

Descripción y dinámica de redes de neuronas acopladas



Sergio Rabinal Carreras
Trabajo de fin de máster
Universidad de Zaragoza

Directores del trabajo: Roberto Barrio Gil y Sergio
Serrano Pastor

Prólogo

En este trabajo vamos a presentar un problema que está actualmente muy de moda en la comunidad científica, como es el estudio del comportamiento de la dinámica de diferentes sistemas de osciladores. En particular focalizaremos nuestros esfuerzos en el estudio de las redes de neuronales. Dicho interés nace fruto de las recientes innovaciones científicas como por ejemplo la electroencefalografía o las resonancias magnéticas que nos permiten obtener información sobre el cerebro a través de promedios de actividad sobre un gran número de neuronas. Paralelamente a estos avances los investigadores en la materia han sido capaces de desarrollar una herramienta matemática capaz de explicar y entender estos fenómenos que suceden en el cerebro, por ejemplo se han obtenido diferentes sistemas de ecuaciones diferenciales que han sido extremadamente útiles en la comprensión de las funciones propias del cerebro como la memoria, el procesamiento visual, el control motor o la toma de decisiones.

De los diferentes enfoques que podríamos tomar para abordar este problema vamos a desarrollar uno que tiene mucha influencia dentro de la comunidad científica actual y sobre el cual se está trabajando y publicando a una velocidad vertiginosa en los últimos años gracias a su sencillez y a los grandes resultados que con él se obtienen en las simulaciones de las diferentes redes neuronales. Técnica usada para resolver este tipo de sistemas de osciladores es conocida como *mean field reduction*. Hablaremos de las dos principales 'escuelas' que trabajaron esta técnica, empezando por Watanabe y Strogatz que fueron los precursores en la década de los 90 para posteriormente acabar hablando de Ott y Antonsen que en los finales de los 2000 particularizaron el estudio anterior de Watanabe y Strogatz. Esta teoría nos van a permitir reducir drásticamente la dificultad en el estudio del comportamiento de estos sistemas, ya que como podemos imaginar estudiar el comportamiento de 10000 neuronas (osciladores) acopladas puede resultar muy difícil, tanto a nivel teórico como a nivel práctico (aspectos computacionales). La principal novedad de esta técnica es el paso de un sistema discreto de osciladores a un sistema continuo, tomando el límite sobre el número de osciladores que componen el sistema. Una vez que ya estamos en el caso continuo no tiene sentido seguir hablando de osciladores individuales, nos encontraremos ante un fluido hecho con osciladores, y en este sistema seremos capaces de llevar a cabo la reducción en el caso de Watanabe y Strogatz introduciendo tres variables cuya evolución va a resumir la dinámica del sistema y en el caso de Ott y Antonsen identificando una variedad (*manifold*) reducida e invariante donde la dinámica del sistema viene en términos de dos ecuaciones diferenciales. Veremos que existe una relación entre ellos y el alcance o la potencia que tienen ambos métodos en el estudio de la dinámica de un sistema particular.

Posteriormente formularemos los diferentes modelos de redes neuronales de los cuales queremos conocer y estudiar su comportamiento y para ello usaremos la reducción del modelo que nos aporta la técnica desarrollada al principio.

En la segunda sección plantearemos un modelo conocido como *QIF neurons model*. Ese modelo nos servirá como base para empezar a hablar sobre los diferentes aspectos propios de las redes de neuronas. Una vez que ya tengamos planteada la formulación discreta del modelo, procederemos a la reducción del modelo pasando al caso continuo con la *mean field reduction*, en particular usaremos el enfoque de Ott y Antonsen y probaremos que, para este modelo, ese enfoque satisface completamente nuestras expectativas. Su comportamiento lo vamos a describir en función de dos variables macroscópicas como son: el *firing rate* y el *mean membrane potential*. Veremos como en estas redes neuronales se puede originar un comportamiento dinámico bastante interesante, pudiendo llegar a situaciones donde se producen fenómenos caóticos. La teoría de bifurcaciones será una herramienta de la cual echaremos mano

con bastante asiduidad tanto en este epígrafe como en el siguiente para tratar de explicar algunos de los fenómenos que ocurren en estas redes.

Finalmente ampliaremos el estudio del *QIF model* a un caso todavía más general y con un comportamiento dinámico más interesante como es el modelo de *Gap junctions*. La presentación de este último modelo no es arbitraria ni casual sino que se presenta en este trabajo para enlazar con uno de los modelos más revisados por los investigadores especializados en este campo durante el último lustro. Al igual que antes, presentaremos el modelo y procederemos a su reducción, ambos procedimientos guardarán bastante relación con los efectuados anteriormente, sin embargo nos servirán para ver como, con pequeñas variaciones, podemos enfrentarnos a situaciones donde la dinámica del sistema sea incluso más rica y variada que en los modelos anteriores. En última instancia presentaremos un modelo formado por dos redes neuronales de *gap junctions* de diferente naturaleza para ver como interactúan ambas.

Por lo presentado anteriormente, la constante que marca el devenir de este trabajo es la búsqueda de modelos neuronales donde podamos reflejar con mayor precisión la información que tenemos acerca de la naturaleza de las redes neuronales. Evidentemente esta búsqueda aumenta el grado de complejidad del modelo y el estudio de la dinámica cada vez se hace más difícil y a la vez enriquecedor. Sin embargo podemos estar tranquilos cuando aumentamos la complejidad del modelo discreto porque la herramienta de reducción que usamos para llegar hasta las ecuaciones finales no reflejan esta complejidad del modelo discreto.

Summary

This paper consists of three chapters and we are going to summarize here the most important aspects of them.

In the first chapter what we try to do is to put together all the information about the mean field theory used to reduce oscillators systems. First we will talk about the powerful tool which Watanabe and Strogatz developed in the early 90s to do this reduction. We introduce the global discrete oscillators system

$$\dot{\theta}_j = f + g \cos \theta_j + h \sin \theta_j, \quad j = 1, \dots, N.$$

Then we see how they pass from the discrete system to the continuous systems where the number of oscillators N tends to infinity and in this scenario we will present the three Watanabe and Strogatz variables which will reduce the continuous system

$$\tan\left(\frac{\theta_j(t) - \Theta(t)}{2}\right) = \sqrt{\frac{1 + \gamma(t)}{1 - \gamma(t)}} \tan\left(\frac{\psi_j - \Psi(t)}{2}\right)$$

Once we have put the foundations of this WS theory and we have seen how this reduction works we carry on and led to a more interesting model which has a strong relationship with the neuronal networks that we will present in chapters two and three. This model is a particular case of the previous one presented and has the form of

$$\frac{d\theta(x, t)}{dt} = v = \omega(x, t) + \text{Im}[H(x, t)e^{-i\theta}],$$

The change of variables involving the WS variables will be the same one and the reduction of the continuous where we can study the dynamic of the system will be only a system consisting of three partial ODEs.

After the Watanabe and Strogatz theory, we will present the Ott and Antonsen one developed in the mid 2000s. This theory has a major fact which makes it world-known and this is the invariant reduced manifold in which the dynamic of oscillators system takes place, we will show where does this manifold come from and we demonstrate why it is invariant and reduced. We will also prove that this second theory is a special case of the previous one and we will focus on how we can pass from one to another and what are the differences and drawbacks between both theories.

This first chapter that we have already presented will be the tool that we would apply every time that we want to reduce a discrete system of oscillators. In particular, neuronal networks can be viewed as oscillators systems, therefore chapters two and three which are dedicated exclusively to the study of the dynamic of different kind of networks, we apply the reduction of the networks.

As it was mentioned before, the second chapter is dedicated to the study of a neuronal network. In particular we focus on the so called QIF (Quadratic Integrate and fire) neurons. We first present the discrete system

$$\dot{V}_j = V_j^2 + x_j + Js(t) + I(t) \quad \text{if} \quad V_j \geq V_p, \quad V_j \leftarrow V_r \quad j = 1, \dots, N$$

Then we will proceed to the reduction of this system. We have two ways to do this procedure, the WS and the OA, we will select the OA and we explain and demonstrate why this theory fulfills our requirements. The final form of the reduction will be expressed in terms of two macroscopic variables which are the firing rate, denoted r , and the mean membrane potential, denoted v .

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv, \\ \dot{v} &= v^2 + x_0 + Jr + I(t) - \pi^2 r^2,\end{aligned}$$

Thanks to this reduction, the study of the dynamic of the neuronal network will be incredibly easier and we devote the final part of this chapter to this aim, mentioning the bifurcations and the stability of the steady states of the network.

The third chapter will be a step forward from the second one, the chapter will be dedicated to the gap junctions neurons model

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_j + \frac{g}{N} \sum_{k=1}^N (V_k - V_j) \quad j = 1, 2, \dots, N.$$

The way we work this network will be the same as the one we have made in chapter 2. The reason why this model is treated in this paper is due to variety of its dynamic which will be very enriching. Moreover, in the final stage of the paper we will study the interaction of two populations of gap neurons, one is excitatory denoted by the e-subscript and the other one is inhibitory denoted by the i-subscript, which led us to a dynamic call PING rhythm.

$$\begin{aligned}\dot{r}_e &= \Delta/\pi + 2r_e v_e - g_e r_e, \\ \dot{v}_e &= v_e^2 + I_e - \pi^2 r_e^2 + g_e(Q_e(t) - r_e) + \kappa_e S_e(t), \\ \dot{r}_i &= \Delta/\pi + 2r_i v_i - g_i r_i, \\ \dot{v}_i &= v_i^2 + I_i - \pi^2 r_i^2 + g_i(Q_i(t) - r_i) + \kappa_i S_i(t),\end{aligned}$$

Índice general

Prólogo	III
Summary	V
1. Mean field theory	1
1.1. Watanabe-Strogatz (WS)	1
1.2. Ott-Antonsen	8
1.3. Relación entre WS y OA	10
1.4. Deficiencias de OA frente a WS	14
2. Modelo de red de neuronas	17
2.1. Presentación del modelo de QIF neurons	17
2.2. Reducción del modelo	18
2.3. Estudio de la dinámica del QIF model	20
3. Gap junctions	25
3.1. Formulación y reducción del modelo	25
3.2. Dinámica del modelo	27
3.3. Modelo con dos poblaciones	29
Apéndice	33
Bibliografía	37

Capítulo 1

Mean field theory

En esta sección vamos a desarrollar toda la teoría *mean field* que usaremos posteriormente en la red de neuronas para reducir el sistema.

Como hemos dicho anteriormente esta teoría *mean field* aplicada a sistemas de osciladores tiene dos grandes vertientes cada una de las cuales recibe el nombre de sus dos autores más emblemáticos y que más aportaron a su desarrollo. La primera vertiente es la de Watanabe y Strogatz, en ella se tratan sistemas compuestos por osciladores idénticos y representa una herramienta analítica muy potente cuando queremos analizar la dinámica de este tipo de sistemas. La segunda vertiente, la que más influencia tendrá cuando tratemos la red de neuronas, es la desarrollada por Ott y Antonsen en la cual se tratan sistemas formados por un gran número de osciladores que en general no son idénticos. Esta teoría no describe de forma tan minuciosa la dinámica del sistema como la anteriormente nombrada sino que su principal logro radica en el hallazgo de un subconjunto de funciones invariante a lo largo del tiempo, también llamado *OA reduced manifold*, que es solución del sistema y donde podemos estudiar una parte de la dinámica del mismo.

Una vez desarrolladas las dos teorías demostraremos la relación que existe entre ambas y de paso veremos que la teoría de Ott y Antonsen es un caso particular de la teoría de Watanabe y Strogatz. Además como punto final de este estudio veremos algunos casos donde la teoría de Ott y Antonsen muestra claras deficiencias en comparación con la de Watanabe y Strogatz.

1.1. Watanabe-Strogatz (WS)

Los inicios de la teoría desarrollada por Watanabe y Strogatz (WS) se remontan a la década de los 90 del siglo pasado. En esa época la potencia y efectividad de los ordenadores a la hora de realizar simulaciones numéricas iba en claro aumento y como consecuencia de este hecho se publicaron una serie de resultados muy sorprendentes y poco esperados por la comunidad científica acerca del comportamiento de diferentes sistemas biológicos. El germen de la teoría de WS fueron unos experimentos realizados sobre una serie de superconductores de Josephson, *Josephson junctions*¹, que tenían las características de ser: idénticos, sobreamortiguados, unidos en serie y estar unidos mediante una carga común. Los resultados de esos experimentos arrojaron unas evidencias muy claras de un comportamiento dinámico estable y con un aparente comportamiento de baja dimensión. En sus trabajos fue donde por primera vez trataron estos aspectos, citando lo que los propios autores dicen "*One of the goals of these papers is to bring these results to the attention of the dynamical systems community, especially those people interested in integrable systems, coupled oscillators, or condensed-matter physics. A second goal is to present a theory that explains much of what has been observed*". El segundo objetivo de los autores es sobre el que vamos a hacer hincapié nosotros porque es el hecho clave que va a explicar el comportamiento estable y la dinámica de baja dimensión del sistema, en [4] se demuestran estos sucesos probando que el sistema de N *Josephson junctions* tiene $N - 3$ constantes de movimiento independientes y existe una

¹Las *Josephson junctions* son dispositivos superconductores de electricidad que pueden generar diferencias de voltaje de alta frecuencia, del orden de $10^{10} - 10^{11}$ ciclos por segundo.

transformación de las variables que reducen el sistema a uno de baja dimensión. No nos va a interesar tanto la formulación del modelo de las *Josephson junctions* en sí mismo como las variables que WS proponen para reducir el modelo y la transformación de las mismas, ya que esas mismas variables y esa misma transformación nos va a servir para un abanico más amplio de modelos entre los cuales se incluyen los que posteriormente propondremos como base de las redes neuronales.

El modelo general del que vamos a partir no va a ser el modelo de *Josephson junctions* sino un modelo más general formado por N osciladores cuya dinámica viene gobernada por un sistema de ecuaciones diferenciales de la misma dimensión

$$\dot{\theta}_j = f + g \cos \theta_j + h \sin \theta_j, \quad j = 1, \dots, N, \quad (1.1)$$

donde vamos a encontrar una transformación que va a reducirlo a un sistema de dimensión 3.

En cuanto a las variables: θ_j es la fase del oscilador j -ésimo y f, g, h son funciones de $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_N$, pero que no dependen del índice j -ésimo. Las funciones f, g, h describen cantidades o variables comunes determinadas por el estado de todos los osciladores. La situación es muy similar a la de los *mean field models* salvo que aquí no necesariamente son un promedio de las variables de estado sino que por el contrario son funciones más generales.

El espacio de fases de (1.1) es N -dimensional, sin embargo vamos a demostrar que cada trayectoria va a estar contenida en un espacio 3-dimensional. Para ello vamos a considerar el siguiente cambio de variables

$$\tan \left(\frac{\theta_j(t) - \Theta(t)}{2} \right) = \sqrt{\frac{1 + \gamma(t)}{1 - \gamma(t)}} \tan \left(\frac{\psi_j - \Psi(t)}{2} \right) \quad (1.2)$$

Donde ψ_j son las conocidas como constantes del movimiento y $0 \leq \gamma < 1$. El primer hecho que tenemos que destacar es que con esta transformación una solución $\theta_j(t)$ del sistema (1.1) tiene la forma de (1.2) y por lo tanto puede ser generada a partir de un conjunto de parámetros $\psi_j(t)$ que son invariantes en el tiempo. Las tres variables $\Theta(t), \gamma(t)$ y $\Psi(t)$ ajenas al modelo que hemos introducido son las que se conocen como *WS variables* que serán las que permitirán la reducción del modelo. A continuación vamos a explicar de dónde salen y por qué las introducimos, posteriormente veremos su interpretación física y significado.

La explicación de porque se usa ese cambio de variable se vaticina desde artículos anteriores [5] donde lo que se hace es resolver el sistema (1.1) cuando f, g y h son constantes, de esta forma podemos obtener $\theta_j(t)$ de forma explícita y tiene la forma de (1.2) pero $\Theta(t)$ y $\Psi(t)$ son simplemente proporcionales a t mientras que $\gamma(t)$ es constante. Entonces lo único que hay que hacer para resolver el problema cuando f, g, h no son constantes es aplicar el método de variación de los parámetros para llegar hasta la expresión final (1.2).

