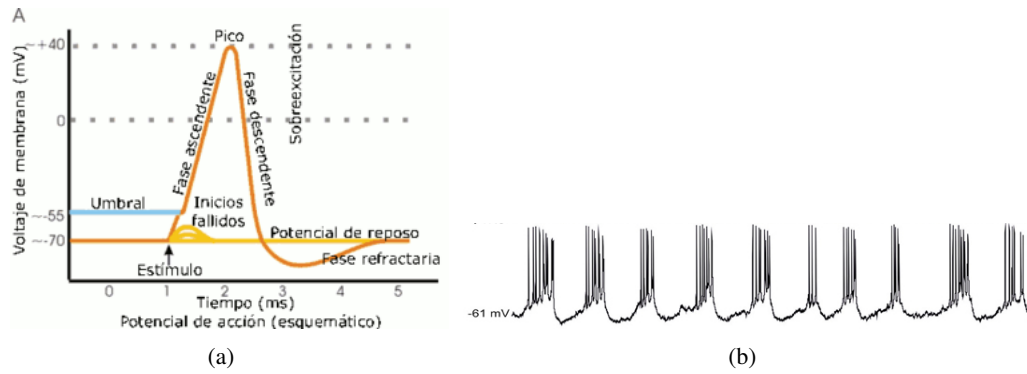


Figura 3.1: (A) Vista esquemática de un potencial de acción ideal, mostrando sus distintas fases. (B) Ejemplo de *bursting* neuronal.

de células neuronales cuyas interacciones sinérgicas pueden producir de forma autónoma patrones rítmicos de actividad que determinan comportamientos motores vitales (Véase [16]).

Actualmente, son de especial interés las dinámicas polirrítmicas de *bursting* en CPGs multifuncionales en los cuales cada atractor corresponde a un ritmo específico en una determinada escala de tiempo asociada con un tipo particular de comportamiento de un animal.

Cada CPG puede conducir a múltiples comportamientos y cambiar entre distintos ritmos neuronales bajo distintas condiciones. La multiestabilidad realza la complejidad y estabilidad de los sistemas nervioso y locomotor. Los CPGs se han encontrado en varios animales, implicados en el control de diversos comportamientos como el latir del corazón, el masticado y la locomoción en tierra y agua [17].

Para estudiar modelos biológicos de CPGs, en [15] desarrollan una serie de herramientas computacionales que reducen el problema de estabilidad y existencia de patrones rítmicos en redes al análisis de bifurcación de puntos de equilibrio y curvas invariantes de la aplicación de Poincaré para los desfases de *bursting* entre neuronas. Para ello, se basan en el modelo matemático de la neurona de una sanguijuela. Lo presentamos en el apartado siguiente sin entrar en explicaciones. Toda la información sobre el modelo puede consultarse en [18].

3.1. Presentación del modelo utilizado en el estudio

La descripción determinista de las actividades oscilatorias de una neurona como el *bursting* en sistemas neuronales está basada en el estudio de distintas propiedades genéricas de varios modelos matemáticos derivados del de Hodgkin-Huxley [19].

El modelo de Hodgkin-Huxley es uno de los modelos matemáticos más utilizado y exitoso tanto por su reconocimiento como por su aplicación. Éste explica el comportamiento eléctrico de las células nerviosas a través de la generación y propagación de impulsos eléctricos.

Un animal muy útil para el establecimiento de bases neuronales para los distintos comportamientos ha sido la sanguijuela, particularmente la sanguijuela medicinal europea, *Hirudo medicinalis*, por distintas razones (Véase [18]).

Existen varios modelos reducidos de una neurona del corazón de una sanguijuela. El modelo menos complejo viene dado por las siguientes ecuaciones derivadas del modelo de Hodgkin-Huxley con variables de control de acceso de flujo a través de los canales, que es el que utilizan en [15] para su estudio.

