

Descomposición "fast-slow" en modelos matemáticos neuronales.



Iván Araque Cristóbal
Trabajo de fin de grado en Matemáticas
Universidad de Zaragoza

Director del trabajo: Roberto Barrio
10 de julio de 2018

Resumen

Since the middle of the 20th century, the study of how neural networks functioned began. This research process occurred at the same time as the computers were being developed, applying these neural models for the first time on Turing's type B machine. The first neural model to be created was the model of Warren McCulloch and Walter Pitts in 1943. Thereafter, there were two types of approaches to neural networks.

The first approach, which has increased the most over the years, is that of artificial intelligence. With these models we try to see the learning evolution of the artificial neural networks. This type of intelligence resembles the human brain so it tries to have the characteristics of the human brain. The main features are adaptive learning, self-organization, fault tolerance, real-time operation and easy insertion into the technology.

The other approach is a more biological approach to brain functioning, in order to see how biological systems work in humans. In addition, this study allows us to see what happens in the rest of the species that inhabit the planet. This is because the same thing happens in all cells of all living beings, there is a difference in the electrical potential. This difference in potential, as we will see throughout the work, is due to the fact that neuronal processes have two states, that of rest and that of excitation.

The model we are going to study throughout the work is a reduction of the model proposed by Hodgkin and Huxley. Specifically the Hindmarsh and Rose model. In this model the potential provided by the cell membrane, the potential produced by sodium and potassium ions and a third potential produced by other ions will be considered.

In addition, this model of equation systems will be able to be reduced into two subsystems, a fast and a slow subsystem. This type of system is known as a fast-slow system. The fast subsystem will be composed of the first two equations, the equation provided by the cell membrane and the equation provided by the sodium and potassium ions. The slow subsystem is composed of the equation given by the other ions.

The model they proposed was

$$\begin{cases} \dot{x} = y - ax^3 + bx^2 - z + I \\ \dot{y} = c - dx^2 - y \\ \dot{z} = \varepsilon(s(x - x_0) - z) \end{cases}$$

We will see what each constant brings us ($a, b, I, c, d, x_0, s, \varepsilon$). We will focus primarily on the values of $a = -1, I = 4, c = 1, d = 5, s = 4, x_0 = -1,6, \varepsilon = 0,01$. We will do a study changing the values of b . We will distinguish two cases, $b = 2,52$ y $b = 2,7$. This is because for these values we are going to find ourselves facing two different types of bifurcations, the fold/homoclinic bifurcation and the fold/Hopf bifurcation.

The ε that appears in the third equation, the slow equation, is going to be the driving force for a simpler study of this system. This is going to be possible because we will have to make ε tends to zero

so we conclude that the variable z should be a constant.

This reduction will result in a dimension two subsystem, which, as we have said before, we will denote as a fast subsystem. The remaining information, that of the slow subsystem, will be obtained as conclusions of what happens in the system composed of the membrane and the sodium and potassium ions.

For this purpose, we will carry out an analytical study of the fast subsystem. In this analysis we will calculate points of equilibrium and where the bifurcations of the two-dimensional system occur. As analytically we will not be able to obtain many results due to the complexity of the system, we will carry out a numerical study with which we will obtain the periodic orbits that we could not obtain analytically.

In addition to these results, we will also be able to begin to see how our overall system will behave. We will be able to visualize where our supercritical Andronov-Hopf bifurcations and our homoclinical bifurcation will occur.

Once these studies are completed, we will want these results obtained in the fast subsystem to be maintained in the model. For this we will need two of three of Fenichel's theorems. These theorems will ensure that the results obtained in the fast subsystem are maintained in the three-dimensional system.

These theorems will tell us that there is going to be a manifold, for each point of equilibrium, in which the fast subsystem and the global system are diffeomorphic. As such a variety will exist, these theorems will be local but the information provided is crucial.

Índice general

Resumen	III
1. Introduccion	1
1.1. Conceptos previos	2
1.2. Dinámica de tipo bursting	8
1.3. Modelo matemático de Hindmarsh-Rose	11
2. Modelo 2D	15
2.1. Estudio analítico	16
2.2. Estudio numérico	18
3. Extrapolación al modelo 3D	21
3.1. Teoremas de Fenichel	21
3.2. Paso a 3D	23
Bibliografía	27

Capítulo 1

Introducción

El cerebro humano está compuesto de 86×10^9 de neuronas, las cuales están continuamente recibiendo y mandando impulsos eléctricos. Esta gran cantidad de neuronas teje una red con la que mandan impulsos eléctricos al resto del cuerpo. Estos impulsos pueden ser medidos a través de ecuaciones diferenciales. El primer modelo que se construyó y estudió, con el fin de entender el funcionamiento de esta red, fue el modelo Hodgkin-Huxley. Este modelo consiste en exponer la iniciación y la propagación de los potenciales de acción de las neuronas. Además se describe la característica de las membranas celulares, la bicapa lipídica, los canales de iones, los gradientes electroquímicos que controlan el flujo y las bombas de iones.

Por otro lado, el modelo Hodgkin-Huxley y el resto de modelos neuronales sirven para hacer una descripción determinista de las actividades oscilatorias como los "bursting" a dos escalas en los que el modelo cae a un sistema dinámico con dos tiempos de escala, conocido como "slow-fast system". La finalidad de este tipo de modelo es poder separar el sistema general en dos subsistemas más sencillos. Esto soluciona gran parte de los problemas de hacer el estudio es la dimensión del modelo ya que al tener un orden alto la posibilidad de encontrar algún resultado de interés disminuye. Con la reducción además se pueden considerar algunas variables como constantes y al tener un subsistema de orden pequeño se va a poder aplicar ciertos teoremas que nos aporten resultados de interés.