Reescribamos el sistema (1.1) en términos de las nuevas variables según el cambio

$$\begin{aligned} \sin(\theta_j - \Theta) &= \frac{\sqrt{1 - \gamma^2} \sin(\psi_j - \Psi)}{(1 - \gamma) \cos(\psi_j - \Psi)}, \quad \cos(\theta_j - \Theta) = \frac{\cos(\psi_j - \Psi) - \gamma}{1 - \gamma \cos(\psi_j - \Psi)} \\ \cos \theta_j &= \frac{(\cos(\psi_j - \Psi) - \gamma) \cos \Theta - \sqrt{1 - \gamma^2} \sin \Theta \sin(\psi_j - \Psi)}{1 - \gamma \cos(\psi_j - \Psi)} \\ \sin \theta_j &= \frac{(\cos(\psi_j - \Psi) - \gamma) \sin \Theta - \sqrt{1 - \gamma^2} \cos \Theta \sin(\psi_j - \Psi)}{1 - \gamma \cos(\psi_j - \Psi)} \end{aligned} \quad (1.3)$$

Ahora nos falta por despejar el diferencial que lo podemos hacer directamente desde el cambio de variable

$$\begin{aligned} \theta_j - \Theta &= 2 \arctan \left(\sqrt{\frac{1 + \gamma}{1 - \gamma}} \tan \left(\frac{\psi_j - \Psi}{2} \right) \right) \\ \frac{d}{dt}(\theta_j - \Theta) &= \frac{\sqrt{\frac{1 + \gamma}{1 - \gamma}}}{\cos^2 \left(\frac{\psi_j - \Psi}{2} \right) + \frac{1 + \gamma}{1 - \gamma} \sin^2 \left(\frac{\psi_j - \Psi}{2} \right)} \left(\frac{\dot{\gamma}}{1 - \gamma^2} \sin(\psi_j - \Psi) - \dot{\Psi} \right) \end{aligned}$$

Queda como

$$\dot{\theta}_j = \dot{\Theta} + \frac{\dot{\gamma} \sin(\psi_j - \Psi) - (1 - \gamma^2) \dot{\Psi}}{\sqrt{1 - \gamma^2} (1 - \gamma \cos(\psi_j - \Psi))}$$

Ya tenemos todos los elementos necesarios para expresar (1.1) en términos de las nuevas variables. Como el denominador en las expresiones del $\sin \theta_j$ y $\cos \theta_j$ es el mismo, multiplicamos todo por esa cantidad para evitar tener denominadores

$$\begin{aligned} \dot{\Theta}(1 - \gamma \cos(\psi_j - \Psi)) + \frac{\dot{\gamma} \sin(\psi_j - \Psi) - (1 - \gamma^2) \dot{\Psi}}{\sqrt{1 - \gamma^2}} &= f(1 - \gamma \cos(\psi_j - \Psi)) \\ + g((\cos(\psi_j - \Psi) - \gamma) \cos \Theta - \sqrt{1 - \gamma^2} \sin \Theta \sin(\psi_j - \Psi)) \\ + h((\cos(\psi_j - \Psi) - \gamma) \sin \Theta - \sqrt{1 - \gamma^2} \cos \Theta \sin(\psi_j - \Psi)) \end{aligned}$$

Y ahora ordenamos los términos para que nos quede la expresión definitiva

$$\begin{aligned} 0 = & (\dot{\Theta} - \sqrt{1 - \gamma^2} \dot{\Psi} - f + g\gamma \cos \Theta + h\gamma \sin \Theta) \\ & + \cos(\psi_j - \Psi)(-\gamma \dot{\Theta} + \gamma f - g \cos \Theta - h \sin \Theta) \\ & + \sin(\psi_j - \Psi) \left(\frac{\dot{\gamma}}{\sqrt{1 - \gamma^2}} + g\sqrt{1 - \gamma^2} \sin \Theta - h\sqrt{1 - \gamma^2} \cos \Theta \right), \quad j = 1, \dots, N, \end{aligned}$$

Si queremos que se verifique la igualdad para todo j y para todo t tendremos que anular los coeficientes que acompañan a $1, \cos(\psi_j - \Psi), \sin(\psi_j - \Psi)$. Para ello tendremos que imponer tres condiciones sobre las variables γ, Ψ, Θ

$$\begin{cases} \dot{\gamma} = -(1 - \gamma^2)(g \sin \Theta - h \cos \Theta) \\ \gamma \dot{\Theta} = \gamma f - g \cos \Theta - h \sin \Theta \\ \gamma \dot{\Psi} = -\sqrt{1 - \gamma^2}(g \cos \Theta + h \sin \Theta) \end{cases} \quad (1.4)$$

De esta forma hemos conseguido lo que perseguíamos que era reducir el sistema de N ecuaciones diferenciales (1.1) a uno de tres ecuaciones diferenciales (1.4) expresado únicamente en términos de las variables $(\gamma(t), \Psi(t), \Theta(t))$ y las funciones f, g, h .

Una vez vista la forma que toma el sistema en las nuevas variables (1.4) es conveniente arrojar un poco de luz sobre el significado de estas nuevas variables que han hecho posible esta reducción tan drástica en nuestro sistema. En términos generales el cambio que hemos hecho es algo similar a un cambio a polares donde la variable γ está relacionada con la amplitud o el radio y las variables Θ y Ψ están relacionadas con la fase o el ángulo. También si nos fijamos un poco más en este sistema (1.4) vemos un hecho que salta a la vista y es que nuestro sistema tiene una singularidad cuando $\gamma = 0$. Para evitar esta singularidad podemos hacer un cambio de variables que nos lleve de nuevo a unas coordenadas cartesianas

$$x = \gamma \cos \Theta, \quad y = \gamma \sin \Theta, \quad \Phi = \Theta - \Psi,$$

En estas nuevas variables (1.4) nos queda como

$$\begin{cases} \dot{x} = -yf + xyg + (1 - x^2)h, \\ \dot{y} = xf - (1 - y^2)g - xyh, \\ \dot{\Phi} = f - \frac{1 - \sqrt{1 - \gamma^2}}{\gamma^2}(gx + hy), \end{cases} \quad (1.5)$$

Y si estudiamos el caso en el que $\gamma = 0$ vemos que las expresiones de \dot{x}, \dot{y} no nos dan ningún problema mientras que en la de $\dot{\Psi}$ hay una indeterminación pero si hacemos el límite

$$\frac{1 - \sqrt{1 - \gamma^2}}{\gamma^2} \xrightarrow{\gamma \rightarrow 0} 1/2$$

. Por lo tanto en $\gamma = 0$ las nuevas variables toman el valor de

$$\dot{x} = h, \quad \dot{y} = -g, \quad \dot{\Psi} = f,$$

Ahora vamos a enfocar nuestra atención a los sistemas de osciladores donde el número de osciladores tiende a infinito, $N \rightarrow \infty$.

La principal diferencia que va a haber entre estos dos sistemas es la forma en la que vemos los osciladores. En el caso discreto, cuando N es finito, las variables de fase de los osciladores del sistema $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_N$ las podemos ver como partículas moviéndose en el círculo unidad. En el caso continuo, cuando $N \rightarrow \infty$, va a haber tal cantidad de osciladores que no los vamos a poder distinguir de manera individual sino que por el contrario los vamos a tratar como si de un fluido se tratasen y por lo tanto los vamos a caracterizar mediante una densidad $\rho(\theta, t)$ que indica los osciladores con fase θ en el instante t .

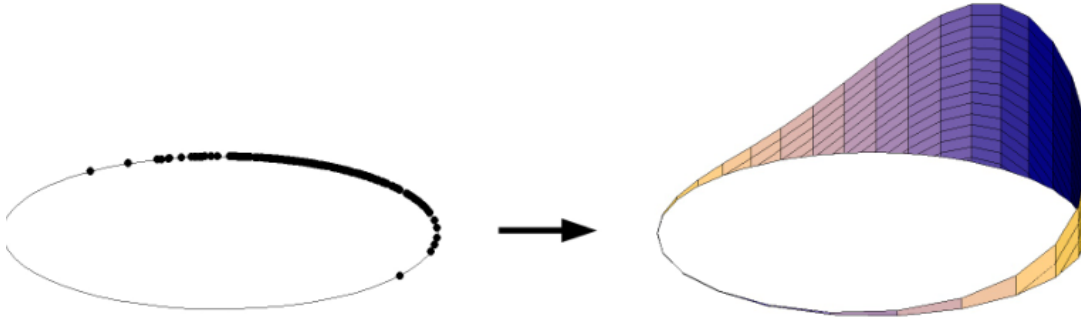


Figura 1.1: Visualización del paso del parámetro del caso discreto al continuo. [6]

Como es lógico, el paso de un sistema discreto a uno continuo y la aparición de una función de densidad asociada a las variables del sistema conlleva una serie de condiciones extra que se deben verificar para no incurrir en problemas en el futuro:

- Como sabemos, para que una función pueda ser llamada función de densidad se debe satisfacer que la integral a lo largo del dominio sea 1

$$\int_0^{2\pi} \rho(\theta, t) d\theta = 1, \quad \forall t > 0,$$

- Esta condición quizás no es tan conocida como la anterior ya que su naturaleza no tiene que ver tanto con el campo de las matemáticas como con el campo de la dinámica de fluidos. Cuando hablamos de un fluido de osciladores tenemos que imponer una condición que lleva asociada la no desaparición o la conservación del número de osciladores, ya que de lo contrario el problema sería mucho más difícil de analizar si el número de osciladores fuera creciendo o decreciendo con el paso del tiempo. Esta condición se conoce como ecuación de continuidad o de conservación del número de osciladores y tiene la siguiente expresión

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial \theta}(\rho v) = 0, \quad (1.6)$$

Donde $v(\theta, t)$ es la velocidad del fluido. Nuestro modelo de partida es (1.1), en él precisamente vemos reflejado el cambio de estado de un oscilador a lo largo del tiempo por lo tanto la parte derecha de esa ecuación será la velocidad de un oscilador en particular. Ahora no nos interesa ver a los osciladores como elementos individuales sino como un fluido, por lo tanto tendremos que generalizar esa expresión

$$v(\theta, t) = f + g \cos \theta + h \sin \theta, \quad (1.7)$$

Estas condiciones (1.6) y (1.7) son las que nos definen el sistema en el caso continuo. Lo que ahora debemos hacer es aplicar una reducción como la que hemos hecho antes en el sistema (1.1), la idea que vamos a seguir va a ser la misma pero los detalles cambian un poco.

Lo idea principal es reducir (1.6) haciendo un cambio de variables que nos quite la dependencia del tiempo que es justamente lo que hemos hecho antes cuando pasábamos de θ a ψ mediante (1.2), lo único que ahora vamos a tener que generalizarlo como hemos hecho con la velocidad quitando los subíndices

$$\tan\left(\frac{\theta(t) - \Theta(t)}{2}\right) = \sqrt{\frac{1 + \gamma(t)}{1 - \gamma(t)}} \tan\left(\frac{\psi - \Psi(t)}{2}\right) \quad (1.8)$$

Lo que pretendemos con este cambio es, al igual que hemos hecho antes, encontrar unas condiciones sobre (γ, Ψ, Θ) que permitan poner la densidad $\rho(\theta, t)$ como una nueva densidad $\sigma(\psi)$ independiente del tiempo.

Empezamos a trabajar el cambio para reescribir (1.6) y (1.7) en función de las nuevas variables. Todas las fórmulas de trigonometría obtenidas anteriormente (1.3) van a ser exactamente iguales cambiando θ_j por θ y ψ_j por ψ . Del cambio podemos despejar ψ para luego hacer las derivadas pertinentes

$$\psi = \Psi(t) + 2 \arctan\left(\sqrt{\frac{1 + \gamma}{1 - \gamma}}\right)^{-1} \tan\left(\frac{\theta - \Theta}{2}\right)$$

La vamos a tener que derivar respecto del tiempo

$$\frac{\partial \psi}{\partial t} = \dot{\Psi} - \frac{\dot{\gamma}}{1 - \gamma^2} \sin(\psi - \Psi) - \frac{1 - \gamma \cos(\psi - \Psi)}{\sqrt{1 - \gamma^2}} \dot{\Theta}$$

y respecto θ

$$\frac{\partial \Psi}{\partial \theta} = \frac{1 - \gamma \cos(\psi - \Psi)}{\sqrt{1 - \gamma^2}}$$

La relación exacta existente entre la densidad antigua $\rho(\theta, t)$ y la nueva $\sigma(\psi)$, que es independiente del tiempo, viene dada por

$$\rho(\theta, t) = \sigma(\psi) \frac{\partial \Psi}{\partial \theta} = \sigma(\psi) \frac{1 - \gamma \cos(\psi - \Psi)}{\sqrt{1 - \gamma^2}} \quad (1.9)$$

Transformemos ahora la ecuación de continuidad para ponerla en términos de las nuevas variables

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = \sigma(\psi) \frac{\partial}{\partial t} \left(\frac{1 - \gamma \cos(\psi - \Psi)}{\sqrt{1 - \gamma^2}} \right) + \frac{\partial}{\partial \Psi} \left(\sigma(\psi) \frac{1 - \gamma \cos(\psi - \Psi)}{\sqrt{1 - \gamma^2}} \right)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial \theta}(\rho v) &= \frac{\partial \Psi}{\partial \theta} \frac{\partial}{\partial \Psi}(\rho v) \\ &= \frac{1 - \gamma \cos(\psi - \Psi)}{1 - \gamma^2} \left(\sigma'(\psi) (f(1 - \gamma \cos(\psi - \Psi)) \right. \\ &\quad + g(-\gamma \cos \Theta + \cos \Theta \cos(\psi - \Psi) - \sqrt{1 - \gamma^2} \sin \Theta \sin(\psi - \Psi)) \\ &\quad + h(-\gamma \sin \Theta + \sin \Theta \cos(\psi - \Psi) + \sqrt{1 - \gamma^2} \cos \Theta \sin(\psi - \Psi)) \\ &\quad + \sigma(\psi) [\gamma f \sin(\psi - \Psi) + g(-\cos \Theta \sin(\psi - \Psi) - \sqrt{1 - \gamma^2} \sin \Theta \cos(\psi - \Psi)) \\ &\quad \left. h(-\sin \Theta \sin(\psi - \Psi) + \sqrt{1 - \gamma^2} \cos \Theta \cos(\psi - \Psi))] \right) \end{aligned}$$

Juntando todas estas condiciones obtenemos una igualdad muy similar a la obtenida en el sistema discreto. Llamemos por comodidad $c = \cos(\psi - \Psi)$ y $s = \sin(\psi - \Psi)$

$$\begin{aligned} 0 = & \sigma \left(c(-\dot{\gamma} - g(1 - \gamma^2) \sin \Theta + h(1 - \gamma^2) \cos \Theta) \right. \\ & \left. + s\sqrt{1 - \gamma^2}(-\gamma\dot{\Theta} + \gamma f - g \cos \Theta - h \sin \Theta) \right) \\ & + \sigma' \left(\sqrt{1 - \gamma^2}(\dot{\Theta}\sqrt{1 - \gamma^2} - \dot{\Theta} + f - \gamma g \cos \Theta - \gamma h \sin \Theta) \right. \\ & \left. + c\sqrt{1 - \gamma^2}(\gamma\dot{\Theta} - \gamma f + g \cos \Theta + h \sin \Theta) \right. \\ & \left. + s(-\dot{\gamma} - g(1 - \gamma^2) \sin \Theta + h(1 - \gamma^2) \cos \Theta) \right) \end{aligned}$$

Y de aquí podemos ver que esta igualdad se verifica independientemente del tiempo y de $\sigma(\psi)$, c, s si imponemos las condiciones

$$\begin{cases} -\dot{\gamma} - g(1 - \gamma^2) \sin \Theta + h(1 - \gamma^2) \cos \Theta = 0, \\ \gamma\dot{\Theta} - \gamma f + g \cos \Theta + h \sin \Theta = 0, \\ \dot{\Theta}\sqrt{1 - \gamma^2} - \dot{\Theta} + f - \gamma g \cos \Theta - \gamma h \sin \Theta = 0, \end{cases} \quad (1.10)$$

Que son las mismas que (1.4), por lo que la reducción en el caso continuo es igualmente válida.

Llegados a este punto ya tenemos asentada la base sobre la de la teoría de WS. Como decíamos al principio de esta sección lo interesante de esta teoría no era el modelo de *Josephson junctions* que la propició sino las variables de WS y la transformación que permitía la reducción de este tipo de sistemas. Fruto de ello hemos planteado un modelo mucho más general sobre el que desarrollar toda la herramienta matemática, ahora lo que vamos a hacer va a ser particularizarlo al modelo de osciladores que nos interesa porque será el que desarrollaremos posteriormente en lo que queda de este capítulo y los siguientes.

El modelo va a ser un sistema formado por infinitos osciladores, por lo tanto estamos en el caso continuo, donde la variable que va a reflejar el estado va a ser su fase (θ) y además cada oscilador va a tener una frecuencia natural denotada como $\omega(x, t)$, que depende de un parámetro continuo² como es x y van a estar regulados por una función $H(x, t)$ que será compleja. A pesar de que en un principio la teoría de WS estaba desarrollada para sistemas de osciladores idénticos vamos a seguir el ejemplo marcado por autores como Pikovsky o Rosenblum que en [7] y [8] demuestran que esta teoría también puede ser aplicada a sistemas de osciladores no idénticos. En este modelo la heterogeneidad de los osciladores la marca la variable continua x que afecta tanto a la frecuencia natural como a $H(x, t)$.

La formulación del mismo queda como

$$\frac{d\theta(x, t)}{dt} = \nu = \omega(x, t) + \text{Im}[H(x, t)e^{-i\theta}], \quad (1.11)$$

Si comparamos esta expresión con (1.7) vemos claramente que se trata de un caso particular para unas determinadas f, g, h . El estado del sistema continuo al igual que pasaba antes va a estar descrito por la densidad $\rho(x, \theta, t)$. Además vamos a poder formar una función de distribución $P(x, \theta, t)$ multiplicando la distribución condicional del parámetro x , que vamos a llamar $n(x)$, por la densidad de osciladores

$$P(x, \theta, t) = n(x)\rho(x, \theta, t), \quad (1.12)$$

Al igual que pasaba antes, la integral de estas funciones, $\rho(x, \theta, t)$ y $n(x)$, sobre el espacio de los posibles valores que toman sus parámetros es 1.