$$\begin{aligned}
C \frac{dV}{dt} &= -I_{Na} - I_{K2} + I_L - I_{app} - I_{syn} \\
\tau_{Na} \frac{dh_{Na}}{dt} &= h_{Na}^{\infty}(V) - h \\
\tau_{K2} \frac{dm_{K2}}{dt} &= m_{K2}^{\infty}(V) - m_{K2}
\end{aligned} \tag{3.1}$$

donde,

$$\begin{aligned}
I_L &= \bar{g}_L(V - E_L) \\
I_{K2} &= \bar{g}_{K2} m_{K2}^2 (V - E_K) \\
I_{Na} &= \bar{g}_{Na} m_{Na}^3 h_{Na} (V - E_{Na}) \\
m_{Na} &= m_{Na}^{\infty}(V)
\end{aligned} \tag{3.2}$$

Además, $C = 0,5$ nF es la capacidad de membrana; V es el potencial de membrana; I_{Na} es la intensidad de la corriente de sodio que pasa a través del canal activado por voltaje con activación rápida del canal m_{Na} e inactivación lenta h_{Na} ; I_{K2} es la intensidad de la corriente de potasio con activación m_{K2} ; I_L es la intensidad de la corriente debida a fugas (constituida principalmente por iones de cloro) e I_{app} es la intensidad de la corriente externa aplicada. $\bar{g}_{K2} = 30$ nS, $\bar{g}_{Na} = 200$ nS y $\bar{g}_L = 8$ nS son las conductancias del potasio, sodio y de fugas respectivamente y $E_{Na} = 0,045$ V, $E_K = -0,07$ V y $E_L = -0,046$ V son los potenciales de inversión. $\tau_{K2} = 0,25$ s y $\tau_{Na} = 0,0405$ s son los tiempos de activación de los canales.

Los valores estacionarios de las variables de control de acceso de flujo, $h_{Na}^{\infty}(V)$, $m_{Na}^{\infty}(V)$, $m_{K2}^{\infty}(V)$, vienen dadas por las ecuaciones siguientes:

$$\begin{aligned}
h_{Na}^{\infty}(V) &= [1 + \exp(500(0,0333 - V))]^{-1} \\
m_{Na}^{\infty}(V) &= [1 + \exp(-150(0,0305 - V))]^{-1} \\
m_{K2}^{\infty}(V) &= [1 + \exp(-83(0,018 - V + V_{K2}^{shift}))]^{-1}
\end{aligned} \tag{3.3}$$

donde V_{K2}^{shift} es la desviación de un valor medio para el voltaje $V_{1/2} = 0,018$ V correspondiente al canal de potasio semiactivado.

Para más detalles véanse [17, 18].

3.2. Red de tres neuronas

Volvamos de nuevo a hablar de los Centros Generadores de Patrones. En varios CPGs se ha observado que el circuito está principalmente constituido por “bloques” conectados entre sí (con una conexión más débil), donde cada bloque está compuesto por tres neuronas conectadas entre sí (con una conexión más fuerte). Ejemplos de estos son las redes pilóricas de la langosta espinosa, el circuito que controla el nado de la tritonia y los CPGs involucrados en la respiración de la *lymnaea* (caracol de agua) [15].

Por tanto, para averiguar más sobre las reglas que gobiernan la formación de patrones en los CPGs, es razonable estudiar previamente cuáles son las reglas que hacen surgir patrones en cada uno de esos bloques de tres células neuronales. Aquí presentamos algunos de los resultados obtenidos en [15] donde como hemos dicho previamente, utilizan nuevas herramientas computacionales que consiguen reducir el problema de existencia de patrones rítmicos en redes a un análisis de bifurcación de puntos de equilibrio y curvas invariantes para los desfases de *bursting* entre tres neuronas.

Supongamos por tanto que tenemos tres células neuronales del corazón de una sanguijuela conectadas entre sí, donde la dinámica de cada una de ellas viene determinada por el modelo presentado anteriormente.