En 1984 J. L. Hindmarsh y R. M. Rose construyeron un modelo donde se podía ver la evolución y el dinamismo del sistema de ecuaciones diferenciales definido por los potenciales. Este modelo es una simplificación del modelo que construyeron Hodgkin-Huxley.

Por un lado consideraron la ecuación de la potencialidad de la membrana celular, por otro consideraron el flujo de los iones de sodio y potasio, que constituyen la ecuación rápida, y la última ecuación que tuvieron en cuenta fue el flujo de otros iones, correspondiendo a la ecuación lenta. El flujo de los iones de sodio y potasio está regulado por la bomba de sodio-potasio. Como son los principales iones que cambian el potencial de la membrana son los que más movimiento tienen, así constituyen la ecuación rápida.

Cuando una neurona está en reposo estos iones se encuentran en desigualdad proporción donde el sodio intenta que el potencial de la membrana sea positivo mientras que el potasio intenta que sea negativo, pero en este estado el potencial se decanta más con el potencial del sodio. Según la alteración de la abertura de los canales de estos iones se forman las señales eléctricas.

El sistema de ecuaciones que consideraron fue el siguiente:

$$\begin{cases} \dot{x} = y - ax^3 + bx^2 - z + I \\ \dot{y} = c - dx^2 - y \\ \dot{z} = \varepsilon(s(x - x_0) - z) \end{cases} \quad (1.1)$$

1.1. Conceptos previos

Para la comprensión completa del trabajo necesitamos una serie de conceptos, como el de bifurcación u órbita periódica, ya que nos ayudarán a entender la evolución del sistema. Estos conceptos a nivel local serán de gran importancia debido a la gran información que contienen y la sencillez de obtención.

Definición. Llamaremos puntos críticos del sistema diferencial \dot{x} a los puntos x_0 tal que $f(x_0) = 0$

Definición. Diremos que un punto crítico $x = a$ de la ecuación $\dot{x} = f(x)$ se llama atractor positivo si existe $\Omega_a \subset \mathbb{R}^n$ entorno de a si para todo $x_0 \in \Omega_a \Rightarrow \lim_{n \rightarrow \infty} x(t) = a$.

Más adelante veremos cómo se clasifican los puntos críticos y la información que nos aportan a la hora de ver y entender la evolución de los sistemas dinámicos. Van a resultar de gran importancia para los estudios y conclusiones que haremos ya que a nivel local nos dan mucha información. Otro elemento que nos aporta bastante información son las órbitas periódicas.

Definición. Sea $x = \phi(t)$ una solución de $\dot{x} = f(x, t)$, diremos que $\phi(t)$ es una órbita periódica si existe $T > 0 \in \mathbb{R}^+$ tal que $\phi(T + t) = \phi(t) \forall t$.

Definición. Un punto $x_0 \in \mathbb{R}^n$ es un punto ω -límite de $x \in \mathbb{R}^n$ si existe una sucesión $\{t_i\}$ ($t_i \rightarrow \infty$) tal que $\phi(t_i, x) \rightarrow x_0$.

Por otro lado un punto $x_0 \in \mathbb{R}^n$ es un punto α -límite de $x \in \mathbb{R}^n$ si existe una sucesión $\{t_i\}$ ($t_i \rightarrow -\infty$) tal que $\phi(t_i, x) \rightarrow x_0$.

Definición. Una órbita periódica Γ se denomina ciclo límite si es un conjunto α -límite o ω -límite de algún punto x que no está en la órbita periódica.

A continuación definiremos el concepto de bifurcación con el que más trabajemos a lo largo del trabajo. Esto es debido a que las bifurcaciones nos van a determinar la evolución del sistema, dándonos diferentes comportamientos según el tipo de bifurcación que sea. Veamos qué es y qué propiedades tiene una bifurcación.

Definición. Una bifurcación en un sistema dinámico es un cambio cualitativo en su dinámica producido por una variación de los parámetros.

Veamos con un pequeño ejemplo como cambia un sistema según los valores del parámetro. Sea el sistema diferencial

$$\begin{cases} \dot{x} = \beta + x^2 \\ \dot{y} = -y \end{cases} \quad (1.2)$$

Los puntos de equilibrio de este sistema son $(\pm\sqrt{-\beta}, 0)$, luego según los valores del β tendremos el siguiente comportamiento en nuestro sistema.

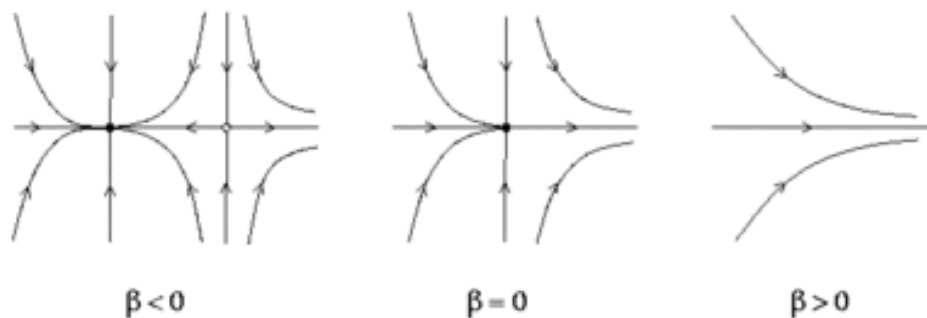


Figura 1.1: [13]

Observamos que si $\beta < 0$ tendremos dos puntos sillas. Nos fijamos que estos dos puntos cuando crece β hasta $\beta = 0$ van "desapareciendo" hasta colisionar y convertirse en un solo punto. Como veremos más adelante cuando $\beta = 0$ tendremos una bifurcación "saddle-node". A partir de dicho β los puntos que obtendremos serán nodos estables.