Como estamos en el caso continuo (1.6) es la ecuación que rige la dinámica de nuestro sistema. Vamos a demostrar que la forma de reducir este sistema, a pesar de tener los osciladores una naturaleza diferente a la de los originales de WS, va a seguir la misma idea que se había desarrollado en

²No confundir esta x con la de las coordenadas cartesianas de (1.5)

WS pero introduciendo algunos pequeños cambios. Las tres variables de WS eran $\gamma(t), \Theta(t), \Psi(t)$ que aparecían en (1.8), ahora van a ser un poco más generales porque también van a depender de x , luego $\gamma(x, t), \Theta(x, t), \Psi(x, t)$ van a ser las nuevas tres variables de WS. Sin embargo para la reducción que aquí nos interesa no vamos a utilizar estas tres variables directamente sino una transformación de las mismas.

$$\gamma = \frac{2\tilde{\gamma}}{1 + \tilde{\gamma}^2}, \quad \Psi = \tilde{\Psi} + \pi, \quad \Theta = \tilde{\Theta} + \pi, \quad (1.13)$$

Con esa transformación el cambio de variable original del WS (1.8) queda reescrito como

$$\tan\left(\frac{\theta - \tilde{\Theta}}{2}\right) = \frac{1 - \tilde{\gamma}}{1 + \tilde{\gamma}} \tan\left(\frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2}\right), \quad (1.14)$$

Si nos fijamos ahora en como aparece la variable θ en la ecuación de velocidad de nuestro modelo (1.11), vemos que es de forma exponencial. Como lo que queremos es precisamente reescribir esa ecuación en las nuevas variables, nos será más cómodo si tenemos el cambio que acabamos de hacer escrito en forma exponencial. Para ello recordamos la formula que relaciona la tangente con la exponencial para un ángulo cualquiera ζ

$$e^{i\zeta} = \frac{1 + i \tan(\zeta/2)}{1 - i \tan(\zeta/2)},$$

Así pues la forma exponencial del cambio (1.14)

$$\begin{aligned} e^{i(\theta - \tilde{\Theta})} &= \frac{1 + i \tan(\frac{\theta - \tilde{\Theta}}{2})}{1 - i \tan(\frac{\theta - \tilde{\Theta}}{2})} = \frac{1 + i \frac{1 - \tilde{\gamma}}{1 + \tilde{\gamma}} \tan(\frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2})}{1 - i \frac{1 - \tilde{\gamma}}{1 + \tilde{\gamma}} \tan(\frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2})} \\ &= \frac{(1 + \tilde{\gamma}) \cos \frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2} + i(1 - \tilde{\gamma}) \sin \frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2}}{(1 + \tilde{\gamma}) \cos \frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2} + i(\tilde{\gamma} - 1) \sin \frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2}} \\ &= \frac{\tilde{\gamma} e^{-i(\frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2})} + e^{i(\frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2})}}{\tilde{\gamma} e^{i(\frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2})} + e^{-i(\frac{\psi - \tilde{\Psi}}{2})}} \\ &= \frac{\tilde{\gamma} + e^{i(\psi - \tilde{\Psi})}}{\tilde{\gamma} e^{i(\psi - \tilde{\Psi})} + 1} \end{aligned}$$

Vamos a aliviar un poco la notación y escribir las variables de WS sin necesidad de apostrofes, a pesar de que como hemos dicho anteriormente existe una diferencia entre las variables con apostrofe y sin él. De esta forma nos queda el cambio que va a reducir el modelo

$$e^{i\theta} = e^{i\Theta} \frac{\gamma + e^{i(\psi - \Psi)}}{\gamma e^{i(\psi - \Psi)} + 1} \quad (1.15)$$

Con este cambio y con esas variables de WS estaremos en condiciones de imponer unas condiciones sobre su dinámica que al igual que en el caso continuo anterior nos darán una nueva función de densidad $\sigma(x, \psi)$ independiente del tiempo. La relación entre ambas densidades sigue siendo (1.9). Para sacar esas condiciones tenemos que irnos a la ecuación de continuidad (1.6) y reescribirla en términos de las nuevas variables, como hemos hecho antes, y al imponer que esa igualdad que nos queda se debe verificar para $\forall t > 0$ entonces es cuando nos saldrán las condiciones que hay que imponer sobre $\gamma(x, t), \Theta(x, t), \Psi(x, t)$. Van a ser muy parecidas a (1.4) adaptando los valores de f, g, h según (1.11)³

$$\begin{cases} \frac{\partial \gamma(x, t)}{\partial t} = \frac{1 - \gamma^2}{2} \operatorname{Re}(H(x, t) e^{-i\Theta}), \\ \frac{\partial \Theta(x, t)}{\partial t} = \omega(x, t) + \frac{1 + \gamma^2}{2\gamma} \operatorname{Im}(H(x, t) e^{-i\Theta}), \\ \frac{\partial \Psi(x, t)}{\partial t} = \frac{1 - \gamma^2}{2\gamma} \operatorname{Im}(H(x, t) e^{-i\Theta}), \end{cases} \quad (1.16)$$

³Todos los detalles sobre la transformación de la ecuación de continuidad en términos de las nuevas variables se pueden encontrar en [8] en el Apéndice B. No se derivan en este trabajo porque la derivación es casi idéntica a la efectuada en las páginas 5 y 6.

El estudio de este modelo de osciladores (1.11) no es casualidad ya que la generalidad del mismo permite relacionarlo con muchos de los modelos más famosos entre la comunidad científica dependiendo del valor que tomen $\omega(x, t)$ y $H(x, t)$. Uno de los modelos más famosos cuando hablamos de osciladores es el de Kuramoto-Sagakuchi [19] y [20], una de sus principales aportaciones es el estudio de la dinámica del modelo de osciladores mediante el parámetro de orden de Kuramoto o *complex mean field*.

Si llamamos $Z(x, t)$ al parámetro de orden local de Kuramoto, lo podemos relacionar con las variables de nuestro modelo mediante

$$Z(x, t) = r(x, t)e^{i\theta(x, t)} = \int_{-\pi}^{\pi} \rho(x, \theta, t)e^{i\theta} d\theta, \quad (1.17)$$

donde r y θ son la amplitud y la fase del *mean field*. La interpretación de r es la misma que la de γ de nuestro modelo, y la θ es también un ángulo sin embargo su interpretación es un poco más ambigua que las dos que ofrecen Θ y Ψ en nuestro modelo. En particular el modelo de Kuramoto-Sagakuchi lo podemos obtener a partir de (1.11) si asumimos como hipótesis:

- Los osciladores difieren únicamente por su frecuencia natural. Esto afecta a la ω ya que no va a depender del tiempo sino solamente de x , luego $\omega(x)$.
- Todos están sujetos a una fuerza común H que depende del *global mean field* Y obtenido mediante la integración del anteriormente mencionado parámetro de orden local Z sobre toda la población

$$Y = Re^{i\Upsilon} = \int Z(x)n(x)dx,$$

Y esta dependencia es lineal

$$H = \epsilon e^{i\beta} Y, \quad (1.18)$$

Nos queda reescrito (1.11) como el famoso modelo de osciladores de Kuramoto-Sagakuchi

$$\frac{d\theta(t)}{dt} = \omega(x) + \epsilon R \sin(\Upsilon - \theta(x) + \beta), \quad (1.19)$$

1.2. Ott-Antonsen

El origen de la teoría de Ott y Antonsen (OA) es bastante más reciente que la de WS ya que sus trabajos más relevantes en este campo [32] y [33] datan de los años 2008 y 2009. En ambos trabajos se parte del mismo modelo básico de osciladores que nosotros hemos presentado en (1.11) y lo que se pretende es dar una metodología alternativa a la propuesta por WS para reducir este sistema. En particular demuestran que para los sistemas del tipo de Kuramoto (1.19), dada una determinada distribución natural de las frecuencias, existe una única ecuación diferencial ordinaria de primer orden que determina la dinámica del sistema y además, dadas unas condiciones iniciales, encuentran su solución exacta de forma analítica. En esta sección vamos a ver cual fue su metodología y como hicieron para hacer todavía más simple la reducción del sistema de WS ya que lo primeros llegaron a un sistema reducido de tres ecuaciones diferenciales mientras que OA llegan a una única ecuación diferencial.

Como hemos anticipado, el modelo de origen es el mismo (1.6) por lo tanto va a llevar ligados tanto la ecuación de continuidad (1.6) como la condición sobre la densidad del fluido de osciladores (1.12) donde la distribución natural de las frecuencias es

$$n(x) = \int_0^{2\pi} \rho(x, \theta, t) d\theta,$$

Una vez asentada la base del modelo sobre el que vamos a trabajar llega el momento de plantear la metodología usada por OA para reducirlo. Igual que cuando hablábamos de WS decíamos que la clave

para la reducción eran las tres variables de WS y la transformación en la que estaban involucradas, ahora la clave para la reducción va a ser el parámetro de orden (1.17), que al ser un modelo de Kuramoto va a hacer que la función $H(x, t)$ de (1.11) se convierta en εY por (1.18)⁴, y la expansión de la densidad $P(x, \theta, t)$ como una serie de Fourier.

A diferencia de lo que pretendían WS con su cambio (1.8) que era transformar la densidad $\rho(x, \theta, t)$ en otra que fuese estacionaria e independiente del tiempo $\sigma(x, \psi)$, OA lo que buscan es desligar el parámetro de estado $\theta(t)$ de la densidad ρ . Para ello lo que hacen es expandir la $\rho(x, \theta, t)$ como una serie de Fourier en θ

$$P(x, \theta, t) = n(x)\rho(x, t) = \frac{n(x)}{2\pi} \left\{ 1 + \left[\sum_{m=1}^{\infty} f_m(x, t) e^{im\theta} + c.c \right] \right\} \quad (1.20)$$

donde $c.c$ denota los complejos conjugados y $|f_m(x, t)| \leq 1$ para que converja la serie. Esta es la primera diferencia importante entre OA y WS, pero el hecho clave de la teoría de OA que va a definir su famoso *OA reduced invariant manifold* viene a raíz de esa expansión como serie de Fourier. Visto lo que queda dentro del sumatorio, los autores prestaron especial atención a $f_m(x, t)$, es decir los coeficientes de Fourier de la serie, y en particular adoptaron como posibles $f_m(x, t)$ únicamente aquellas funciones que pudieran expresarse como $f_m(x, t) = [F(x, t)]^m$ donde $F(x, t)$ es una función desconocida. Esa clase particular de funciones que verifican esa condición es conocido como *OA reduced manifold*. Evidentemente aun queda por demostrar que con la nueva expresión de $P(x, \theta, t)$ se simplifica la ecuación de continuidad (1.6) del modo que a nosotros nos interesa y que las soluciones que obtengamos de esa ecuación son invariantes a lo largo del tiempo.

Si ahora reescribimos la ecuación de continuidad

$$\frac{\partial F}{\partial t} + i\omega F + \frac{\varepsilon}{2}(YF^2 - Y^*) = 0,$$

donde Y^* denota el conjugado de Y . Como vemos hemos conseguido lo que pretendíamos que era obtener una ecuación que rigiera la dinámica de nuestro sistema que no dependiera de la variable θ . El parámetro de orden Y va a ser la variable que van a utilizar OA para resumir el estado del sistema ya que es la única donde intervenía la variable θ . Si recordamos la expresión que tenía en (1.18) y (1.17)

$$Y = Re^{i\Upsilon} = \int Z(x)n(x)dx = \int n(x) \int_{-\pi}^{\pi} \rho(x, \theta, t) e^{i\theta} d\theta dx,$$

veremos que esta también se ha simplificado en la variable θ gracias a la expansión de $\rho(x, \theta, t)$

$$Y = \int F^*(x, t)n(x)dx$$

Si trabajamos un poco más la ecuación de continuidad poniendo la función $F = |F|e^{-i\lambda}$ llegamos a

$$\frac{\partial |F|}{\partial t} + \frac{\varepsilon}{2}(|F|^2 - 1) \operatorname{Re}[Fe^{-i\lambda}] = 0$$

a partir de la cual es bastante sencillo demostrar la invarianza en el tiempo de las soluciones del sistema. Ya hemos dicho que nos interesan las soluciones de (1.6) en las que podemos poner los coeficientes de Fourier de ρ como $f_m(x, t) = [F(x, t)]^m$, donde $|F(x, t)| \leq 1$, y ahora tenemos una ecuación de la dinámica explícitamente en función de ellos. En esa expresión podemos ver que si $|F| = 1$ entonces $\frac{\partial |F|}{\partial t} = 0$, por lo tanto una trayectoria del sistema que empieza con la condición inicial dentro del círculo unidad, $|F(x, 0)| < 1$ nunca puede atravesarlo y salirse del mismo para $0 < t < \infty$. Las soluciones que a nosotros nos interesan son invariantes en el tiempo y el *OA reduced invariant manifold* está bien definido.

En [32] los autores derivan una única ecuación diferencial ordinaria de la cual son capaces de obtener exactamente la solución analítica. Para ella lo único que hacen es dar una distribución particular de las

⁴Por comodidad asumimos que $\beta = 0$.

frecuencias natural del sistema, $n(x)$, en ese caso toman la función de Lorentz. Usan esa función y sus polos para evaluar el parámetro de orden $Y = \int F^*(x, t) n(x) dx$ y a partir de la expresión que obtienen la reemplazan en la ecuación de continuidad y obtienen la ecuación diferencial definitiva de la dinámica del sistema. A partir de ella obtienen la solución exacta⁵

$$\frac{d|Y|}{dt} + (1 - \frac{\varepsilon}{2})|Y| + \frac{1}{2}\varepsilon|Y|^3 = 0, \quad (1.21)$$

1.3. Relación entre WS y OA

A pesar de lo que puede parecer por la presentación que hemos hecho de los métodos de WS y OA no son métodos completamente independientes el uno del otro sino que por el contrario el método de OA es un caso particular del método de WS. En esta sección vamos a demostrar esa relación y también vamos a dar los fundamentos matemáticos que soportan la existencia de esa relación.

Como ya hemos anticipado, el método general es el método de WS y por lo tanto va a ser de este del que vamos a tener que partir. Si recopilamos la información diseminada a lo largo de este trabajo veremos que el desarrollo de OA lo hemos introducido a partir de un modelo de Kuramoto, precisamente ha sido al finalizar la sección de WS donde hemos expuesto la existencia de estos modelos como un caso particular del modelo general de (1.11), luego no nos queda más alternativa que empezar a hablar de la relación de estos dos métodos a partir de ese modelo de Kuramoto y en particular de la que habíamos dicho que era su característica principal como era el parámetro de orden o *complex mean field*.

Cuando señalábamos la existencia del parámetro de orden de Kuramoto (1.17) lo hacíamos en un principio para ver la relación que este tenía con las tres variables de WS sin embargo en su momento no profundizamos más en esta relación ya que nos quedamos únicamente en la interpretación tan similar que ambos poseían. Eso no implica que no existiera una relación mayor ya que, si combinamos las variables de WS de manera adecuada, podemos obtener una versión muy similar al parámetro de orden tomando $z(x, t) = \gamma(x, t)e^{i\Theta}$ y $\alpha = \Theta - \Psi$. De esta forma nos quedan las ecuaciones de la dinámica (1.16) como

$$\frac{\partial z(x, t)}{\partial t} = i\omega(x, t)z + \frac{1}{2}H(x, t) - \frac{z^2}{2}H^*(x, t)\frac{\partial \alpha(x, t)}{\partial t} = \omega(x, t) + \text{Im}(z^*H(x, t)), \quad (1.22)$$

Lo mismo podemos hacer con el cambio de variable (1.15)

$$\begin{aligned} e^{i\theta} &= \frac{\gamma + e^{i(\Psi - \Theta)}}{\gamma e^{i(\Psi - \Theta)} + 1} = \frac{\gamma e^{i\Theta} + e^{i(\Theta - \Psi)}e^{i\Psi}}{\gamma e^{i(\Theta - \Psi)}e^{i(\Psi - \Theta)} + 1} \\ &= \frac{z + e^{i(\alpha - \Psi)}}{\gamma e^{-i\Theta}e^{i(\alpha + \Psi)} + 1} = \frac{z + e^{i(\alpha - \Psi)}}{z^*e^{i(\alpha + \Psi)} + 1} \\ &= z \frac{1 + \frac{1}{z}e^{i(\alpha - \Psi)}}{z^*e^{i(\alpha + \Psi)} + 1} = z \frac{1 + \frac{z^*}{|z|^2}e^{i(\alpha - \Psi)}}{z^*e^{i(\alpha + \Psi)} + 1} \end{aligned}$$

Si ahora con esta nueva definición nos vamos a (1.17) y lo ponemos en función de las nuevas variables

$$Z(x, t) = \int_{-\pi}^{\pi} z \frac{1 + z^*|z|^{-2}e^{i(\alpha - \Psi)}}{z^*e^{i(\alpha + \Psi)} + 1} \sigma(\Psi) d\Psi = z \int_{-\pi}^{\pi} \frac{1 + z^*|z|^{-2}e^{i(\alpha - \Psi)}}{z^*e^{i(\alpha + \Psi)} + 1} \sigma(\Psi) d\Psi \quad (1.23)$$

$$\begin{aligned} \frac{1}{1 + z^*e^{i(\Psi + \alpha)}} &= \sum_{n=0}^{\infty} (-z^*e^{i(\Psi + \alpha)})^n \\ \int_{-\pi}^{\pi} \frac{1 + z^*|z|^{-2}e^{i(\alpha - \Psi)}}{z^*e^{i(\alpha + \Psi)} + 1} \sigma(\Psi) d\Psi &= \int_{-\pi}^{\pi} \left(\sum_{n=0}^{\infty} (-z^*e^{i(\Psi + \alpha)})^n \right) (1 + z^*|z|^{-2}e^{i(\alpha - \Psi)}) \sigma(\Psi) d\Psi \end{aligned}$$

⁵Aquí se presenta a grandes rasgos los pasos que han seguido los autores, sin embargo se necesitan de unas cuantas condiciones más técnicas para poder realizar la evaluación del parámetro de orden. Para conocer más detalles acudir directamente a [32].

$$= \int_{-\pi}^{\pi} \sum_{n=0}^{\infty} (-z^* e^{i(\psi+\alpha)})^n \sigma(\psi) d\psi - |z|^{-2} \int_{-\pi}^{\pi} \sum_{n=0}^{\infty} (-z^* e^{i(\psi+\alpha)})^{n+1} \sigma(\psi) d\psi,$$

Cambiamos el sumatorio y la integral ⁶ y separamos la parte que depende de ψ y de z ,

$$= \sum_{n=0}^{\infty} \left(\int_{-\pi}^{\pi} e^{i\psi n} \sigma(\psi) d\psi \right) (-z^* e^{i\alpha})^n - |z|^{-2} \sum_{n=0}^{\infty} \left(\int_{-\pi}^{\pi} e^{i\psi(n+1)} \sigma(\psi) d\psi \right) (-z^* e^{i\alpha})^{n+1}$$

Por lo tanto, si llamamos

$$C_n = \int_{-\pi}^{\pi} e^{i\psi n} \sigma(\psi) d\psi,$$

podemos poner (1.23) como

$$Z(x, t) = z \left(\sum_{n=0}^{\infty} C_n (-z^* e^{i\alpha})^n - |z|^2 \sum_{n=0}^{\infty} C_{n+1} (-z^* e^{i\alpha})^{n+1} \right)$$

$C_0 = 0$ y $C_1 = 0$ ⁷,

$$Z(x, t) = z \left(1 + (1 - |z|^{-2}) \sum_{n=2}^{\infty} C_n (-z^* e^{i\alpha})^n \right)$$

La expresión del parámetro de orden $Z(x, t)$ se podría simplificar todavía aun más si consiguiéramos anular $C_n = 0 \quad \forall n \geq 2$. Por la forma que tienen los C_n vemos que si tomamos $\sigma(\psi) = \frac{1}{2\pi}$, es decir, si suponemos que las constantes de movimiento ψ siguen una distribución uniforme ⁸ entonces $C_n = 0 \quad \forall n \geq 2$. Y esto nos lleva a la relación final entre el parámetro de orden y las variables de WS $Z(x, t) = z(x, t)$.