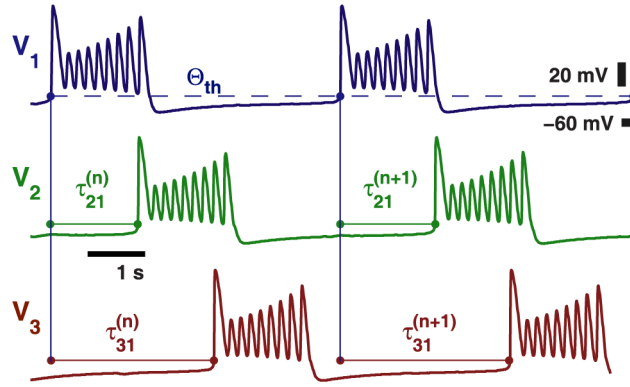


Figura 3.2: La neurona de referencia 1 (azul) se activa cuando V_1 alcanza el umbral Θ_{th} en $\tau_1^{(n)}$. Los desfases en el tiempo de activación $\tau_{21}^{(n)}$ y $\tau_{31}^{(n)}$ entre los *burst* entre la neuronas 1 y 2 (verde) y neuronas 1 y 3 (rojo), normalizadas sobre $\tau_1^{(n+1)} - \tau_1^{(n)}$, definen una secuencia de retrasos de fase $\{\Delta_{\phi_{21}}^{(n)}, \Delta_{\phi_{31}}^{(n)}\}$.

Las relaciones de fase entre las células acopladas vienen dadas a través de los detectores de actividad $\{\tau_1^{(n)}, \tau_2^{(n)}, \tau_3^{(n)}\}$, cuando sus voltajes cruzan un umbral Θ_{th} concreto desde abajo. Cada uno de los detectores indican el inicio del bloque de estallidos (*burst*) n -ésimo en cada célula. Definimos una secuencia de desfases dada por los retrasos en las iniciaciones (Figura 3.2) de cada bloque de estallidos relativos al inicio del bloque correspondiente para una neurona de referencia 1, normalizando sobre la diferencia de tiempo entre el *burst* anterior y el actual de la neurona de referencia como sigue:

$$\Delta_{\phi_{21}}^{(n)} = \frac{\tau_{21}^{(n+1)} - \tau_{21}^{(n)}}{\tau_1^{(n+1)} - \tau_1^{(n)}} \quad y \quad \Delta_{\phi_{31}}^{(n)} = \frac{\tau_{31}^{(n+1)} - \tau_{31}^{(n)}}{\tau_1^{(n+1)} - \tau_1^{(n)}} \mod 1$$

Un par ordenado $M_n = (\Delta_{\phi_{21}}^{(n)}, \Delta_{\phi_{31}}^{(n)})$ define una iteración o un punto de fase de la aplicación de Poincaré para los retardos:

$$\Pi : M_n \rightarrow M_{n+1}$$

Una secuencia $\{(\Delta_{\phi_{21}}^{(n)}, \Delta_{\phi_{31}}^{(n)})\}_{n=0}^N$ genera las trayectorias de los desfases $\{M_n\}_{n=0}^N$ de la aplicación de Poincaré en un toro T^2 con trayectorias definidas mod 1 (Figuras 3.3B, 3.5 y 3.6). En las simulaciones posteriores cada trayectoria se realiza para $N = 90$ ciclos de *bursting* (90 iteraciones) y puede detenerse cuando la distancia entre iteraciones sucesivas sea menor que un valor $\|M_n - M_{n+k}\| < 10^{-3}$ y $k = 5$, lo que implica que la trayectoria ha convergido a un punto de equilibrio M^* en el mapa de fases. Este punto de equilibrio corresponde a un ritmo de fase fijo y sus coordenadas corresponden a valores de desfase constantes entre las neuronas. Haciendo variar los retardos iniciales entre las neuronas 2 y 3 con respecto a la neurona de referencia 1, podemos detectar todos los puntos de equilibrio del diagrama e identificar las cuencas correspondientes a cada atractor y sus fronteras.

Consideramos un acoplamiento débil entre dos células de un bloque cuando la velocidad de convergencia a un punto fijo estable del diagrama de fases es lenta. Es decir, que la distancia entre dos iteraciones cualquiera permanece menor que un valor : $\max\|M_n - M_{n+1}\| < 0,05$. Por tanto podemos decir que el acoplamiento es relativamente fuerte si un punto inicial lejano alcanza un punto de equilibrio del diagrama después de unas pocas iteraciones.