Las bifurcaciones se pueden clasificar en locales y globales. Las bifurcaciones locales se pueden analizar considerando el sistema linealizado a través de sus puntos de equilibrio, sus órbitas o sus conjuntos invariantes. Como bifurcaciones más típicas a nivel local nos encontramos la bifurcación de tipo Hopf, que tiene la parte real del valor propio de la matriz jacobiana del sistema igual a cero, y la bifurcación de "saddle-node", cuando el valor absoluto del valor propio de la matriz jacobiana del sistema es igual a uno.

Por otro lado las bifurcaciones globales ocurren cuando las órbitas periódicas chocan con los puntos de equilibrio, lo que causa un cambio topológico en las trayectorias en el espacio de fase. Como ejemplos de estas bifurcaciones están la bifurcación homoclínica, cuando el ciclo límite choca con un punto silla, y la bifurcación heteroclínica, cuando el ciclo límite choca contra dos o más puntos sillas.

La clasificación de estas bifurcaciones va a estar determinada en algunos casos según los valores propios que obtengamos del sistema.

Proposición 1.1. En \mathbb{R}^2 , sea $\delta = \det A$, $\tau = \text{tr}(A)$, x_0 punto de equilibrio y sea el sistema diferencial lineal $\dot{x} = Ax$ ($A \in \mathbb{R}_{2 \times 2}$). Entonces:

- a) Si $\delta < 0 \Rightarrow x_0$ es una silla. Los puntos sillas son inestables.
- b) Si $\delta > 0, \tau^2 - 4\delta \geq 0 \Rightarrow x_0$ es un nodo, el cual si $\tau < 0$ será estable y si $\tau > 0$ será inestable.
- c) Si $\delta > 0, \tau^2 - 4\delta < 0, \tau \neq 0 \Rightarrow x_0$ es un foco, el cual si $\tau < 0$ será estable y si $\tau > 0$ será inestable.
- d) Si $\delta > 0$ y $\tau = 0 \Rightarrow x_0$ es un centro.

Definición. Si todos los valores propios de la matriz $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$ tienen parte real distinta de cero el flujo que genera es hiperbólico, es decir, el punto de equilibrio será hiperbólico. Si existe $\lambda_i = a_i + ib_i$ con $a_i = 0 \Rightarrow$ el punto de equilibrio es no hiperbólico.

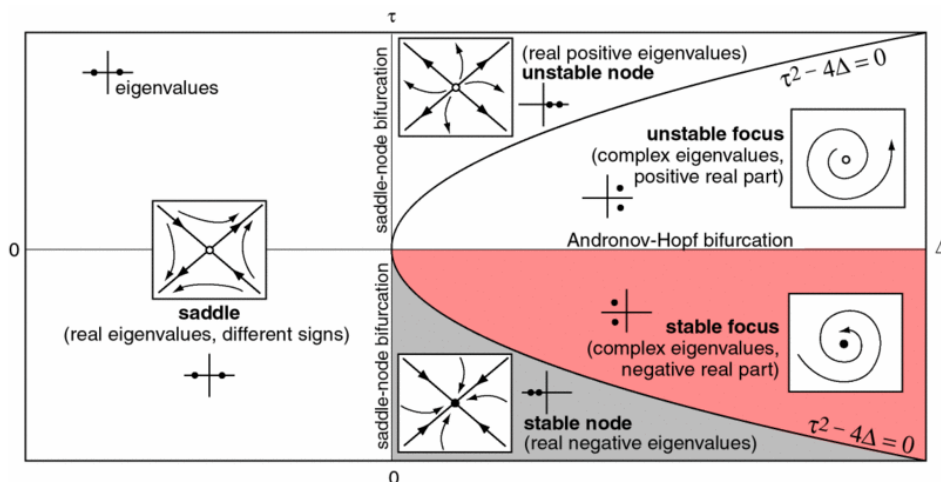


Figura 1.2: En esta gráfica tenemos las posibles clasificaciones. Nos centraremos en la bifurcación Andronov-Hopf y la bifurcación "saddle-node". [10]

Como observamos en 1.2 tenemos una visualización clara de cómo serán nuestros puntos críticos según el determinante y la traza en un sistema dos dimensional. Esto equivale a ver los valores propios que obtendríamos en la matriz jacobiana y evaluándolo en el punto crítico. Esta serie de bifurcaciones nos determinan la dinámica del sistema. A continuación veamos la clasificación en un modelo tres dimensional.

A medida que el determinante de la matriz jacobiana va cambiando su signo observamos que nos encontramos frente a más tipo de puntos de equilibrio. Cuando el determinante es negativo sólo nos encontramos puntos silla, los cuales sabemos que son siempre puntos inestables. Cuando el determinante es positivo tenemos focos y nodos. Estos vendrán determinados según los valores propios de la matriz jacobiana que tengamos ya que dependerán si son imaginarios puros, en el caso de los focos, o si son reales con el mismo signo, en el caso de los nodos. Una forma de ver la estabilidad de estos dependerá si su traza es positiva (inestables) o negativa (estables), tal y como se muestra en la gráfica, pero veremos a continuación que su estabilidad se puede ver a través del signo de los valores propios de la matriz jacobiana.