Es necesario señalar que el parámetro de orden Z es una cantidad importante cuando tratamos de describir la dinámica de un sistema de osciladores, sin embargo se queda insuficiente cuando queremos dar una caracterización completa de un sistema. Para ello necesitamos recurrir a los parámetros de orden generalizados de Daido [11][12][13]. Estos se definen de forma muy parecida a (1.17) más general

$$Z_m(x, t) = \int_{-\pi}^{\pi} \rho(x, \theta, t) e^{im\theta} d\theta, \quad (1.24)$$

Claramente Z_1 es el parámetro de Kuramoto. Para escribirlos en función de $z(x, t)$ y $\alpha(x, t)$ hacemos lo mismo que acabamos de hacer y obtenemos que

$$Z_m(x, t) = z^m \int_{-\pi}^{\pi} \frac{1 + z^* |z|^{-2} e^{i(\alpha - \psi)}}{z^* e^{i(\alpha + \psi)} + 1} \sigma(\psi) d\psi,$$

Y si, al igual que antes, imponemos que la distribución de las constantes de movimiento sea uniforme, $\sigma(\psi) = \frac{1}{2\pi}$, entonces obtenemos que

$$Z_m(x, t) = z(x, t)^m = Z(x, t)^m \quad (1.25)$$

Luego los parámetros generalizados de Daido en este caso particular no son más que el parámetro de orden de Kuramoto elevado a la potencia correspondiente.

Si nos fijamos, esta última parte donde hemos podido poner una función como otra función elevada a una potencia se asemeja mucho a las funciones que definían el *OA reduced invariant manifold* donde $f_m(x, t) = [F(x, t)]^m$. Por lo tanto vemos que el enfoque de OA es equivalente al caso cuando los parámetros de orden de Daido se pueden expresar como potencias del de Kuramoto. Así, es evidente

⁶Esto lo podemos hacer gracias al teorema de Fubini-Tonelli tomando como medida del sumatorio la de contar.

⁷En [8] y [3] se impone la condición $C_1 = \int_{-\pi}^{\pi} e^{i\psi} \sigma(\psi) d\psi = 0$ como condición necesaria para que las tres variables de WS γ, Θ, Ψ estén determinadas de manera única.

⁸En particular con que $\sigma(\psi) = \text{cte}$ nos valía, pero como estamos hablando de distribuciones la más sencilla que nos viene a la mente que es constante es la uniforme.

que el *OA reduced manifold* corresponde al caso especial donde los parámetros de orden generalizados están expresados en potencias de la variable de WS $z(x, t)$ y es válido siempre que la distribución de las constantes de movimiento $\sigma(\psi)$ sea uniforme.

Esta relación entre WS y OA y sus principales herramientas para la reducción de los sistemas, es decir, entre (1.8) y (1.20) tiene una fundamentación matemática y esa no es otra que las propiedades de un grupo de *conformal mappings* del disco unidad en sí mismo. Estas propiedades de grupo de *conformal mappings* surgen de manera natural como demuestran los autores Marvel y Strogatz en su artículo [9].

Para definir estas aplicaciones conformes del disco unidad en sí mismo las empezamos por englobar dentro de un grupo de transformaciones conocidas como transformaciones de Mobius para ver que tienen estructura de grupo. De momento definimos las transformaciones de Mobius

$$G: \mathbb{C} \rightarrow \mathbb{C}$$

$$z \mapsto G(z) = \frac{az + b}{cz + d},$$

donde a, b, c y d son números complejos y el numerador no es múltiplo del denominador (eso es $ad - bc \neq 0$). Esta familia de funciones tiene la estructura de grupo con la composición como operación interna y la aplicación identidad como elemento neutro. En particular las que llevan el disco unidad abierto $\mathbb{D} = \{z \in \mathbb{C} : |z| < 1\}$ en sí mismo pueden ser escritas [10] como

$$G(z) = e^{-i\varphi} \frac{\alpha - z}{1 - \alpha^* z}, \quad \varphi \in \mathbb{R} \quad \alpha \in \mathbb{D},$$

La aplicación inversa queda definida unívocamente como

$$z = G^{-1}(w) = \frac{e^{i\varphi} w + \alpha}{1 + \alpha^* e^{i\varphi} w} \quad (1.26)$$

Antes en la sección de OA habíamos puesto el (1.8) en forma exponencial porque nos interesaba por la forma (1.11)

$$e^{i\zeta} = \frac{1 + i \tan(\zeta/2)}{1 - i \tan(\zeta/2)}$$

y ahora por el contrario nos interesa el cambio inverso

$$\tan\left(\frac{\theta - \Theta}{2}\right) = i \frac{1 - e^{i(\theta - \Theta)}}{1 + e^{i(\theta - \Theta)}} \quad (1.27)$$

Para enlazarlo con las transformaciones de Mobius veamos lo que ocurre cuando aplicamos G^{-1} a un punto $w = e^{i\phi}$ del círculo unidad. Puesto que la imagen es también un punto del círculo unidad $G^{-1}(e^{i\phi}) = e^{i\theta}$ para algún ángulo θ . Para facilitarnos los cálculos, como $\alpha \in \mathbb{C}$ lo ponemos en forma polar como $\alpha = re^{i\Theta}$

$$G^{-1}(w) = \frac{e^{i\varphi} w + \alpha}{1 + \alpha^* e^{i\varphi} w}$$

$$e^{i\theta} = \frac{e^{i(\varphi + \phi)} + re^{i\Theta}}{1 + re^{-i\Theta} e^{i(\varphi + \phi)}}$$

$$e^{i(\theta - \Theta)} = \frac{e^{i(\phi - \vartheta)} + r}{1 + re^{i(\phi - \vartheta)}}$$

siendo $\vartheta = \Theta - \varphi$ y sustituimos esta expresión en (1.27)

$$\tan\left(\frac{\theta - \Theta}{2}\right) = \frac{1 - r}{1 + r} \left(i \frac{1 - e^{i(\phi - \vartheta)}}{1 + e^{i(\phi - \vartheta)}} \right)$$

Esta expresión es equivalente a (1.8) si

$$\frac{1-r}{1+r} = \sqrt{\frac{1+\gamma}{1-\gamma}}$$

Y eso se da si $\gamma = \frac{-2r}{1+r^2}$.

Veamos ahora como surge (1.20) del grupo de transformaciones de Mobius. Para poder ver esta relación, primero tenemos que trabajar un poco más la expresión de (1.20). Lo que vamos a hacer es sumar la serie de potencias que teníamos y reordenar los términos hasta llegar a una expresión que se conoce como núcleo de Poisson.

$$\begin{aligned} P(x, \theta, t) &= n(x)\rho(x, t) = \frac{n(x)}{2\pi} \left\{ 1 + \left[\sum_{m=1}^{\infty} f_m(x, t)e^{im\theta} + c.c \right] \right\} = \frac{n(x)}{2\pi} \left\{ 1 + \left[\sum_{m=1}^{\infty} f_m(x, t)e^{im\theta} + f_m^*(x, t)e^{-im\theta} \right] \right\} \\ &= \frac{n(x)}{2\pi} \left\{ 1 + \left[\sum_{m=1}^{\infty} (F(x, t)e^{i\theta})^m + (F^*(x, t)e^{-i\theta})^m \right] \right\} = \frac{n(x)}{2\pi} \left\{ 1 + \frac{F(x, t)e^{i\theta}}{1 - F(x, t)e^{i\theta}} + \frac{F^*(x, t)e^{-i\theta}}{1 - F^*(x, t)e^{-i\theta}} \right\} \\ &= \frac{n(x)}{2\pi} \left\{ \frac{1}{1 - F(x, t)e^{i\theta}} + \frac{F^*(x, t)e^{-i\theta}}{1 - F^*(x, t)e^{-i\theta}} \right\} = \frac{n(x)}{2\pi} \left\{ \frac{1 - FF^*}{(1 - Fe^{i\theta})(F^*e^{-i\theta})} \right\} \\ &= \frac{n(x)}{2\pi} \frac{1 - |F|^2}{1 + |F|^2 - 2\operatorname{Re}(Fe^{i\theta})} \end{aligned}$$

Si ponemos $F(x, t)$, que es una cantidad compleja, como módulo y argumento, $F(x, t) = re^{-i\theta}$, entonces nos queda la expresión definitiva del núcleo de Poisson

$$P(x, \theta, t) = \frac{1 - r^2}{1 + r^2 - 2r \cos(\theta - \Theta)} \quad (1.28)$$

A esta expresión (1.28) va a ser a la que tengamos que llegar desde nuestro grupo de transformaciones (1.26).

Partimos al igual que antes fijando la imagen de un elemento de S^1 de tal forma que $G^{-1}(e^{i\phi}) = e^{i\theta}$, trabajaremos por comodidad con la aplicación equivalente T tal que $T(\phi) = \theta$.

Sea ahora μ la medida uniforme en el círculo unidad S^1 de tal forma que el valor de su derivada por Radon-Nikodyn es $d\mu(\phi) = \frac{1}{2\pi}d\phi$. Así pues la transformación T lleva μ a la medida $T*\mu$ y tiene como derivada usando también Radon-Nikodym

$$d(T*\mu)(\theta) = \frac{1}{2\pi}(T^{-1}(\theta))'d\theta$$

Veamos que expresión tiene $T^{-1}(\theta)' = \frac{dT^{-1}(\theta)}{d\theta}$, para conocer su valor partimos de la inversa de (1.26), es decir, de G y tomamos logaritmos a ambos lados

$$T^{-1}(\theta) = \log(G') = -i\phi + \log(z - \alpha) - \log(1 - \alpha^*z) = -\phi - i\log(z - \alpha) + i\log(1 - \alpha^*z),$$

Y ahora derivamos suponiendo que $z = e^{i\theta} \in S^1$

$$\begin{aligned} T^{-1}(\theta)' &= -i \frac{e^{i\theta}i}{e^{i\theta} - \alpha} - i \frac{\alpha^*e^{i\theta}}{1 - \alpha^*e^{i\theta}} = \left(\frac{1 - |\alpha|^2}{1 + |\alpha|^2 - (\alpha e^{-i\theta} + \alpha^*e^{i\theta})} \right) \\ &= \left(\frac{1 - |\alpha|^2}{1 + |\alpha|^2 - 2\operatorname{Re}(\alpha^*e^{i\theta})} \right) = \left(\frac{1 - r^2}{1 + r^2 - 2r \cos(\theta - \Theta)} \right) \end{aligned}$$

De esta forma queda demostrado que el grupo de transformaciones de Mobius que llevan el disco unidad en sí mismo es la base de la cual parten las dos técnicas de reducción empleadas por WS (1.8) y por OA (1.20).

1.4. Deficiencias de OA frente a WS

En esta sección vamos a mostrar dos casos particulares de simulaciones de sistemas de osciladores donde compararemos los resultados que arroja el estudio de la dinámica de los mismos mediante la reducción propuesta por la teoría de WS y la propuesta por OA. Como es de esperar será inexacta en comparación con la de WS porque la primera es un caso particular de la segunda. Los modelos que vamos a tomar como base para nuestras simulaciones serán del tipo de Kuramoto-Sakaguchi (1.19) con $N = 10^4$, $\varepsilon = 3$ y $\beta = 0$ [8].

El primer caso en cuestión parte del último párrafo de la Sección 1.2, la de OA. Ese último párrafo recogía a grandes rasgos lo que hacían los autores OA en [32] para sacar la ecuación final que regía la dinámica del sistema. Dan una distribución de las frecuencias naturales del sistema, denotadas como $n(x)$, y en particular tomaban la distribución de Lorentz

$$n(x) = \frac{1}{\pi} \frac{\Delta}{(x - x_0)^2 + \Delta^2} \quad (1.29)$$

para posteriormente proceder a la evaluación del parámetro de orden $Y = \int F^*(x)n(x)dx$ y llegar hasta la expresión definitiva de la ecuación diferencial que regía la dinámica del sistema. Sin embargo, en este proceso existen una serie de hipótesis que debemos asumir si queremos que sea válido. Cuando evaluamos la integral de Y con el valor de $n(x)$

$$Y = \frac{\Delta}{\pi} \int \frac{F^*(x)}{(x - x_0)^2 + \Delta^2}$$

ésta queda muy sencilla si la hacemos usando el Teorema de Cauchy y evaluando la función $F^*(x)$ en los polos de la función de Lorentz que estén en nuestro dominio. Sin embargo para poder hacer esa evaluación necesitamos imponer la condición de que la función $F^*(x)$ se pueda extender de manera analítica al plano x -complejo⁹, ya que los polos donde vamos a tener que evaluar la función van a ser $x = x_0 \pm i\Delta \in \mathbb{C}$.

Los resultados que arrojan los experimentos llevados a cabo en [8] se hacen dos simulaciones, una siguiendo la reducción WS, otra con OA, donde se estudia la dinámica del parámetro Y en función del tiempo, en el caso de OA sin asumir la condición que acabamos de presentar.

El segundo caso problemático que estudiaremos es cuando la distribución de las constantes de movimientos $\sigma(\psi)$ no es completamente uniforme. Volvemos a seguir las indicaciones de [8], y en este caso cuantificamos mediante la cantidad $0 < q \leq 1$ cuanto difiere la distribución $\sigma(\psi)$ que tomamos con respecto a la uniforme. Tomamos como referencia que en el caso $q = 1$ las dos son uniformes. Como antes estudiamos la evolución del parámetro de orden con respecto al tiempo.

Como conclusión de esta sección podemos destacar dos aspectos. El primero es que la reducción encontrada por OA propone unos sistemas con una dinámica más sencilla de simular que los propuestos por WS, ya que OA depende de una única ecuación diferencial (1.21) mientras que WS depende de tres (1.16). El segundo tiene que ver con el comportamiento estacionario de las soluciones de OA. Como hemos podido ver en las simulaciones el comportamiento a largo plazo es el correcto mientras que por el contrario el transitorio depende mucho de la elección que hagamos de los parámetros. Por lo tanto una buena solución cuando hagamos el estudio de un sistema mediante OA es no tener en cuenta el comportamiento transitorio e iniciar el estudio una vez que ya haya pasado un cierto lapso de tiempo.

⁹No olvidemos que el parámetro x era continuo y real.