3.2.1. Comentario sobre los diagramas obtenidos

Aunque se trata de un sistema dinámico discreto, en los diagramas de fase aparecen líneas continuas que indican la dirección del flujo a lo largo de muchas iteraciones. Los puntos de equilibrio se muestran como puntos de distintos colores. Los estables son más grandes y de color rojo, verde y

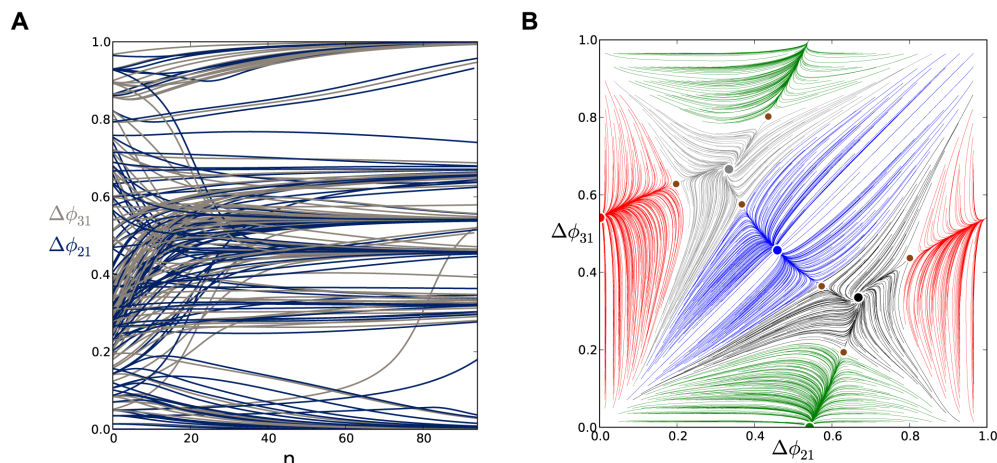


Figura 3.3: (A) Trayectorias de los desfases, $\Delta\phi_{21}^{(n)}$ (azul) y $\Delta\phi_{31}^{(n)}$ (gris), convergiendo a varios patrones fijos después de 90 iteraciones para un ciclo de trabajo medio. (B) El retrato de fases de la aplicación de Poincaré nos muestra cinco puntos estables y sus cuencas de atracción subdivididas por las separatrices generadas por seis puntos silla-nodo (marrón).

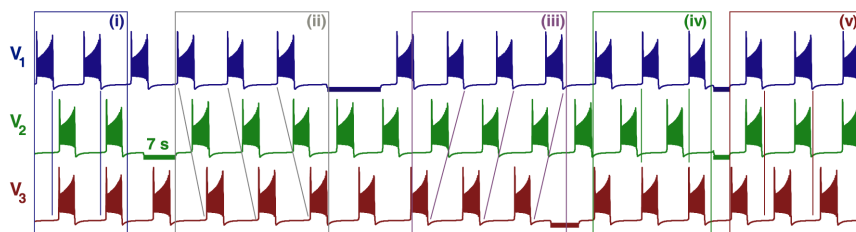


Figura 3.4: Coexistencia y cambio entre los cinco polirritmos de *bursting* para un ciclo de trabajo medio. (i) $(1 \perp \{2 \parallel 3\})$, (ii) $(1 \prec 2 \prec 3)$, (iii) $(1 \prec 3 \prec 2)$, (iv) $(2 \perp \{1 \parallel 3\})$ y (v) $(3 \perp \{1 \parallel 2\})$.

azul, correspondiendo al color de la trayectoria de los desfases que se aproximan a ellos y mostrando así las cuencas de atracción.

En [15] examinan distintas configuraciones de la red con prácticamente las mismas conexiones. Demuestran que los bloques de tres neuronas con conexiones simétricas son multiestables y así pueden producir y hacer posible la coexistencia de varios patrones de *bursting*.

Modificando los *ciclos de trabajo* (relación entre el tiempo que la señal se encuentra en estado activo y el periodo de la misma) se obtienen distintos resultados. Nosotros no entraremos en cuestiones tan específicas y nos limitaremos a comentar algunos de los diagramas obtenidos.

Supongamos ahora tres neuronas conectadas totalmente entre sí, como tres nodos de un grafo dirigido conectados de todas las formas posibles. Veamos qué ocurre por ejemplo para el caso concreto de un ciclo de trabajo medio.

En la Figura 3.3A se ilustra la evolución de $\Delta\phi_{21}$ y $\Delta\phi_{31}$ (mostrados en azul y gris) desde condiciones iniciales uniformemente distribuidas en el intervalo. Uno puede observar cómo las trayectorias terminan convergiendo a múltiples estados de fase constantes (patrones).