Proposición 1.2. En \mathbb{R}^n , sea el sistema diferencial lineal $\dot{x} = Ax$ ($A \in \mathbb{R}_{n \times n}$). Sea la matriz jacobiana del sistema diferencial cuyos valores propios son $\lambda_1, \dots, \lambda_n$. Entonces:

- a) Si todos los valores propios son reales donde al menos uno es positivo y al menos uno es negativo tenemos un punto silla. Un punto silla es siempre inestable.
- b) Si todos los valores propios son reales y tienen el mismo signo tenemos un punto nodo. Será estable si todos los valores propios son negativos y será inestable si todos los valores propios son positivos.
- c) Si un valor propio es real y los otros dos son valores propios complejos con parte real del mismo signo, tenemos un punto foco-nodo. Será estable si la parte real tiene signo negativo e inestable si la parte real tiene signo positivo.
- d) Si un valor propio es real, los otros dos son valores propios complejos con parte real del mismo signo y el signo del valor propio real es distinto al signo de la parte real de los complejos, tenemos un punto silla-foco. Por ser un punto con característica de silla será inestable.
- e) Si tenemos un valor propio idénticamente nulo tenemos un punto silla-nodo. Por ser un punto con característica de silla será inestable.

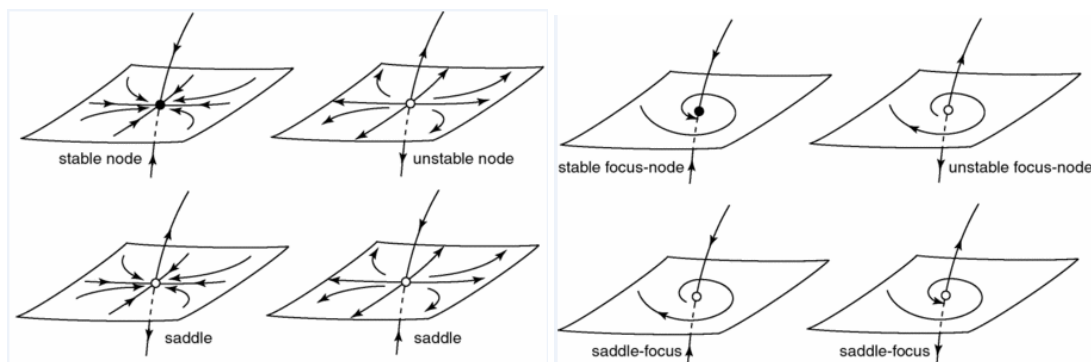


Figura 1.3: En esta gráfica tenemos las posibles clasificaciones en el sistema 3 dimensional. [10]

En 1.3 vemos como se clasifican nuestros puntos según sus valores propios. Al ser de tres dimensiones tendremos la estabilidad entre un plano y la recta. Nos fijamos que en el plano tenemos la misma clasificación que en el sistema dos dimensional y sólo difiere en el eje z que no muestra la estabilidad.

Al estar en una dimensión más tenemos nuevos puntos de equilibrio como el silla-foco y foco-nodo.

A lo largo del trabajo nos encontraremos frente a dos tipos de bifurcaciones, la Andronov-Hopf y la "saddle-node". Veamos cómo se caracterizan estas bifurcaciones.

Definición. La bifurcación Andronov-Hopf es generada cuando el punto de equilibrio cambia su estabilidad a través de un par de valores propios puramente imaginarios. Dicha bifurcación puede ser supercrítica o subcrítica, obteniendo un ciclo límite estable o inestable respectivamente.

A continuación vamos a definir dos teoremas para ver el comportamiento en el caso dos dimensional y en el caso n dimensional. Antes de comenzar necesitamos definir un criterio analítico con el que vamos a definir el primer coeficiente de Lyapunov que necesitaremos para la clasificación de la bifurcación Andronov-Hopf.

Proposición 1.3. En \mathbb{R}^2 , cualquier sistema con una bifurcación de tipo Hopf puede transformarse de la siguiente forma a través de un cambio de variables.

$$\begin{cases} \dot{x} = -\omega y + f(x, y) \\ \dot{y} = \omega x + g(x, y) \end{cases}$$

donde f y g contienen sólo términos no lineales de orden superior que desaparecen en el origen. Se puede decidir si la bifurcación es subcrítica o supercrítica calculando el signo de la siguiente expresión, conocida como el primer coeficiente de Lyapunov.

$$l_1 = \frac{1}{16}(f_{xxx} + f_{xyy} + g_{xxy} + g_{yyy} + \frac{1}{\omega}[f_{xy}(f_{xx} + f_{yy}) - g_{xy}(g_{xx} + g_{yy}) - f_{xx}g_{xx} + f_{yy}g_{yy}])$$

donde los elementos denotan las derivadas parciales evaluadas en $(0,0)$. El criterio es que si $l_1 < 0$ la bifurcación es supercrítica mientras que si $l_1 > 0$ la bifurcación es subcrítica.

Teorema 1.4. Sea el sistema

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = f_1(x_1, x_2; \alpha) \\ \dot{x}_2 = f_2(x_1, x_2; \alpha) \end{cases}$$

tal que la parte real del valor propio de su matriz jacobiana evaluada en el punto de equilibrio sea distinto de cero y el primer coeficiente de Lyapunov sea distinto de cero, entonces este sistema es localmente equivalente topológicamente, cerca del equilibrio, a la forma normal

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = \beta y_1 - y_2 + \sigma y_1(y_1^2 + y_2^2) \\ \dot{y}_2 = y_1 + \beta y_2 + \sigma y_2(y_1^2 + y_2^2) \end{cases} \quad (1.3)$$

donde $y = (y_1, y_2)^T \in \mathbb{R}^2$, $\beta \in \mathbb{R}$, y $\sigma = \text{sign}(l_1(0)) = \pm 1$. Entonces si $\sigma = -1$ estamos frente a una bifurcación Andronov-Hopf supercrítica mientras que si $\sigma = 1$ estamos frente a una bifurcación Andronov-Hopf subcrítica.