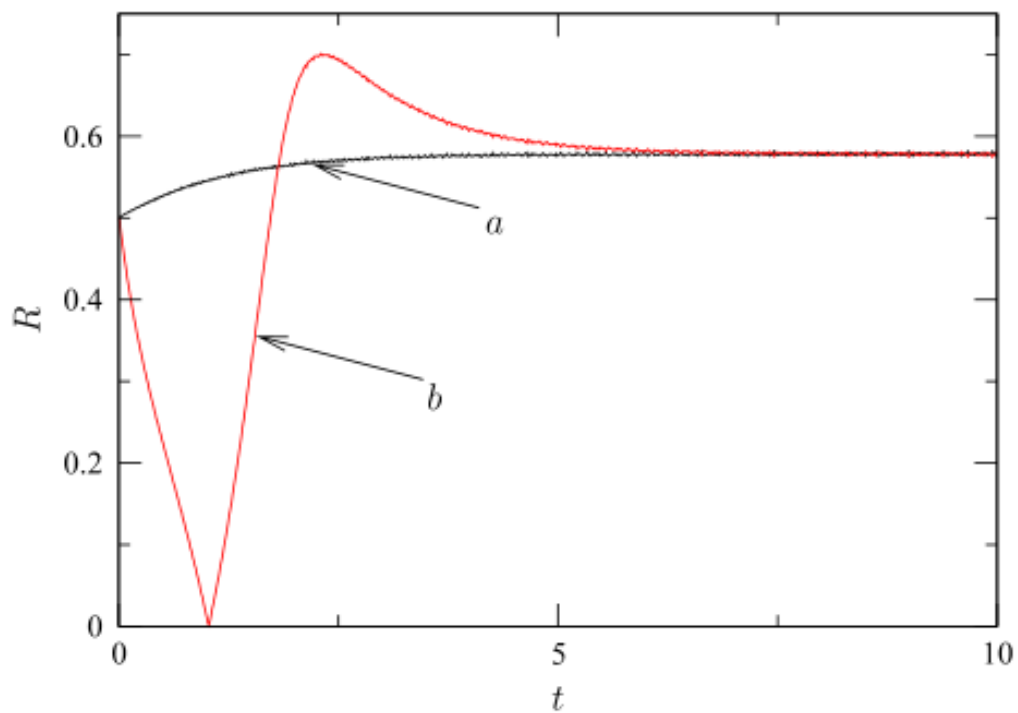


Figura 1.2: La curva a sigue la solución teórica que tendría la curva, mientras que la curva b , tiene un comportamiento transitorio que difiere bastante del exacto.

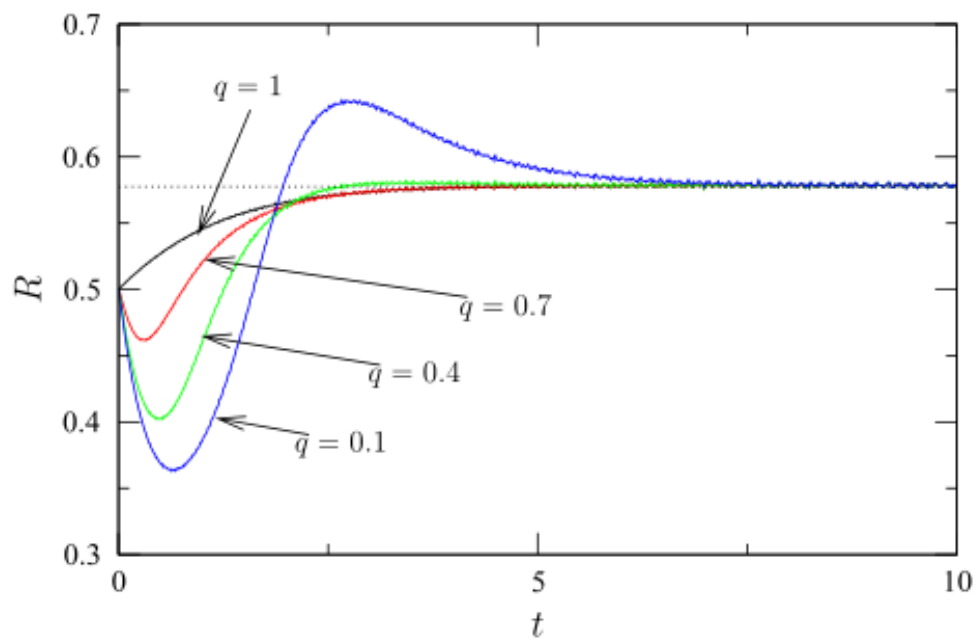


Figura 1.3: La trayectoria exacta sería la curva negra cuando $q = 1$. Las demás trayectorias vemos que tienen un comportamiento transitorio que se aleja cada vez más del verdadero a medida que vamos disminuyendo el parámetro q .

Capítulo 2

Modelo de red de neuronas

De aquí en adelante, tanto en este capítulo como en el siguiente, vamos a particularizar el estudio previo general que hemos hecho sobre sistemas de osciladores en un modelo de red de neuronas. Nuestro principal objetivo será estudiar la dinámica de esta red de neuronas y para ello evidentemente nos vamos a ayudar de toda la teoría *mean field* que hemos desarrollado en el Capítulo 1. En esta parte ya no nos va a interesar tanto la formulación y reducción del modelo como los resultados acerca de la estabilidad de las soluciones o las posibles bifurcaciones que obtengamos del mismo. Para que quede aun más claro, tanto en este Capítulo 2 como en el posterior Capítulo 3 vamos a centrarnos en el análisis numérico de unos sistemas que vamos a obtener basándonos en toda la teoría desarrollada en el Capítulo 1. En particular en este Capítulo 2 desarrollamos un modelo de red neuronal conocido como *QIF model* y en el Capítulo 3 haremos una extensión más general de este modelo.

2.1. Presentación del modelo de QIF neurons

El modelo de red de neuronas que vamos a trabajar es el conocido como *QIF neurons model* [23][24][25], en particular nos vamos a fijar en la formulación que se propone en [22]. El modelo de *QIF neurons* recibe ese nombre porque está formado por neuronas Quadratic Integrate and Fire. Atendiendo a la excitabilidad y como se generan los potenciales de membrana las neuronas se catalogan dentro de dos grandes grupos, las neuronas del tipo I y las neuronas del tipo II. En este caso el modelo de *QIF neurons* está muy trabajado porque representa el modelo canónico de las neuronas del tipo I, aquellas donde los equilibrios desaparecen por medio de una bifurcación del tipo *saddle-node*¹.

Como hemos dicho anteriormente el modelo más general posible para sistemas de osciladores era (1.11), por lo tanto nuestro modelo va a tener que salir de (1.11) para unos determinados valores de $\omega(x, t)$ y $H(x, t)$. Tomando

$$\begin{aligned}\omega(x, t) &= 1 + x + Js + I, \\ H(x, t) &= i(-1 + x + Js + I),\end{aligned}$$

obtenemos el modelo canónico de *theta neurons* en función de $\theta \in [0, 2\pi)$. Este modelo es el canónico cuando queremos describir el estado de una neurona a través de su fase.

$$\dot{\theta} = (1 - \cos \theta) + (1 + \cos \theta)[x + Js(t) + I(t)], \quad (\text{Caso continuo}) \quad (2.1)$$

$$\dot{\theta}_j = (1 - \cos \theta_j) + (1 + \cos \theta_j)[x_j + Js(t) + I(t)], \quad j = 1, \dots, N \quad (\text{Caso discreto}) \quad (2.2)$$

Sin embargo el modelo de las *QIF neurons* no busca describir el estado de una neurona a través de su fase sino a través de su potencial de membrana, que es una cantidad microscópica con una interpretación física más directa que la fase. La relación entre estas dos variables es bastante sencilla y el cambio se

¹Las neuronas del tipo II se caracterizan precisamente porque los equilibrios desaparecen por medio de una bifurcación del tipo Andronov-Hopf y su modelo canónico se conoce como *theta neurons model*.

ha dado unas cuantas veces en el desarrollo de este trabajo. Si denotamos como V_j al potencial de membrana de la neurona j -ésima, la relación con su fase θ_j viene dada por $V_j = \tan(\theta_j/2)$. Así el modelo de *QIF neurons* nos queda como

$$\dot{V}_j = V_j^2 + x_j + Js(t) + I(t), \quad \text{si } V_j \geq V_p, \quad \text{entonces } V_j \leftarrow V_r \quad j = 1, \dots, N \quad (\text{Caso discreto}) \quad (2.3)$$

$$\dot{V} = V^2 + x + Js(t) + I(t), \quad (\text{Caso continuo}) \quad (2.4)$$

Con la condición

$$V_j \geq V_p, \quad \text{entonces } V_j \leftarrow V_r \quad (2.5)$$

lo que pretendemos es reflejar la naturaleza de las neuronas en nuestro sistema. El potencial de membrana de las neuronas no crece o decrece hasta alcanzar valores infinitos sino que por el contrario solo aumenta hasta una cantidad que aquí llamaremos V_p (potencial máximo o *peak*) y cuando se alcanza ese valor la neurona emite un pico o *spike* y su potencial se resetea a una cantidad mínima conocida como V_r (potencial mínimo o *reset*). Para el caso continuo tomaremos $V_p = -V_r \rightarrow \infty$ para evitar problemas. La cantidad

$$I_j = x_j + Js(t) + I(t)$$

representa la corriente externa que entra a una neurona del sistema y donde se dan lugar además de la ya conocida frecuencia natural x_j , una componente común a todas las neuronas que varía en el tiempo ² $I(t)$ y sinapsis de activación media $s(t)$ que va multiplicada por un peso J . Además esta sinapsis media toma el valor

$$\begin{aligned} s(t) &= \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{k/t_j^k < t} \int_{-\infty}^t a_\tau(t-t') \delta(t'-t_j^k) dt' \\ &= \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{k/t_j^k < t} \int_{-\infty}^t (e^{-\frac{(t-t')}{\tau}} / \tau) \delta(t'-t_j^k) dt' \end{aligned}$$

donde t_j^k es el tiempo donde se produce el k -ésimo pico de la neurona j -ésima. Lo que pretendemos hacer con esta expresión tan complicada que tiene $s(t)$ no es otra cosa que dada un instante t contabilizar cuantos picos o *spikes* se han producido en nuestro sistema y hacer una media de ellos.

2.2. Reducción del modelo

Para reducir el modelo nos interesa la formulación continua del modelo de (2.4), y como siempre que hablamos de formulación continua de un modelo la ecuación de continuidad (1.6) tiene que estar presente, quedando en este caso

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial V} [(V^2 + x + Js + I)\rho] = 0,$$

El método que vamos a emplear para reducir esta ecuación va a ser el de OA. Como ya sabemos este método emplea la expansión de ρ como una serie de Fourier (1.20) o su formulación equivalente como núcleo de Poisson (1.28). En nuestro caso particular nos queda como

$$\rho(V|x, t) = \frac{1}{\pi} \frac{b(x, t)}{(V - c(x, t))^2 + b(x, t)^2} \quad (2.6)$$

Ahora tendremos que emplear esa nueva expresión que tenemos de $\rho(V|x, t)$ para simplificar la ecuación de continuidad. Antes de ello vamos a relacionar las variables que nos han salido en la expresión de (2.6) $b(x, t)$ y $c(x, t)$ con unas variables macroscópicas que nos facilitarán la interpretación posterior del modelo. Esas variables macroscópicas son:

²Hay un abuso de notación en (2.3) ya que se está llamando igual a esta componente de la corriente que a la corriente total externa en el sistema continuo, ya que si suprimimos el índice de I_j nos queda I .

- $r(x, t)$ el *firing rate of neuronal population*, es decir, el número de picos o *spikes* de la población total por unidad de tiempo. Esta cantidad, como es evidente, depende de la velocidad o frecuencia con la que se producen los picos en una neurona \dot{V} y de la cantidad de neuronas, $\rho(x, t)$. De acuerdo con esto nos queda

$$r(x, t) = \rho(V|x, t) \dot{V}(V|x, t) = \frac{1}{\pi} \frac{b(x, t)}{(V - c(x, t))^2 + b(x, t)^2} (V^2 + x + Js(t) + I(t)) \xrightarrow{V \rightarrow \infty} \frac{b(x, t)}{\pi}$$

$$b(x, t) = \pi r(x, t)$$

La cantidad $r(x, t)$ depende también de la distribución natural de las frecuencias por medio del parámetro x . Por lo tanto, si queremos que el parámetro dependa únicamente del tiempo, lo único que tendremos que hacer es integrar $r(x, t)$ sobre todos los posibles valores de x , al estar en el caso continuo esos provienen de una función de distribución $n(x)$.

$$r(t) = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{\infty} b(x, t) n(x) dx, \quad (2.7)$$

- De la forma de (2.6) podemos deducir la interpretación del parámetro que nos queda, $c(x, t)$. Esa forma nos recuerda bastante a la de una distribución de Lorenz y sabemos que la cantidad que se corresponde con $c(x, t)$ en ese tipo de distribuciones es el valor medio de $V(x, t)$:

$$c(x, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \rho(V|x, t) V dV,$$

al igual que antes, lo integramos sobre todos los posibles valores de x

$$v(t) = \int_{-\infty}^{\infty} c(x, t) n(x) dx, \quad (2.8)$$

Reescribamos la nueva ecuación de la dinámica en las nuevas variables

$$\dot{b}(x, t) = 2xy,$$

$$\dot{c}(x, t) = i(x + Js(t) + I(t) + c(x, t)^2 - b(x, t)^2),$$

y para cerrar la ecuación ponemos $s(t) \xrightarrow{\tau \rightarrow 0} r(t)$.

$$\dot{b}(x, t) = 2xy \quad (2.9)$$

$$\dot{c}(x, t) = x + Jr(t) + I(t) + c(x, t)^2 - b(x, t)^2 \quad (2.10)$$

Si queremos reducir todavía más este sistema lo único que debemos hacer es dar una distribución particular de las frecuencias naturales $n(x)$, en particular tomaremos una distribución Lorentziana como (1.29) ⁴. En este caso el polo de la función que va a estar en nuestro dominio ⁵ va a ser $x = x_0 - i\Delta$. Esto nos permite evaluar $r(t)$ y $v(t)$ como

$$\begin{cases} \pi r(t) = b(x_0 - i\Delta, t), \\ v(t) = c(x_0 - i\Delta, t), \end{cases}$$

Con esto ya estamos en disposición de reescribir (2.9) en función únicamente de t .

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv, \quad (2.11)$$

$$\dot{v} = v^2 + x_0 + Jr + I(t) - \pi^2 r^2, \quad (2.12)$$

³La interpretación física tiene que ver con tomar sinapsis infinitamente rápidas y eso se consigue haciendo el límite $\tau \rightarrow 0$.

⁴De este hecho se ha hablado en el último párrafo de la sección de OA (sección 1.2) y posteriormente se ha explicado su funcionamiento en la sección 1.4 del capítulo 1.

⁵Consultar la referencia [41] de [22] para conocer más detalles de porque se elige este polo de la función.

Estas son las ecuaciones finales definitivas del sistema reducido, si miramos del sistema que partíamos (2.3), hemos pasado de tener N ecuaciones diferenciales a tener solo dos, además fijándonos también en (2.3) vemos que aparece explícito en (2.12) junto con el término $-\pi^2 r^2$ que actúa como un *feedback* para y desempeña el mismo papel que (2.5) sobre el sistema discreto, impide el crecimiento infinito del potencial de membrana. La ecuación (2.11) refleja la interacción que se produce entre el potencial de membrana y el *firing rate*.

2.3. Estudio de la dinámica del QIF model

Como ya hemos dicho anteriormente nuestro objetivo último era aplicar la reducción para obtener unas ecuaciones a partir de las cuales poder estudiar la dinámica del sistema de neuronas. Vamos a comparar los resultados que obtenemos si simulamos el sistema discreto global (2.3) y los obtenidos mediante la simulación de (2.11).

El primer análisis que podemos hacer y quizás el más sencillo es estudiar la dinámica de (2.11) cuando el sistema se encuentra en régimen estacionario, es decir, no está sometido a ninguna corriente $I(t)$. De esta forma es evidente que los únicos atractores de la dinámica de este sistema van a ser los puntos fijos. Según los resultados, que se han obtenido en las simulaciones del sistema hay tres regiones del espacio de fases cualitativamente distintas dependiendo de la estabilidad de los puntos fijos⁶ [22]. Antes de empezar a hablar de la interpretación del gráfico vamos a detenernos en por qué

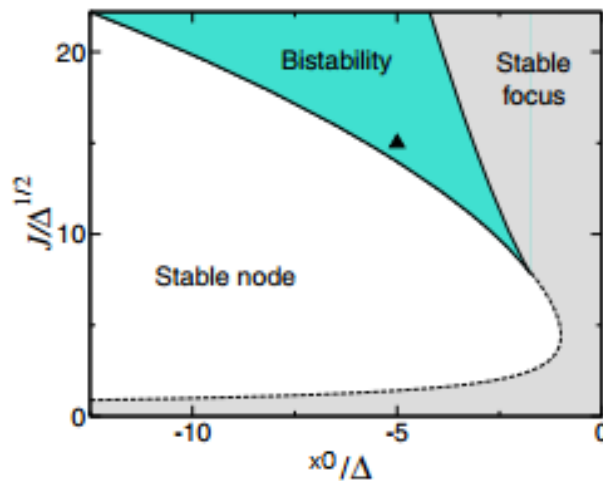


Figura 2.1: Visualización del plano de fases en función de los parámetros normalizados del modelo.

hemos hecho esa elección de los ejes. El eje de coordenadas es x_0 , este parámetro nos indicaba la media de la distribución de frecuencias naturales $n(x)$, sin embargo la interpretación física de las frecuencias naturales del sistema se había postergado de forma intencionada hasta llegar a este punto del trabajo. Las neuronas principalmente tienen dos estados físicos posibles: pueden estar activas en cuyo caso su potencial de membrana varía oscilatoriamente y se produce el fenómeno de *spike* o por el contrario pueden estar en reposo y no tener actividad, eso implica que el potencial de membrana se mantiene en unos niveles constantes. Precisamente las frecuencias naturales de las neuronas son las que nos indican el estado de una neurona y por lo tanto dependiendo del valor de x_0 la neurona estará en un estado u otro. Si x_0 toma valores muy negativos, la neurona estará en un estado muy inhibitorio o de reposo, si por el contrario toma valores cercanos al 0 o positivos tendrá una actividad mayor. Un fenómeno físico muy similar pasa con el eje de ordenadas J , este parámetro nos indicaba el peso que le otorgábamos a la *mean synaptic activation*. Esta *mean synaptic activation* era una cantidad que lo que pretendía recoger era la dinámica de la red neuronal, si miramos su expresión $s(t)$ lo que hacía era contar el número de

⁶Se ha hecho una normalización del sistema para reducir el número de parámetros y ahorrarnos incluir Δ .

spikes que se habían producido en la red con una cierta ponderación y después hacer su media. Por lo tanto si nosotros tenemos una red de neuronas muy inhibitoria o en reposo y además la ponderamos con un peso J bastante grande es claro que la dinámica va a seguir siendo claramente inhibitoria, lo mismo pasaría para el caso de una red muy activa. Atendiendo a lo que acabamos de decir es evidente que hay otros dos casos donde el desarrollo futuro de la dinámica del sistema no va a estar tan asegurado como hasta ahora. El primero se da si tenemos un red que no es especialmente activa o inhibitoria y la ponderamos con un peso J pequeño, y el segundo si ponderamos con un J muy grande la sinápsis y está va cambiando.