El diagrama de fases correspondiente Π se presenta en la Figura 3.3B. En este caso particular vemos que coexisten cinco puntos de equilibrio estables: el rojo en el punto $(\frac{1}{2}, 0)$, el azul en $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$, el negro en $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ y el gris en $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$. Estos puntos de equilibrio representan cinco polirritmos: tres patrones de *bursting* llamados de anti-fase y denotados por $(3 \perp \{1 \parallel 2\})$, $(2 \perp \{1 \parallel 3\})$, $(1 \perp \{2 \parallel 3\})$ y dos llamados *ondas viajeras* en el sentido de las agujas del reloj $(1 \prec 2 \prec 3)$, y en el contrario $(1 \prec 3 \prec 2)$ (En la Figura 3.4 se muestra exactamente a qué tipo de patrón se refiere cada expresión).

Para un nuevo parámetro de bifurcación y variaciones en el ciclo de trabajo se tienen los siguientes resultados. Llamamos g_0 al parámetro de bifurcación actual, con $0 \leq g_0 \leq 1$. Para $g_0 = 0$, las

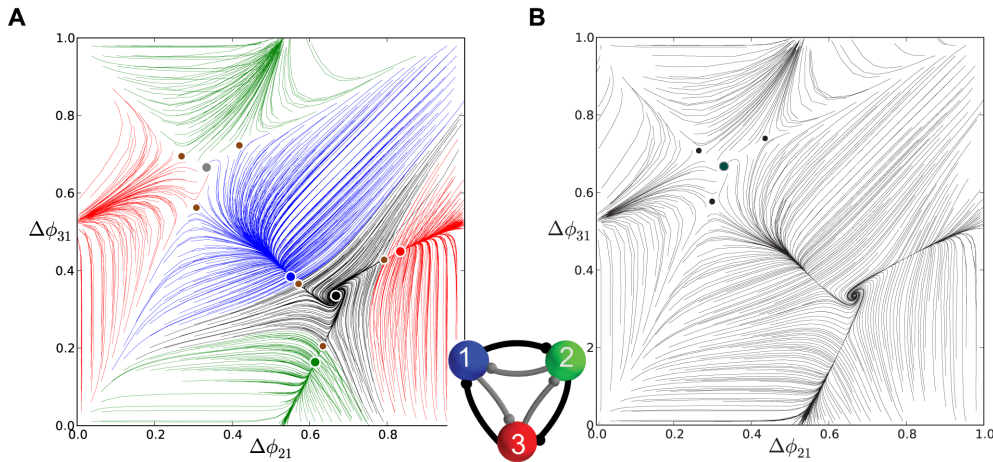


Figura 3.5: (A) Retrato de fases para $g_0 = 0,41$: los tres puntos silla-nodo (marrón) alrededor del punto estable $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ se acercan anulándose al chocar con los otros tres puntos estables mediante tres bifurcaciones silla-nodo simultáneas mientras $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ permanece inestable. (B) Para $g_0 > 0,42$, $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ es el único atractor del sistema.