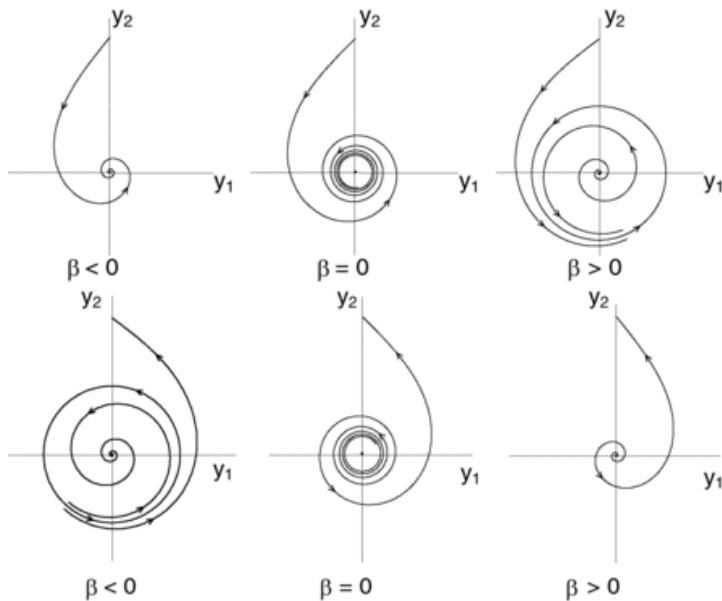


Figura 1.4: Gráficas representando los tipos de bifurcación de tipo Hopf. [14]

Estas gráficas corresponden a la evolución del sistema 1.3 según el parámetro β y el valor del coeficiente de Lyapunov, que en este caso cambia de signo dependiendo del valor de σ . En la primera gráfica aparece la bifurcación Hopf supercrítica. Esto es debido a que el valor que se ha tomado de σ es $\sigma = -1$. De esta forma, el sistema tiene un equilibrio en el origen que es asintóticamente estable para $\beta \leq 0$ e inestable para $\beta > 0$. Además el único, y estable, ciclo límite existe para $\beta > 0$. Por otro lado, en la segunda gráfica aparece la bifurcación Hopf subcrítica. Se debe a que el valor de σ es $\sigma = 1$. De esta forma, el sistema tiene un equilibrio en el origen que es asintóticamente estable para $\beta < 0$ e inestable para $\beta \geq 0$ mientras que el único e inestable ciclo límite existe para $\beta < 0$.

Hasta ahora hemos visto las condiciones que se tienen que dar para obtener una bifurcación de tipo Hopf en un sistema dos dimensional, pero generalmente trabajaremos con sistemas de dimensión mayor que dos, luego necesitaremos un teorema que nos garantice la existencia de esta bifurcación. Veamos qué ocurre en el caso $n > 2$.

Teorema 1.5. *En el caso n -dimensional, la matriz jacobiana en el punto de equilibrio $A_0 = A(0)$ tiene una pareja simple de valores propios imaginarios puros $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, con $\omega_0 > 0$, s valores propios con $Re\lambda_j < 0$ y u valores propios con $Re\lambda_j > 0$ tal que $s + u + 2 = n$. Además hay una familia de dimension 2 de variedades invariantes W_α^c cerca del origen. El sistema n dimensional restringido a W_α^c tiene la forma normal descrita en el anterior teorema.*

Además bajo las condiciones de no degeneración, la parte real del valor propio de su matriz jacobiana evaluada en el punto de equilibrio sea distinto de cero y el primer coeficiente de Lyapunov l_1 sea distinto de cero, el sistema n dimensional es topológicamente equivalente, cerca del origen, a la forma normal

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

donde $y = (y_1, y_2)^T \in \mathbb{R}^2$, $y^s \in \mathbb{R}^{n_s}$, $y^u \in \mathbb{R}^{n_u}$.

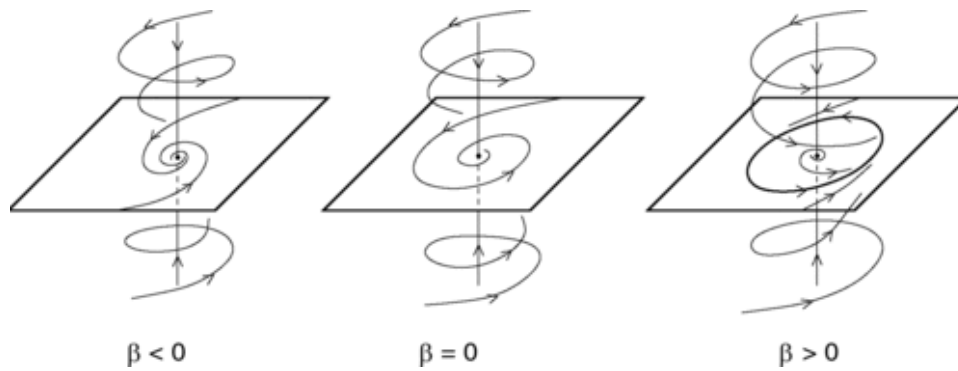


Figura 1.5: Gráficas representando cómo se forma la bifurcación de tipo Hopf. [14]

Este caso corresponde al sistema

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = \beta y_1 - y_2 + \sigma y_1 (y_1^2 + y_2^2) \\ \dot{y}_2 = y_1 + \beta y_2 + \sigma y_2 (y_1^2 + y_2^2) \\ \dot{y}_3 = -y_3 \end{cases}$$

Tenemos un valor propio que es $\lambda = -1$ que corresponde al eje z y al ser negativo será estable. En el plano observamos que tenemos la misma dinámica que en el caso del sistema de dimensión 2.

Cuando hemos empezado a hablar de las bifurcaciones hemos puesto un pequeño ejemplo en el que se veía como evolucionaba el sistema a medida que cambiaba el β . En ese caso nos encontrábamos ante una bifurcación "saddle-node".