Todo lo que acabamos de decir lo recoge el diagrama de fases de la figura. Como habíamos anticipado hay tres grandes zonas: una primera de estabilidad (*stable node*) correspondiente a valores del parámetro x_0 muy negativos o valores de x_0 menos negativos pero con un peso J menor, una segunda de inestabilidad (*stable focus*) donde los valores del parámetro x_0 son casi siempre cercanos a cero y si ese no es el caso es porque J es muy pequeño, y por último una zona de biestabilidad donde la dinámica del sistema es más rica y variada donde pueden producirse situaciones como las de la siguiente figura.

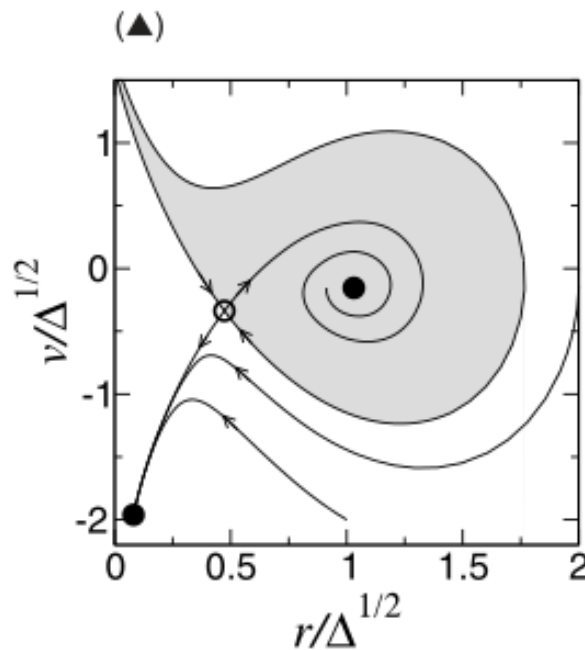


Figura 2.2: Retrato de fases donde cohabitan tres tipos distintos de puntos fijos: un foco, un nodo y un punto silla.

Como último apunte sobre la figura del retrato de fases cabe señalar que la frontera con la zona de biestabilidad está marcada por una bifurcación del tipo *saddle-node*⁷.

El siguiente paso que deberíamos seguir en el análisis de la dinámica de este sistema sería el estudio de un sistema no estacionario, para ello vamos a tomar dos expresiones de $I(t)$ distintas y vamos a ver como se comporta nuestro modelo. En el primer caso $I(t)$ será una *step function* y en el segundo caso será una función sinusoidal. Veremos que este segundo caso nos ofrece una dinámica bastante más rica que el primero que servirá para extender nuestro estudio posteriormente.

Para realizar estas simulaciones hemos tomado los mismos parámetros que para la Fig.2.2⁸, es decir, en ambos casos vamos a partir de un punto dentro de la zona de biestabilidad y vamos a ver hacia donde evoluciona el sistema.

La siguiente figura muestra los resultados de estudiar la dinámica de (1.4) cuando $I(t)$ es una *step function*. Como muestran las series de tiempo de las cantidades macroscópicas $r(t)$ y $v(t)$, al aplicar la

⁷Cuya parametrización exacta se puede encontrar en las simulaciones realizadas en [22].

⁸En particular estos son $x_0 = -5, J = 15, \Delta = 1$

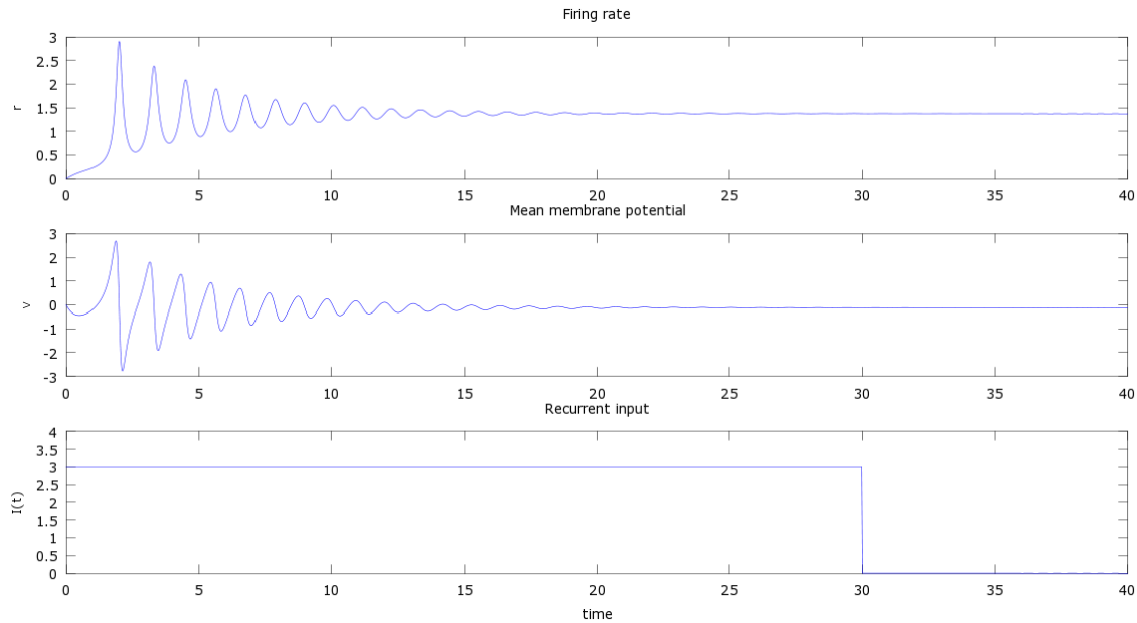


Figura 2.3: Serie de tiempo del *firing rate*, del *mean membrane potential* y de $I(t)$.

corriente al sistema este abandona la zona de biestabilidad y se aproxima a la zona de alta actividad *stable focus*. Estas series de tiempo reflejan el comportamiento típico de una neurona con alta actividad, como se ve se producen numerosos *spikes* y numerosas oscilaciones en su potencial de membrana. Una vez que la red de neuronas ha amortiguado el efecto de la corriente inducida esta se vuelve a situar en la zona de biestabilidad donde habrá un foco y un nodo. Además, si hacemos un barrido de neuronas en ese tiempo que hemos aplicado la corriente, veremos que se ha producido un proceso de sincronización dentro de la red ya que habrá aumentado el número total de neuronas con actividad



Figura 2.4: Las zonas con mayor densidad de puntos indican una sincronización de la red ante el impulso inducido.

Si nos fijamos ahora en los resultados cuando aplicamos al sistema una corriente $I(t) = I_0 \sin(\omega t)$ con $I_0 = 3$ y $\omega = \pi/20$. Pasa lo mismo que antes pero al tratarse ahora $I(t)$ de una función periódica visitamos y abandonamos un par de veces la zona de alta actividad y por eso vemos esas fases de alta actividad de forma periódica. Al igual que antes en los períodos de alta actividad se produce un alto grado de sincronización dentro de la red de neuronas.

Dentro de la elección de parámetros que hemos hecho para esta simulación hay algo sobre lo que no hemos prestado demasiada atención pero tiene mucha importancia para investigar comportamientos dinámicos más complejos. Si nos fijamos en cómo hemos tomado la frecuencia de oscilación de la función sinusoidal $\omega = \pi/20$, vemos que dentro de la escala de tiempo de nuestra simulación solo abarca dos períodos, gracias a este hecho el sistema se comporta de forma periódica ya que tiene tiempo suficiente para volver del estado de alta actividad a la zona de biestabilidad. Sin embargo si aumentáramos esta frecuencia hasta tal punto que al sistema no le diera tiempo a volver a asentarse en la zona de biestabilidad podríamos estudiar comportamiento caótico. Por ejemplo para $\omega = \pi$ la frecuencia la hemos aumentado en 20 veces su valor y si dibujamos ahora la serie de tiempo de por ejemplo $r(t)$ para ver que

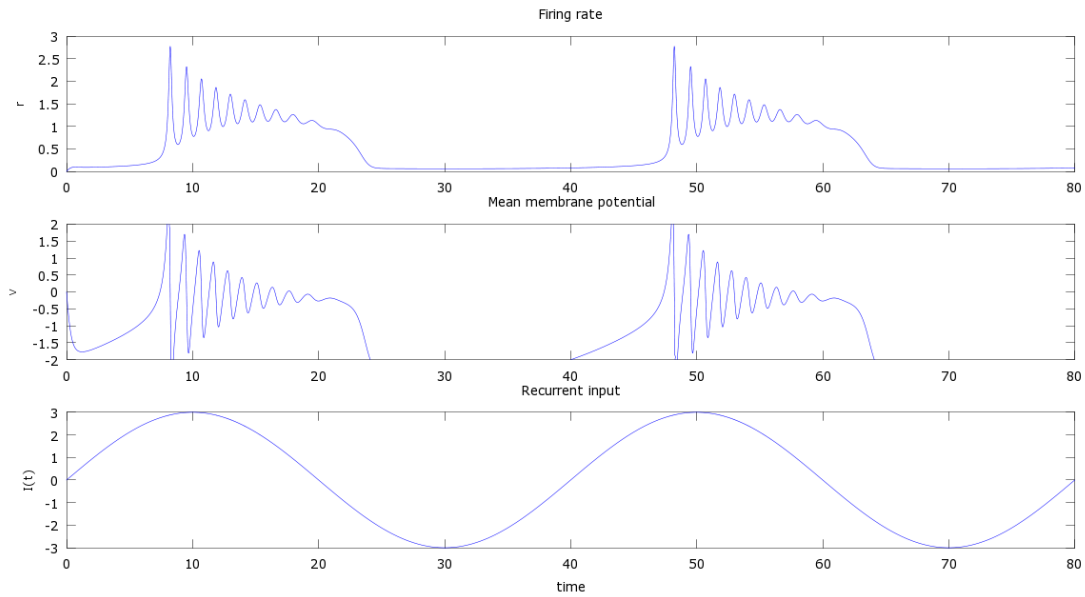


Figura 2.5: Serie de tiempo del *firing rate*, del *mean membrane potential* y de $I(t)$.

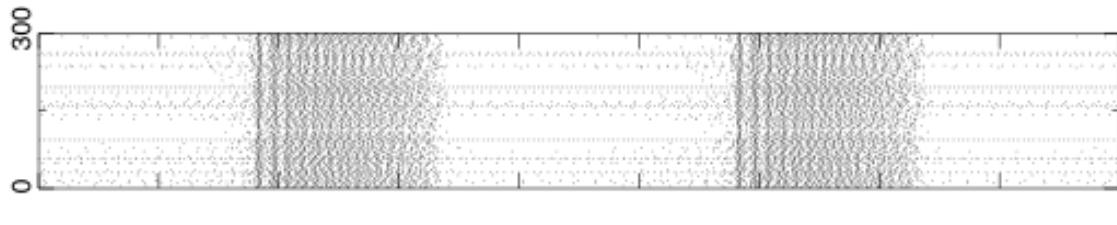


Figura 2.6: Las zonas con mayor densidad de puntos indican una sincronización de la red ante el impulso inducido.

comportamiento presenta nos encontramos con un comportamiento muy diferente a las opciones anteriores, aquí no hay periodicidad ni nada parecido, al revés, hay una oscilaciones muy grandes porque pasamos de valores muy altos de $r(t)$ a valores muy bajos. Esto es fruto del comportamiento caótico al que hemos forzado al sistema al aumentar la frecuencia de la corriente inducida. El retrato de fases de las dos variables macroscópicas también refleja ese comportamiento caótico.

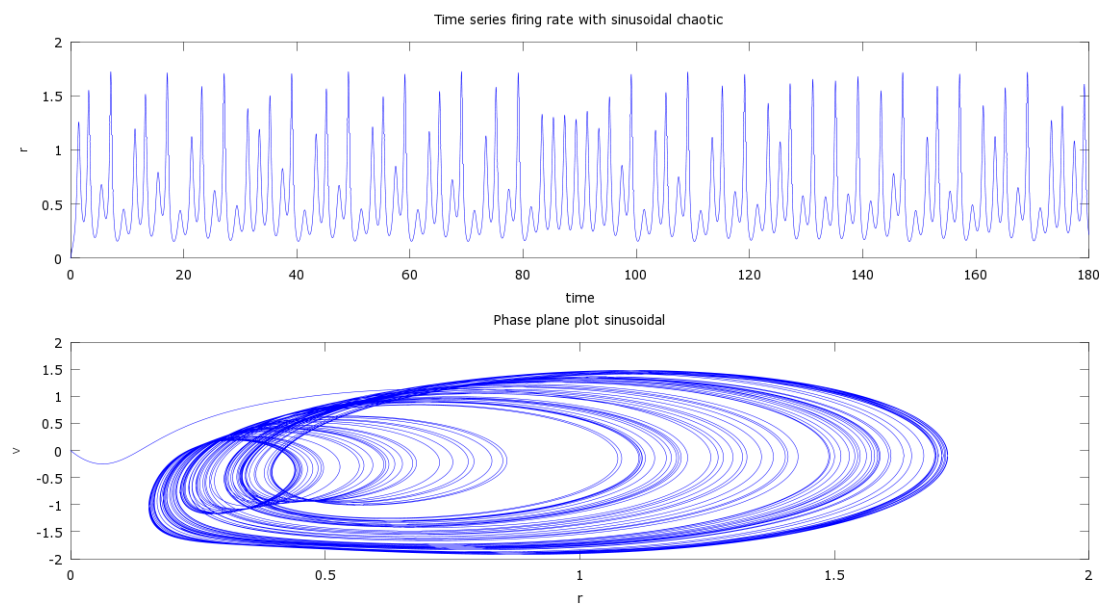


Figura 2.7: Serie de tiempo y retrato de fases del sistema para $I = I_0 \sin(\omega t)$.

Capítulo 3

Gap junctions

Vamos a hacer la última extensión del modelo de *QIF neurons* al caso más general introducido por Carlo R. Laing [28] [29] donde en la red de *QIF neurons* además de estar todas acopladas entre sí vía corriente sináptica, la anteriormente llamada *mean synaptic activation*, también van a estar conectadas mediante unas *gap junctions*¹ que actuarán sobre ellas. Sobre este modelo mostraremos su formulación y su reducción además de estudiar mediante simulaciones su dinámica.

3.1. Formulación y reducción del modelo

La formulación del modelo es muy similar a (2.3) con $I_j = x_j + Js(t) + I(t)$, la conexión vía sináptica, siendo ahora constante a lo largo del tiempo y el nuevo término que incorporemos corresponderá a las *gap junctions*

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_j + \frac{g}{N} \sum_{k=1}^N (V_k - V_j) \quad j = 1, 2, \dots, N, \quad (3.1)$$

donde g desempeña el mismo papel que J en la corriente sináptica, es un indicador de la fuerza que tienen los emparejamientos mediante *gap junctions*. Lo podemos reescribir como

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_j - gV_j + \frac{g}{N} \sum_{k=1}^N V_k \quad j = 1, 2, \dots, N,$$

Al igual que antes con el cambio $V_j = \tan(\theta_j/2)$ podemos pasar al modelo de *theta neurons* (2.1) correspondiente a este sistema

$$\dot{\theta}_j = (1 - \cos \theta_j - g \sin \theta_j) + (1 + \cos \theta_j) \left[I_j + \frac{g}{N} \sum_{k=1}^N \tan(\theta_k/2) \right]$$

Sin embargo, esta formulación posee un problema ya que en $\theta = \pi$ hay una singularidad proveniente del término $\tan(\theta_k/2)$. Para evitarlo nos fijamos en cómo lo solventa Ermentrout en uno de sus artículos [18] y lo que hacemos es reemplazar

$$\tan(\theta/2) \rightarrow q(\theta) = \frac{\sin \theta}{1 + \cos \theta + \varepsilon}$$

donde $0 \leq \varepsilon \ll 1$ nos sirve para quitar la singularidad.

Ahora reformulamos nuestro modelo quedándonos como

$$\dot{\theta}_j = (1 - \cos \theta_j - g \sin \theta_j) + (1 + \cos \theta_j) \left[I_j + \frac{g}{N} \sum_{k=1}^N q(\theta_k) + \kappa \bar{s} \right] \quad (3.2)$$

¹Es otro tipo de conexión neuronal que se da entre células animales y vegetales.