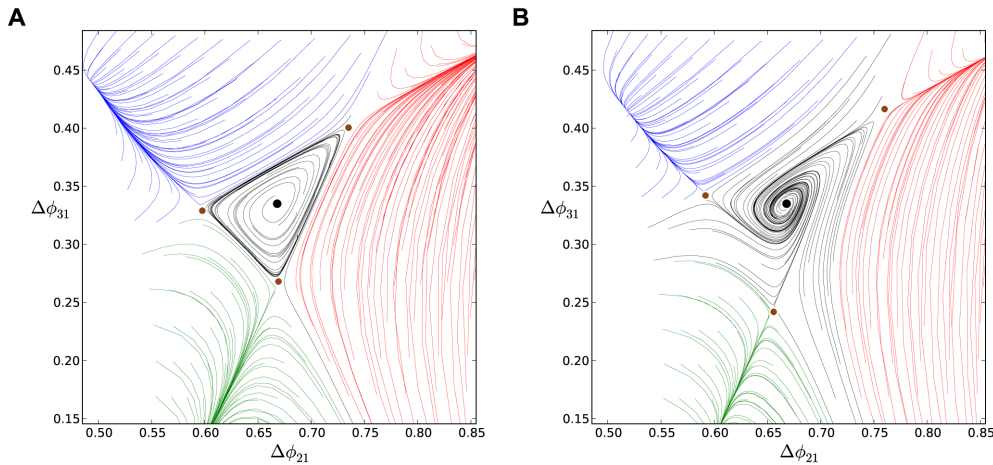


Figura 3.6: (A) Para el caso $g_0 = 0,185$ se representa una curva invariante que va de un punto silla a otro alrededor del punto de equilibrio $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$. (B) El caso $g_0 = 0,32$ ilustra el cambio en la estabilidad de $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ al aumentar el valor de g_0 .

dos ondas $(1 \prec 2 \prec 3)$ y $(1 \prec 3 \prec 2)$ son inestables. Así la red sólo puede generar los tres ritmos: $(3 \perp \{1 \parallel 2\})$, $(2 \perp \{1 \parallel 3\})$ y $(1 \perp \{2 \parallel 3\})$.

En la Figura 3.5A se representa el diagrama de fases para $g_0 = 0,41$ y muestra el punto de equilibrio $(\Delta\phi_{21}, \Delta\phi_{31}) = (\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ correspondiente a la onda $(1 \prec 3 \prec 2)$, que es estable y por tanto es un ritmo que puede darse en la red. Vemos que aquí ocurre una bifurcación, puesto que un aumento del valor del parámetro g_0 hace que los tres puntos silla y los tres estables desaparezcan anulándose entre sí mediante tres bifurcaciones silla-nodo simultáneas. Vemos además que para $g_0 > 0,42$ (Figura 3.5B), el punto de equilibrio $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ correspondiente a la onda $(1 \prec 3 \prec 2)$ se ha convertido en un atractor global del sistema, mientras que la otra, $(1 \prec 2 \prec 3)$, permanece inestable.

Ahora tenemos que caracterizar qué ha ocurrido para que el punto de equilibrio $(1 \prec 3 \prec 2)$ inicialmente inestable sea estable y atractor global del sistema para $g_0 > 0,42$. Para ello presentamos los dos diagramas adicionales de la Figura 3.6, centrados en un área cercana al punto y veamos qué tipo de bifurcación ha ocurrido.

En la Figura 3.6A se muestra un entorno del punto $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ en el diagrama para el valor del parámetro $g_0 = 0,185$. Se muestra una curva invariante estable que va de un punto silla a otro alrededor del punto de equilibrio $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ que, aquí todavía es inestable. A medida que aumentamos el valor de g_0 , la

curva invariante estable se encoge, chocando finalmente con el punto inestable $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ correspondiente a la *onda* $(1 \prec 3 \prec 2)$ y haciendo que se convierta en estable a través de una bifurcación de Hopf supercrítica como se muestra en la Figura 3.6B.

Por tanto, hemos visto que los comportamientos que se dan al conectar tres nodos, cada uno de ellos regido por una dinámica más sencilla como es la del sistema replicador mutador (una única ecuación por nodo), también aparecen de alguna manera al analizar dinámicas más complejas, como en la red de tres neuronas estudiada en este capítulo. En el Capítulo 2 hemos mostrado resultados analíticos que nos aseguran la existencia de ciclos límite y determinados puntos de equilibrio en el análisis de bifurcaciones de puntos de equilibrio y órbitas periódicas. Sin embargo, los resultados que aparecen en el capítulo 3 se han obtenido numéricamente debido a la complejidad de la dinámica. No obstante, las similitudes encontradas motivan el estudio de dinámicas más sencillas como método para arrojar luz sobre el estudio de otras más complejas. El método utilizado en [15] da la posibilidad de estudiar qué determina la aparición de distintos patrones de sincronización entre neuronas, analizando las bifurcaciones del sistema al tomar como variables los desfases entre las mismas.

Apéndice: Herramientas utilizadas

Para la realización de este trabajo, principalmente para la obtención de los resultados del Capítulo 2, se han utilizado los programas SAGE, Mathematica y Maple.