Definición. Una bifurcación "saddle-node" es una colisión y desaparición de dos equilibrios. Esto ocurre cuando el equilibrio crítico tiene un valor propio real que es cero.

Como en el caso de la bifurcación Andronov-Hopf vamos a definir sus propiedades en los sistemas, primero uno-dimensional, y luego lo generalizaremos al sistema n dimensional.

Teorema 1.6. Sea el sistema $\dot{x} = f(x, \alpha)$, $x \in \mathbb{R}$. Sean las condiciones de no degeneración $\alpha(0) = \frac{1}{2}$, $f_x(0,0) \neq 0$ y $f_\alpha(0,0) \neq 0$. Entonces el sistema es localmente equivalente topológicamente cerca del origen de la forma

$$\dot{y} = \beta + \sigma y^2$$

donde $y \in \mathbb{R}$, $\beta \in \mathbb{R}$ y $\sigma = \text{sign} \alpha(0) = \pm 1$. Los dos equilibrios del sistema son $y_{1,2} = \pm \sqrt{-\sigma \beta}$ si $\sigma \beta < 0$, $y = 0$ si $\beta = 0$ y no tendrá equilibrios si $\sigma \beta > 0$.

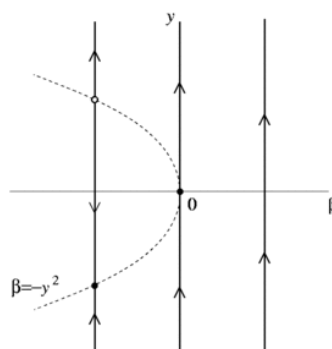


Figura 1.6: [13]

Este gráfico nos recuerda al gráfico 1.1 que explicamos como ejemplo de bifurcación. De hecho, escribimos el sistema de dimensión dos y ahora hemos hecho lo mismo con el sistema de dimension uno.

Teorema 1.7. *Sea un sistema n dimensional con $n \geq 2$, la matriz jacobiana en el punto de equilibrio A_0 en la bifurcación "saddle-node" tiene un valor propio simple $\lambda_1 = 0$, s valores propios con $Re\lambda_j < 0$ y u valores propios con $Re\lambda_j > 0$ tal que $s + u + 1 = n$. Entonces existe una variedad invariante uno-dimensional W_α^c cerca del origen. El sistema n -dimensional restringido a W_α^c es uno-dimensional, luego es como en el teorema anterior. Además, bajo las condiciones de no degeneración definidas en el teorema anterior, el sistema n -dimensional es localmente equivalente topológicamente cerca del origen a la forma normal*

$$\begin{cases} \dot{y}_1 = \beta y_1 - y_2 + \sigma y_1 (y_1^2 + y_2^2) \\ \dot{y}_2 = y_1 + \beta y_2 + \sigma y_2 (y_1^2 + y_2^2) \\ \dot{y}^s = -y^s \\ \dot{y}^u = y^u \end{cases} \tag{1.4}$$

donde $y = (y_1, y_2)^T \in \mathbb{R}^2$, $y^s \in \mathbb{R}^{n_s}$, $y^u \in \mathbb{R}^{n_u}$.

Una vez realizado este estudio de las bifurcaciones locales, veamos cómo se comportan las bifurcaciones globales. Antes de eso tenemos que definir previamente los conceptos de órbita homoclínica y heteroclínica.

Definición. Sean x_0, x_1 dos equilibrios de un sistema. Diremos que una órbita ϕ_t es una órbita heteroclínica si $\phi_t \rightarrow x_0, t \rightarrow -\infty$ y $\phi_t \rightarrow x_1, t \rightarrow \infty$.

Si $x_0 = x_1$ diremos que es una órbita homoclínica.

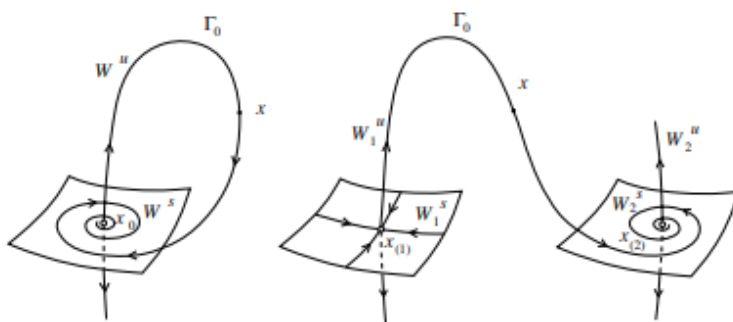


Figura 1.7: En esta gráfica tenemos una órbita homoclínica a la izquierda y una órbita heteroclínica a la derecha. [15]

La gráfica correspondiente a la órbita homoclínica se corresponde con un punto silla-foco. Como bien hemos definido previamente la órbita tiene origen en x_0 y a medida que va creciendo el tiempo hacia infinito la variedad se va alejando del punto de equilibrio. Esta variedad se ve atraída por la parte estable hasta converger al punto de equilibrio.

Por otro lado en la gráfica correspondiente a la órbita heteroclínica tenemos un x_1 correspondiente a un punto silla y un x_2 que corresponde con un silla foco. La órbita heteroclínica parte del punto silla a través de su variedad inestable y enlaza con la variedad estable del punto silla-foco.

Definición. Una bifurcación homoclínica ocurre cuando una órbita periódica colisiona con un punto silla.

1.2. Dinámica de tipo bursting

En esta sección veremos el dinamismo de los modelos neuronales. Nos encontraremos frente a las dos fases, la de reposo y la de activación, en las que las neuronas se puede encontrar. Además haremos

un estudio en el que veremos cómo se cruza de una fase a otra. La fase inicial ocurre después de una bifurcación en el punto de equilibrio y el "bursting" finaliza con una bifurcación del ciclo límite.