Ahora el emparejamiento sináptico que antes en (2.3) venía expresado por $s(t)$ toma una expresión diferente como $\kappa \bar{s}$, donde κ refleja la fuerza de emparejamiento y \bar{s} es la sinápsis, en este caso del tipo pulso, y toma el valor

$$\bar{s} = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N s_k = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N a_n (1 - \cos \theta_k)^n, \quad n \in \mathbb{N},$$

$$\int_0^{2\pi} a_n (1 - \cos \theta)^n d\theta = 2\pi,$$

La constante $n \in \mathbb{N}$ refleja la agudeza de la corriente inducida por el pulso s_k , cuanto mayor sea el valor de n mayor será el pico que alcanzará la función $a_n (1 - \cos \theta_k)^n$ en $\theta = \pi$. Veamos cual es el valor de la

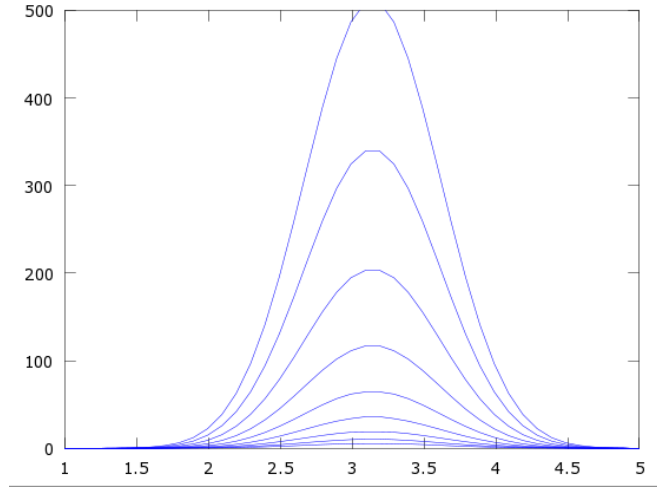


Figura 3.1: Representación de $a_n(1 - \cos \theta_k)^n$ para valores de n desde 1 hasta 9.

constante de normalización a_n , ya que será necesaria en las simulaciones que haremos posteriormente para estudiar el comportamiento de la dinámica del sistema. Partimos de

$$\int_0^{2\pi} a_n (1 - \cos \theta)^n d\theta = 2\pi \rightarrow a_n = \frac{2\pi}{\int_0^{2\pi} (1 - \cos \theta)^n d\theta} \quad (3.3)$$

Resolvamos la integral.

$$1 - \cos \theta = \frac{-1}{2e^{i\theta}} (e^{i\theta} - 1)^2$$

$$\int_0^{2\pi} (1 - \cos \theta)^n d\theta = \frac{(-1)^n}{2^n} \int_0^{2\pi} \frac{1}{e^{i\theta n}} (e^{i\theta} - 1)^{2n} d\theta$$

$$z = e^{i\theta} \rightarrow d\theta = \frac{dz}{iz}$$

$$\int_0^{2\pi} (1 - \cos \theta)^n d\theta = \frac{(-1)^n}{2\pi i} \int_{|z|=1} \frac{(z-1)^{2n}}{z^{n+1}} dz$$

Usamos la fórmula de Cauchy para derivadas² para evaluar la integral:

$$\frac{f^{(n)}(z)}{n!} = \frac{1}{2\pi i} \int_{\gamma} \frac{f(w)}{(w-z)^{n+1}} dw$$

Nuestra función f , va a ser $(z-1)^{2n}$, la cual es holomorfa, y el punto donde está evaluada la derivada enésima de nuestra función es el 0. Entonces tenemos que

$$\frac{f^{(n)}(0)}{n!} = \frac{2n(2n-1) \cdots (n+1)(-1)^n}{n!} = (-1)^n \frac{(2n)!}{(n!)^2}$$

²Suponemos que estamos en un abierto no vacío de \mathbb{C} , para que nuestros cálculos sean válidos.

y nos queda la expresión de a_n

$$a_n = \frac{2^n (n!)^2}{(2n)!}$$

Ya tenemos la formulación discreta completa del modelo. Para la formulación continua únicamente necesitamos saber cual es la expresión continua de los dos parámetros que tenemos en (3.2) que son diferentes a (2.3), es decir, $q(\theta)$ y \bar{s} . Si llamamos Q y S a la respectivas cantidades, las sacaremos de igual manera que hasta ahora

$$\begin{aligned} Q(t) &= \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} q(\theta) \rho d\theta dx \\ S(t) &= \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} a_n (1 - \cos \theta)^n \rho d\theta dx \end{aligned}$$

quedando de esta manera la formulación continua³ del modelo de *gap junctions* (3.2)

$$\dot{\theta} = (1 - \cos \theta - g \sin \theta) + (1 + \cos \theta) \left[I + \frac{g}{N} Q(t) + \kappa S(t) \right] \quad (3.4)$$

Con todo lo que ya tenemos podemos proceder a la reducción del modelo (3.4). Va a seguir el mismo procedimiento que hemos hecho en la sección 2.2 por lo que no lo vamos a repetir y únicamente vamos a ir directamente a las ecuaciones reducidas del modelo

$$\dot{r} = \Delta/\pi + 2rv - gr, \quad (3.5)$$

$$\dot{v} = v^2 + I_0 - \pi^2 r^2 + g(Q(t) - r) + \kappa S(t), \quad (3.6)$$

Como vemos la formulación es muy parecida a (1.16) pero ahora en vez de tener una única función $I(t)$ que depende del tiempo vamos a tener dos $Q(t)$ y $S(t)$, con lo cual el comportamiento dinámico del sistema puede ser más rico y variado que el que hemos estudiado en la sección 2.3.

3.2. Dinámica del modelo

Como habíamos anunciado anteriormente la dinámica de este modelo (3.5) y (3.6) va a ser bastante más compleja y variada que la estudiada en el modelo de *QIF neurons*. Para investigar la dinámica seguiremos los puntos fijos y sus bifurcaciones.

Estudiaremos cuando las neuronas se encuentran en estado de reposo pero por el contrario el emparejamiento que se da entre ellas es excitatorio. Esto que acabamos de decir queda traducido a los parámetros del modelo como: $I_0 = -3$ indica el estado de reposo de las neuronas, $\kappa > 0$ indica que la fuerza de emparejamiento es positiva por lo tanto excitatoria. Los otros dos parámetros del modelo (3.5) los fijamos como $\Delta = 0,05$ y $g > 0$.⁴ Siguiendo los resultados obtenidos por [29], si investigamos el espacio de parámetros correspondiente a valores positivos tanto de κ como de g , ambos tienen que ver con la fuerza de las *gap junctions*, veremos que existen diferentes zonas separadas por medio de curvas de bifurcaciones donde los puntos fijos y su estabilidad varían de una zona a otra. En las regiones A, E y F solo hay un punto fijo, tanto en A como en F es estable mientras que en E es inestable. Cuando pasamos a las zonas interiores B, C y D al atravesar una curva de bifurcación del tipo *saddle-node* pasa de haber un único punto fijo a haber tres puntos fijos, en B y C solo uno es estable mientras que en D hay dos estables debido a que atravesamos la bifurcación de Hopf supercrítica. Si recordamos que una bifurcación del tipo homoclínica se da cuando una órbita periódica colisiona con un punto silla, esto nos lleva a ver la existencia de una órbita periódica en las regiones C y E. Hay biestabilidad solo en las regiones C y D, sin embargo esta puede ser destruida por medio de la bifurcación de Hopf.

³Recordar que siempre que formulamos un modelo continuo este lleva asociada la ecuación de continuidad (1.6) y lo que nos preocupamos por derivar es su velocidad.

⁴Si fuera $g = 0$ entonces las *gap junctions* no intervendrían en el modelo.

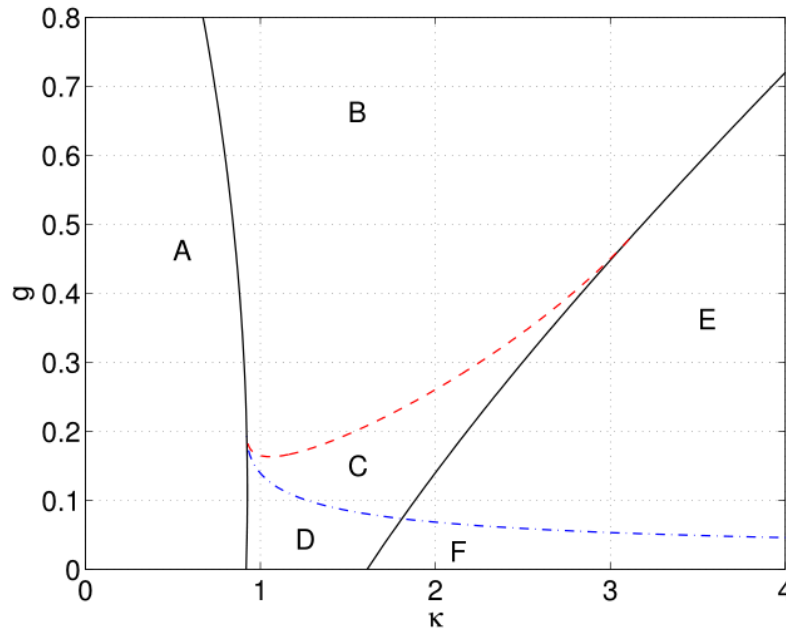


Figura 3.2: Las curvas en negro representan bifurcaciones del tipo *saddle-node*, las punteadas en rojo bifurcaciones homoclínicas y las punteadas azules bifurcaciones de Hopf [28].

Si ahora nos fijamos un poco más en detalle en la zona central del dibujo donde ocurren las bifurcaciones homoclínica y de Hopf, en particular tomamos un valor de $\kappa = 1,3$ y vemos que ocurre al pasar de D a C. En la región D hay un punto fijo estable, si representamos el valor máximo y mínimo de r *firing rate* a medida que aumenta g vemos en la bifurcación de Hopf este valor sufre unas oscilaciones fruto de la bifurcación supercrítica. Como habíamos dicho anteriormente en la región C existía una órbita periódica sin embargo también hemos dicho que en la bifurcación homoclínica la órbita periódica y el punto silla colisionaban, por lo tanto si representamos el período de estas oscilaciones en r *firing rate* veremos que este incrementa rápidamente cuando nos acercamos a la bifurcación homoclínica ya que en ella desaparece la órbita periódica.

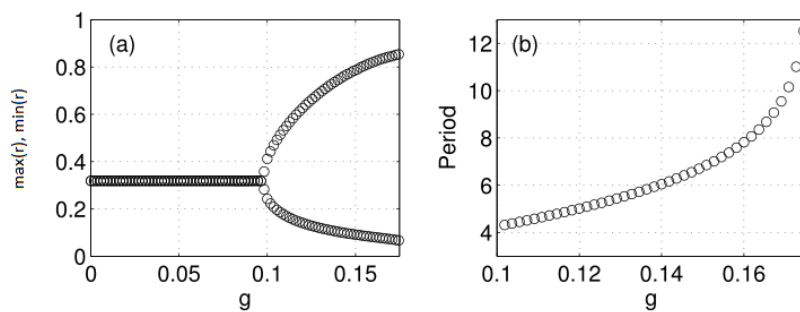


Figura 3.3: El panel **a)** muestra el efecto de la bifurcación de Hopf en el *firing rate* mientras que el panel **b)** nos informa acerca del período de la oscilación [28]

Un análisis muy similar es el caso $\kappa = -9$, es decir, donde el emparejamiento sea fuertemente inhibitorio. Si al igual que antes fijamos $\Delta = 0,05$ y miramos qué le ocurre a la dinámica del sistema a medida que aumentamos $g > 0$, podemos obtener un retrato de fases similar al de la Fig 3.2 con la salvedad de que ahora el valor de κ va a ser fijo y lo que vamos a representar en el eje de coordenadas va a ser el parámetro $I_0 > 0$ que reflejaba la naturaleza activa de las neuronas.

Existen cuatro grandes regiones: A, B, C y D. En las zonas a la izquierda de la curva *saddle-*

node existen tres puntos fijos mientras que en D solo hay uno que es estable. Mientras que en A solo uno es estable en B y C dos son estables al atravesar la bifurcación de Hopf, esto conlleva que en las regiones B y C existe biestabilidad. Podemos resumir el comportamiento de este sistema conformado por neuronas activas pero con un emparejamiento fuertemente inhibitorio diciendo que si lo que queremos es estabilizar un punto fijo lo que debemos hacer es aumentar el valor de $g > 0$.

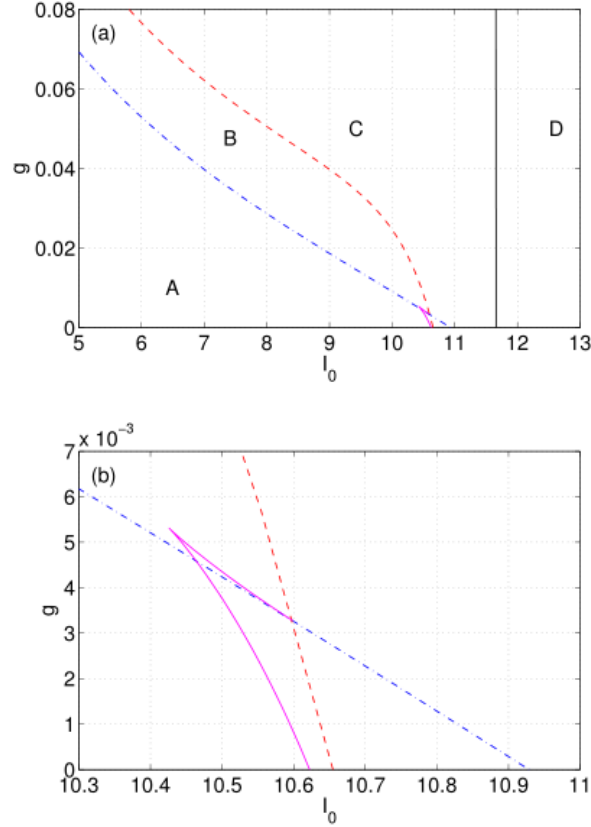


Figura 3.4: La leyenda de la figura es la misma que en Fig 3.2 añadiendo en color rosa la curva de bifurcación *saddle-node* de órbitas periódicas. El panel **a**) es el diagrama global de bifurcaciones y el panel **b**) es una ampliación de la zona donde coexisten las tres curvas de bifurcación [28].

3.3. Modelo con dos poblaciones

Podemos proponer un modelo con una dinámica más compleja formado por dos poblaciones de neuronas cada una de diferente naturaleza, una excitatoria y otra inhibitoria.

El modelo es el propuesto [29] basado en dos poblaciones de *gap junctions neurons* que no interaccionan entre sí. La poblaciones excitatoria e inhibitoria estarán caracterizadas sobre todo por como elegimos la distribución de las frecuencias naturales, en ambas habrán un parámetro común como la amplitud Δ y lo que variará será la media que será I_e en la excitatoria e I_i en la inhibitoria. Los otros parámetros como κ o g también serán distintos para cada población.

$$\dot{r}_e = \Delta/\pi + 2r_e v_e - g_e r_e, \quad (3.7)$$

$$\dot{v}_e = v_e^2 + I_e - \pi^2 r_e^2 + g_e(Q_e(t) - r_e) + \kappa_e S_e(t), \quad (3.8)$$

$$\dot{r}_i = \Delta/\pi + 2r_i v_i - g_i r_i, \quad (3.9)$$

$$\dot{v}_i = v_i^2 + I_i - \pi^2 r_i^2 + g_i(Q_i(t) - r_i) + \kappa_i S_i(t), \quad (3.10)$$

El comportamiento típico de estos sistemas de neuronas acoplados es periódico, esta periodicidad se

conoce como *PING rhythm*. Si representamos el *firing rate* r en función del tiempo en las dos poblaciones, podremos ver este fenómeno del que hemos hablado. Con esta elección de parámetros vemos que

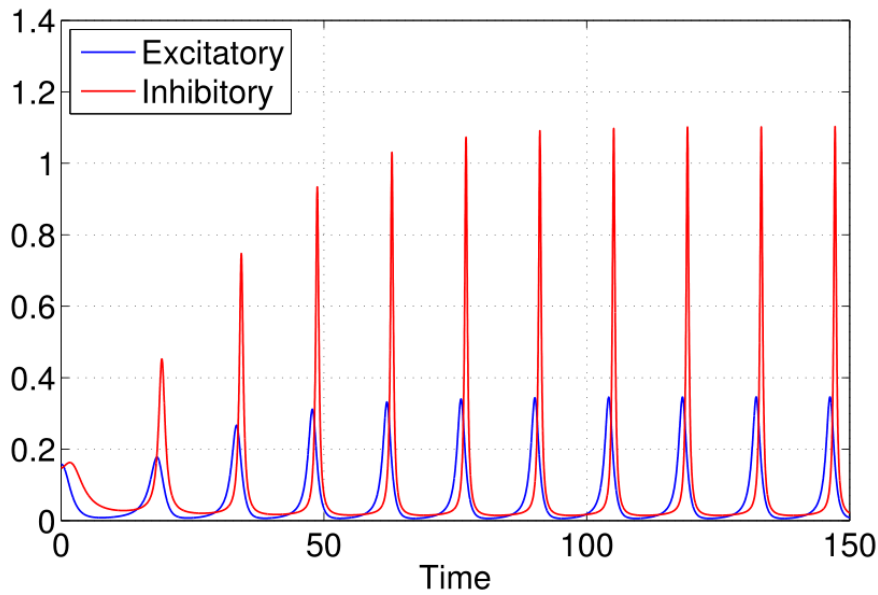


Figura 3.5: PING rhythm con los parámetros $I_i = 0, I_e = 0,1, \kappa_i = 0, \kappa_e = 0, g_e = 0,4, g_i = 0,4, \Delta = 0,01, n = 2$ [29]

la población inhibitoria empieza a tener picos como resultado de la corriente inducida por la población excitatoria. En [16] y [17] se explica mejor este fenómeno de *PING rhythm* y se muestran diversas situaciones en las cuales se puede destruir este ritmo. Nosotros vamos a presentar una serie de casos donde se destruye el ritmo entendiéndolo bajo el marco general de las bifurcaciones que se producen en (3.7).