$N = 2$ estrategias

Para el cálculo de puntos de equilibrio del sistema replicador mutador para $N = 2$ estrategias se han utilizado SAGE y Maple, mientras que los distintos diagramas de bifurcación se han elaborado con Mathematica.

$N = 3$ estrategias

Para el caso de $N = 3$ estrategias, nos hemos ayudado de Maple y Mathematica para el análisis de todos los tipos de conexión entre los nodos. También han sido utilizados para llevar a cabo las distintas demostraciones, principalmente la del Teorema 2.3.9, que exigía la realización de muchos cálculos con dependencia de parámetros, así como el cálculo del primer coeficiente de Lyapunov para el estudio del tipo de bifurcación de Hopf. Los diagramas de bifurcación para cada una de las conexiones y los retratos de fases para valores concretos del parámetro de bifurcación se han obtenido con Mathematica.

Bibliografía

- [1] Steven H. Strogatz, *Nonlinear Dynamics and Chaos*, Westview Press, 1994.
- [2] Yuri A. Kuznetsov, *Elements of Applied Bifurcation Theory*, Springer 2004.
- [3] Peter Ashwin, G P King, James W Swift, *Three identical oscillators with symmetric coupling*, Nonlinearity, 3:585-601, 1990.
- [4] Yuri A. Kuznetsov, *Andronov-Hopf Bifurcation*, Scholarpedia, 1(10):1858, 2006.
- [5] Yuri A. Kuznetsov, *Saddle-node Bifurcation*, Scholarpedia, 1(10):1859, 2006.
- [6] Haderler, K.P., *Stable polymorphisms in a selection model with mutation*, Siam J. Applied Dynamical Systems, 41, 1-7, 1981.
- [7] Nowak, M.A., Komarova, N.L., Niyogi, P., *Evolution of universal grammar*, Science 291, 114-118, 2001.
- [8] Karen M. Page, Martin A. Nowak, *Unifying Evolutionary Dynamics*, J. Theor. Biol., 219, 93-98, 2002.
- [9] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Springer, 2002.
- [10] Bear MF, Connors BW, Paradiso M.A, *Neurociencia: explorando el cerebro*, Barcelona: Masson, 2002.
- [11] Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, *Principios de neurociencia*, Madrid: McGraw-Hill, 4ed, 2001.
- [12] Purves D, *Ion Channels Underlying Action Potentials*, Neuroscience. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 3ed, 2004.
- [13] Guyton, C.G., John E. Hall, *Tratado de fisiología médica. Cap.46: Receptores Sensitivos, circuitos neuronales para el procesamiento de la información*, 11^ª Edición. Elsevier, 2006.
- [14] Eugene M. Izhikevich, *Bursting*, Scholarpedia, 1(3):1300, 2006.
- [15] Jeremy Wojcik, Justus Schwabedal, Robert Clewley, Andrey L. Shilnikov, *Key Bifurcations of Bursting Polyrhythms in 3-Cell Central Pattern Generators*, PLoS ONE, 2014.
- [16] Scoot L. Hooper, *Central Pattern Generators*, In F.Moss and S.Gielen, editors, Encyclopedia of Life Sciences. Macmillan Reference, 2001. Electronic press at www.ELS.net. 2000.
- [17] Andrey Shilnikov, *Complete dynamical analysis of a neuron model*, Nonlinear Dyn (2012) 68:305-328, 2011.

- [18] William B. Kristan Jr., Ronald L. Calabrese, W. Otto Friesen, *Neuronal control of leech behavior*, Progress in Neurobiology 76 (2005) 279-327, 2005.
- [19] A.L. Hodgkin, A.F. Huxley, *A Quantitative Description of Membrane Current and its Application to Conduction and Excitation in Nerve*, J Physiol. 117, 500-544, 1952.
- [20] Darren Pais, Carlos H. Caicedo-Núñez, Naomi Leonard, *Hopf Bifurcations and Limit Cycles in Evolutionary Network Dynamics*, Siam J. Applied Dynamical Systems, Vol. 11, No.4, pp.1754-1784, 2012.
- [21] Darren Pais, Naomi Leonard, *Limit Cycles in Replicator-Mutator Networks Dynamics*, Proceedings of the 50th IEEE Conference on Decision and Control, IEEE Control Systems Society, Piscataway, NJ, pp3922-3927, 2011.