Definición. El "bursting" es un estado dinámico en el que una neurona dispara repetidamente ráfagas de picos. Cada una de estas ráfagas va seguida de un período de inactividad antes de que ocurra la siguiente.

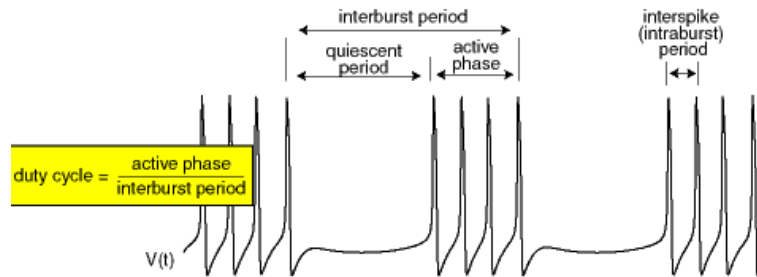


Figura 1.8: En esta gráfica observamos la evolución respecto al tiempo del modelo neuronal. Tenemos una fase de reposo (quiescent period) y otra de activación (active phase). [13]

En esta gráfica observamos un proceso neuronal con varios "bursting", en concreto uno cuádruple porque tiene cuatro picos en cada fase activa. Además estos "bursting" muestran una serie de repeticiones que son adecuados para realizar estudios en la generación de patrones. Las corriente iónicas rápidas, recordar que son las del sodio y potasio, son las encargadas de este proceso. De la fase de reposo se encargan las corrientes más lentas de las cuales se encargan los otro iones que corresponden con la ecuación lenta.

bifurcations of limit cycles

		saddle-node on invariant circle	saddle homoclinic orbit	supercritical Andronov-Hopf	fold limit cycle
bifurcations of equilibria	saddle-node (fold)	fold/circle	fold/homoclinic	fold/Hopf	fold/fold cycle
	saddle-node on invariant circle	circle/circle	circle/homoclinic	circle/Hopf	circle/fold cycle
	supercritical Andronov-Hopf	Hopf/circle	Hopf/homoclinic	Hopf/Hopf	Hopf/fold cycle
	subcritical Andronov-Hopf	subHopf/circle	subHopf/homoclinic	subHopf/Hopf	subHopf/fold cycle

Figura 1.9: En esta gráfica tenemos los posibles tipos de "bursting" según las bifurcaciones de equilibrios y de ciclos límites. [13]

En 1.9 tenemos una clasificación de qué tenemos según cómo sea la bifurcación inicial y la bifurcación final. Como veremos más adelante, trabajaremos con los casos en los que tendremos una bifurcación inicial de tipo "saddle-node" (conocida también como "fold") y una bifurcación final tipo

supercritical Andronov-Hopf o bien una la bifurcación final de tipo homoclínica, por lo que nos centraremos en los "bursting" fold/Hopf o fold/homoclínica.

Las bifurcaciones en el punto de equilibrio ocurren en la fase de reposo, donde como la solución es un punto de equilibrio. Por otro lado el final de la fase activa corresponde cuando las órbitas periódicas o bien alcanzan la bifurcación de tipo Hopf, produciendo así el "bursting" fold/Hopf, o bien cuando las órbitas periódicas colisionan contra los puntos silla, produciendo así una bifurcación de tipo homoclínica proporcionándonos un "bursting" fold/homoclínico.

A continuación mostraremos gráficamente ambos "bursting". Visualizar el dinamismo nos ayudará a comprender con más facilidad el movimiento de flujo entre las fases de reposo y las fases activas y cómo se producen las bifurcaciones de tipo Andonov-Hopf y la bifurcación de tipo homoclínica.

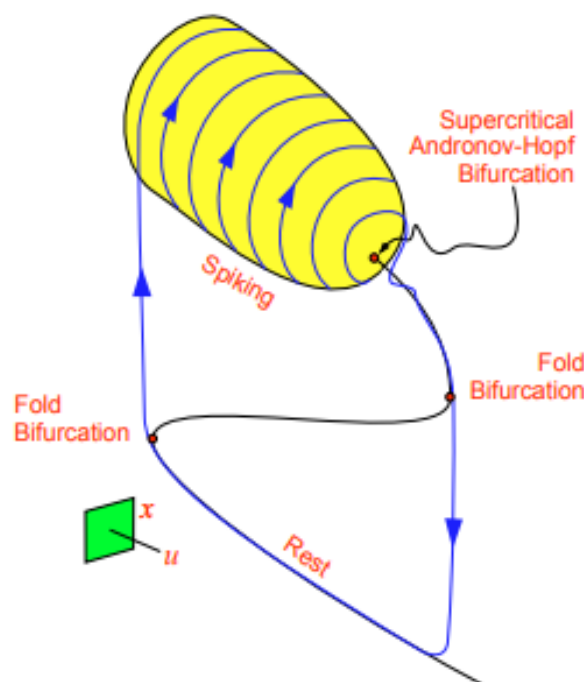


Figura 1.10: "Bursting" fold/Hopf. [7]

Esta gráfica corresponde a la dinámica de "bursting" de tipo fold/Hopf. Destacamos que el subsistema lento se mueve a través de la fase de reposo mientras que el subsistema rápido se mueve a través de la fase activa, donde se producen los picos. Se observa claramente cómo se produce el cambio entre fases. De la fase de reposo a la fase activa se llega mediante una bifurcación de tipo fold mientras que de la fase activa a la de reposo mediante una bifurcación supercrítica Andronov-Hopf. Como hemos definido previamente, la bifurcación de tipo Hopf se produce cuando los puntos de equilibrio cambian su estabilidad a través de un par de valores propios imaginarios puros. Veremos más adelante que los puntos de equilibrio previos a la bifurcación serán focos inestables y a partir de esta bifurcación nos encontraremos puntos silla.