- Una situación donde se da esta destrucción del ritmo es cuando disminuimos el parámetro g_e , es decir, cuando hacemos que la sinápsis de la población excitatoria sea muy débil. Dicha destrucción se lleva a cabo mediante un bifurcación de Hopf supercrítica.

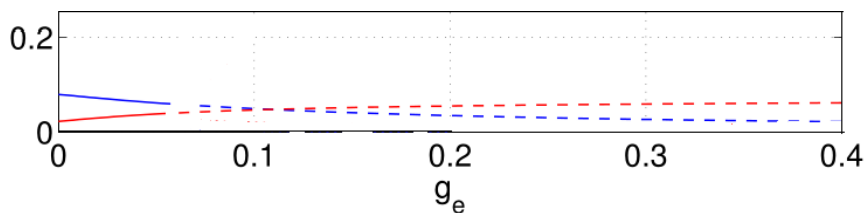


Figura 3.6: Leyenda y parámetros igual que Fig 3.5. Líneas continuas reflejan estabilidad y las discontinuas inestabilidad [29]

- Otra situación posible es que en vez de disminuir g_e como hacíamos anteriormente sea g_i el que se disminuya. En este escenario se dan hasta dos bifurcaciones distintas, al principio se destruye el comportamiento periódico gracias a una *saddle-node* de órbitas periódicas, ésta coexiste con una bifurcación supercrítica de Hopf y otra *saddle-node* de órbitas periódicas que destruye la órbita creada por la bifurcación de Hopf.
- Por último puede darse el caso donde se destruye el ritmo PING como consecuencia del aumento de I_i . A medida que aumentamos I_i aparece una bifurcación de Hopf supercrítica que destruye este ritmo

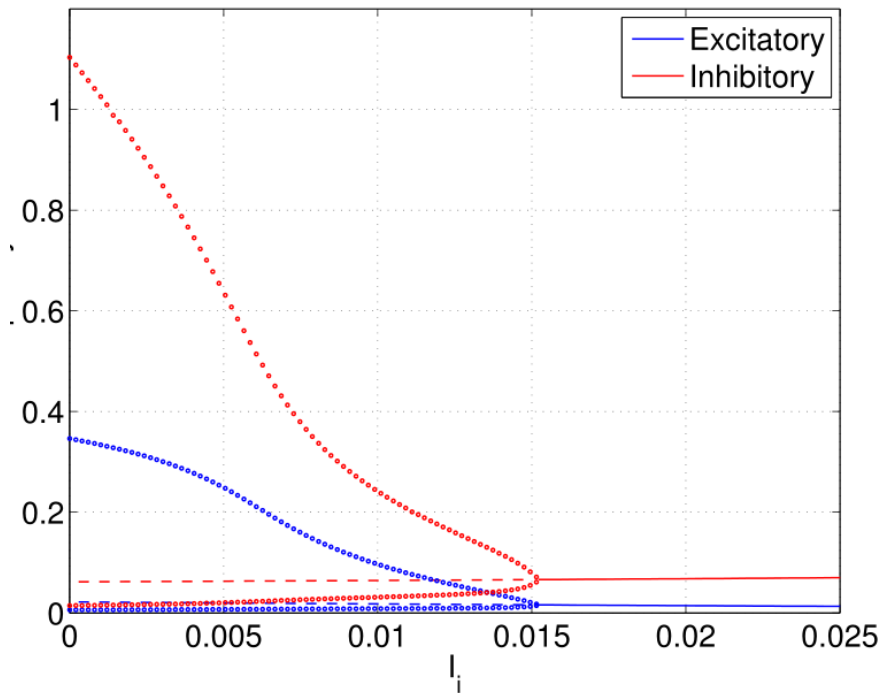


Figura 3.7: Leyenda y parámetros igual que Fig 3.5. Líneas continuas reflejan estabilidad y las discontinuas inestabilidad. Los círculos representan el máximo y el mínimo valor de r en un período de oscilaciones cuando no hay estados estacionarios estables [29].

Queda visto que cuando relacionamos dos poblaciones de *gap junctions neurons* de diferente naturaleza el panorama que se nos abre en el estudio de la dinámica y las posibles bifurcaciones es completamente nuevo y enriquecedor.

Anexo

```

1  % Ejemplo de simulación del sistema QIF discreto.
2
3      N= 10^-4;
4      delta= 1;
5      Vp= 100;
6      Vr= -100;
7      eta=zeros(N,1);
8      mean_eta=-5; %En las simulaciones el valor medio es siempre negativo (
          reposo)
9      J= 15 %synaptic weight en las simulaciones es siempre positivo (las
          neuronas están
10     activas)
11
12     %inicialización de la distribución de las frecuencias naturales
13     for j=1:N
14         eta(j)=mean_eta+delta*atan(pi/2*(2*j-N-1)/(N+1))
15     end
16
17     %inicializamos la población
18     %a a ser una población aleatoria con media 0 y desviación típica 100
19     mean_pop=0;
20     sd_pop= 100;
21     pop=mean_pop+sd_pop*rand(N,1);
22     %inicializamos el tiempo que simulamos el sistema
23     t=1:10^-2:40;
24     %step function
25     Istep=step(t);
26     %sinusoidal function
27     Isin=sinusoidal(t,3,pi/20);
28     %mean synaptic activation
29     tau= 10^-3;
30     atau=heaviside(t,tau);
31     s(t)=heaviside(t,tau)/tau;
32     %%%
33     firings=[];
34
35     for i=t
36         %Creamos la corriente externa aleatoria que meteremos a la red, por
          ejemplo la step
37         I=eta+I*step(i);
38         %Determinamos que neuronas han cruzado en el instante t el umbral Vp=100
39         spike=find(pop>= Vp);
40         %Creamos una matriz de dos columnas, firings, donde almacenamos en la
          primera el
41         %tiempo cuando se supera el umbral y en la segunda el número
          identificativo de la
42         %neurona que nos indicará que neurona spike en cada tiempo
43         firings=[firings;t*ones(length(spike)),spike];
44         %Reseteamos el valor de estas neuronas al Vr=-100
45         pop(spike)=Vr;
46         %Sumarle la mean synaptic activation de las que han spike hasta ese
          instante
47         I=I+s(i);
48         %Avanzamos en la simulación haciendo un paso del método de euler al
          sistema diferencial
49         pop=pop.^2+I;
50     end
51     %Pintamos un raster plot de la actividad neuronal
52     plot(firings(:,1),firings(:,2),'.');

```

```

1 %Código usado para obtener las funciones de densidad de la distribución de Cauchy
2
3 x=linspace(-5,5,100);
4 mu= 0;
5 sigma= 0.5;
6 y1=cauchy_pdf(x,mu,sigma);
7 y2=cauchy_pdf(x,mu,sigma+0.5);
8 y3=cauchy_pdf(x,mu,sigma+1.5);
9 y4=cauchy_pdf(x,mu-2,sigma+0.5);
10 clf
11 hold on
12 plot(x,y1, 'r')
13 plot(x,y2, 'g')
14 plot(x,y3, 'b')
15 plot(x,y4, 'm')
16 legend('w0=0_sigma=0.5', 'w0=0_sigma=1', 'w0=0_sigma=2', 'w0=-2_sigma=1');
17 hold off

```

```

1 %Código usado para ver como varían las representaciones gráficas del integrando en
  el modelo de Ermentrout-Kopell según aumenta el grado de \textit{sharpness},
  es decir, $n$ se hace mayor
2
3 function a=integrando(theta,n)
4
5 a=(1-cos(theta)).^n;
6
7 theta=linspace(0,2*pi,64);
8 n=9;
9 an=zeros(n,1);
10 for i=1:n
11 an(i)=2*pi/quad(@( theta ) integrando(theta,i),0,2*pi);
12 end
13 syn1=an(1)*(1-cos(theta)).^n;
14 syn2=an(2)*(1-cos(theta)).^n;
15 syn3=an(3)*(1-cos(theta)).^n;
16 syn4=an(4)*(1-cos(theta)).^n;
17 syn5=an(5)*(1-cos(theta)).^n;
18 syn6=an(6)*(1-cos(theta)).^n;
19 syn7=an(7)*(1-cos(theta)).^n;
20 syn8=an(8)*(1-cos(theta)).^n;
21 syn9=an(9)*(1-cos(theta)).^n;
22
23 clf;
24 hold on
25 plot(theta,syn1)
26 plot(theta,syn2);
27 plot(theta,syn3);
28 plot(theta,syn4);
29 plot(theta,syn5);
30 plot(theta,syn6);
31 plot(theta,syn7);
32 plot(theta,syn8);
33 plot(theta,syn9);
34 axis([1 5 0 500])
35 hold off

```

```

1 %Simulación del sistema reducido de QIF neurons
2
3 % Define initial conditions.
4 t0 = 0;
5 tfinal1 = 40;
6 tfinal2 = 80;
7 y0 = [0 0]';

```

```

8% Define simulations parameters.
9delta=1;
10mean_eta=-5;
11J= 15;
12I0= 3;
13omega= pi/20;
14% Simulate the differential equation.
15tfinal1 = tfinal1*(1+eps);
16tfinal2 = tfinal2*(1+eps);
17[t,y] = ode23(@qifcontinuo,[t0 tfinal1],y0,delta,mean_eta,J);
18[t1,y1]= ode23(@qifcontinuo1,[t0 tfinal2],y0,delta,mean_eta,J,I0,omega);
19% Plot results of the simulations
20
21%Heaviside
22subplot(3,1,1)
23plot(t,y(:,1))
24xlim([0 40])
25ylim([0 3])
26title('Firing_rate')
27ylabel('r')
28
29subplot(3,1,2)
30plot(t,y(:,2))
31xlim([0 40])
32ylim([-3 3])
33title('Mean_membrane_potential')
34ylabel('v')
35
36subplot(3,1,3)
37plot(t,step(t))
38xlim([0 40])
39ylim([0 4])
40title('Recurrent_input')
41ylabel('I(t)')
42xlabel('time')
43
44
45%Sinusoidal
46subplot(3,1,1)
47plot(t1,y1(:,1))
48xlim([0 80])
49ylim([0 3])
50title('Firing_rate')
51ylabel('r')
52
53subplot(3,1,2)
54plot(t1,y1(:,2))
55xlim([0 80])
56ylim([-2 2])
57title('Mean membrane potential')
58ylabel('v')
59
60subplot(3,1,3)
61plot(t1,I0*sin(omega*t1))
62xlim([0 80])
63ylim([-3 3])
64title('Recurrent input')
65ylabel('I(t)')
66xlabel('time')
67
68function yp = qifcontinuo(t,y,delta,mean_eta,J)
69%QIF quadratic-integrate and fire neurons model.
70if 0<t<30

```

```

71 yp1 = delta/pi + 2*y(1)*y(2);
72 yp2 = y(2)^2+mean_eta+J*y(1)+3-(pi*y(1))^2;
73 else
74 yp1 = delta/pi + 2*y(1)*y(2);
75 yp2 = y(2)^2+mean_eta+J*y(1)-(pi*y(1))^2;
76 end
77
78 p=[yp1;yp2];
79
80 function yp = qifcontinuo1(t,y,delta,mean_eta,J,I0,omega)
81 %QIF quadratic-integrate and fire neurons model.
82
83 yp1 = delta/pi + 2*y(1)*y(2);
84 yp2 = y(2)^2+mean_eta+J*y(1)+I0*sin(omega*t)-(pi*y(1))^2;
85
86 p=[yp1;yp2];

```

Bibliografía

- [1] K. Y. TSANG AND I. B. SCHWARTZ, *Phys. Rev. Lett.* **68** (1992) 2265.
- [2] S. NICHOLS AND K. WIESENFELD, *Phys. Rev. Lett.* **A 45** (1992) 8430.
- [3] S. WATANABE, S. STROGATZ, Integrability of a globally coupled oscillator array, *Phys. Rev. Lett.*
- [4] S. WATANABE, S. STROGATZ, Constants of motion for superconducting Josephson arrays, *Physica D*
- [5] J. W. SWIFT, S. STROGATZ AND K. WIESENFELD, *Physica D* **55** (1992) 239.
- [6] B. C. DANIELS, Synchronization of globally coupled nonlinear oscillators: the rich behavior of the Kuramoto model **1** (2005).
- [7] A. PIKOVSKY, M. ROSENBLUM, Partially Integrable Dynamics of Hierarchical Populations of Coupled Oscillators *Physica Rev. Lett* **101** (2008) 264103.
- [8] A. PIKOVSKY, M. ROSENBLUM, Dynamics of heterogeneous oscillator ensembles in terms of collective variables *Physica D* **240** (2011) 872-881.
- [9] S.A. MARVEL, R.E. MIROLLO, S.H. STROGATZ, Phase oscillators with global sinusoidal coupling evolve by Mobius group action *Chaos* **19** (2009) 043104.
- [10] E. M. STEIN AND R. SHAKARCHI, *Complex Analysis Princeton University Press* (2003).
- [11] H. DAIDO, Order function and macroscopic mutual entrainment in uniformly coupled limit-cycle oscillators uniform all-to-all interactions: Bifurcation of the order function, *Progr. Theoret. Phys*
- [12] H. DAIDO, Critical conditions of macroscopic mutual entrainment in uniformly coupled limit-cycle oscillators, *Physica D*
- [13] H. DAIDO, Onset of cooperative entrainment in limit-cycle oscillations with uniform all-to-all interactions: Bifurcation of the order function *Physica D* **91** (1996) 24-66.
- [14] F. J. GASPAR, *Apuntes de ecuaciones en derivadas parciales*
- [15] N. J. KOPELL, B. ERMENTROUT, Ermentrout-Kopell canonical model, http://www.scholarpedia.org/article/Ermentrout-Kopell_canonical_model
- [16] C. BORGERS, N.J. KOPELL, Synchronization in networks of excitatory and inhibitory neurons with sparse, random connectivity *Neuronal computation* (2003).
- [17] C. BORGERS, N.J. KOPELL, Effects of noisy drive on rhythms in networks of excitatory and inhibitory neurons *Neuronal computation* (2005).
- [18] B.ERMENTROUT, Gap junctions destroy persistent states in excitatory networks *Phys. Rev. E* (2006).

- [19] Y.KURAMOTO, Self-entrainment of a population of coupled non linear oscillators, in: H. Arai (Ed.), International Symposium on Mathematical Problems in Theoretical Physics *New York: Springer* (1975).
- [20] H. SAKAGUCHI, Y. KURAMOTO, A soluble active rotator model showing phase transition via mutual entrainment *Progr. Theoret. Phys*
- [21] Y. A. KUZNETSOV, Elements of applied bifurcation theory *New York: Springer* **3** (2004).
- [22] E. MONTBRIÓ, D. PAZÓ, A.ROLIN, Macroscopic description for Networks of Spiking Neurons *Phy.Rev. X* **021028** (5) (2015).
- [23] E. IZHIKEVICH, G. EDELMAN, Dynamical systems in neuroscience *MIT Press Cambridge* (2007)
- [24] B.ERMENTROUT, N.KOPELL, Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation *SIAM J.Applied Maths* **46** (233) (1986).
- [25] P. LATHAM, B. RICHMOND, P. NELSON, Intrinsic dynamics in neuronal networks. I. theory *Neurophysiol* **83** (808) (2000).
- [26] E. MONTBRIÓ, D. PAZÓ, Low-dimensional dynamics of populations of pulse-coupled oscillators, *Chaos* **023117** (19) (2009).
- [27] S.A. MARVEL,S. H. STROGATZ, Invariant manifold for series arrays of Josephson junctions, *Chaos* **013132** (19) (2009).
- [28] C.R. LAING, Exact neural fields incorporating gap junctions *SIAM J.Applied dynamical systems* (2015).
- [29] C.R. LAING, Phase oscillator network models of brain dynamics, (2015).
- [30] W. GERSTNER, W. M. KISTLER, R. NAUD AND L. PANINSKI, Neuronal dynamics (online book), <http://neurondynamics.epfl.ch/online/index.html>
- [31] T. J. SEJNOWSKI AND T. A. POGGIO, Dynamical systems in neuroscience (online book), <http://www.slideshare.net/redcelestin/dynamical-systems-in-neuroscience-the-geometry-of-excitability-and-bursting>
- [32] E. OTT, T. M. ANTONSEN, Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators, *Chaos* **037113** (18) (2008).
- [33] E. OTT, T. M. ANTONSEN, Long time evolution of phase oscillator system, *Chaos* **023117** (19) (2009).
- [34] R. BARRIO, *Apuntes sobre sistemas dinámicos*
- [35] S. H. STROGATZ, From Kuramoto to Crawford: exploring the onset of synchronization in populations of coupled oscillators, *Physica D* **143** (1-20) (2000).
- [36] T. B. LUKE, E. BARRETO, P. SO, Complete classification of the macroscopic behaviour of a heterogeneous network of theta neurons, *Neural Computation* **25** (3207-3234) (2013).
- [37] T. B. LUKE, E. BARRETO, P. SO, Network of theta neurons with time-varying excitability: Macroscopic chaos, multistability and final-state uncertainty, *Physica D* **267** (16-26) (2014).