Otro estado importante es el "bursting" de tipo fold/homoclínico, también conocida como "square-wave bursting". Cuando estamos en la fase de reposo, el subsistema rápido sufre una bifurcación de tipo fold dando comienzo a la fase activa produciendo los picos. Al final de la fase activa, en el subsistema rápido se produce una bifurcación homoclínica producida del cambio entre fases, de la activa a la fase de reposo.

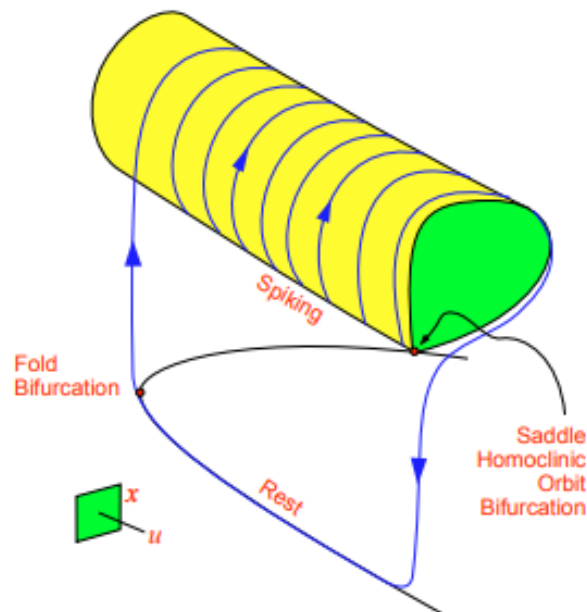


Figura 1.11: "Bursting" fold/homoclínico. [7]

En este diagrama tenemos las fases activas y de reposo cuando tenemos un "bursting" fold/homoclínico. Como hemos explicado previamente, el subsistema lento se mueve en la fase de reposo, mientras que el subsistema rápido en la fase activa que es donde se producen los picos. Cabe destacar como se produce el transcurso del subsistema lento al subsistema rápido a través de la bifurcación de tipo fold. Al finalizar la fase activa, se produce la bifurcación homoclínica. Además, observamos que se produce cuando la órbita homoclínica colisiona con un punto de equilibrio, que en concreto es un punto silla. Así es el transcurso de una fase a otra y así se concluye con el periodo entre "bursting".

1.3. Modelo matemático de Hindmarsh-Rose

Si recordamos el modelo propuesto por Hindmarsh-Rose, consistía en tres ecuaciones diferenciales donde cada una medía el potencial en las diferentes partes de la neurona. Una ecuación medía el potencial de membrana y otra el potencial de los iones de sodio y potasio, formando así el subsistema rápido. La tercera ecuación correspondía al potencial producido por otros iones, que formaban el subsistema lento. El sistema propuesto por Hindmarsh-Rose fue

$$\begin{cases} \dot{x} = y - ax^3 + bx^2 - z + I \\ \dot{y} = c - dx^2 - y \\ \dot{z} = \varepsilon(s(x - x_0) - z) \end{cases} \quad (1.5)$$

Los valores de control que se usan más usualmente en este modelo de Hindmarsh-Rose son $a = 1, c = 1, d = 5, s = 4$ y $x_0 = -1,6$. En la gráfica que mostramos a continuación observamos como se comporta el sistema en función de I y b .

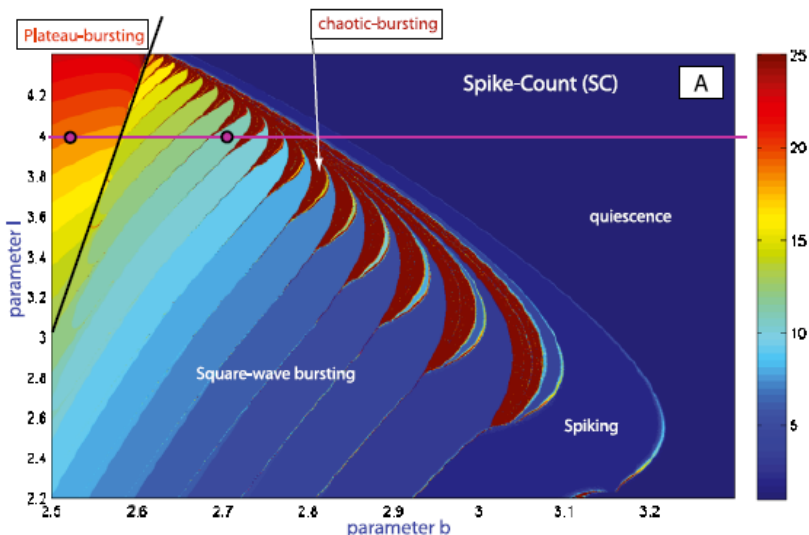


Figura 1.12: En esta imagen vemos como cambia el sistema en función de I y de b . [3]

La imagen 1.12 es una simulación de cómo se comporta el sistema en función de los diferentes parámetros. Fijando I trazamos una horizontal y seleccionamos diferentes valores para b en función de los cambios que podamos observar en el modelo. Por un lado tenemos una serie de picos donde tendremos un "chaotic bursting", perteneciente a la "square wave bursting", o zona de la bifurcación homoclínica, y por otro, un "quiescence", que corresponde a la zona de reposo.

También tenemos un parámetro ϵ de control para el adelanto y la demora de la activación de la corriente slow del modelo neuronal. El valor de este parámetro será pequeño, generalmente $\epsilon = 0,01$. Este parámetro me genera un sistema "fast-slow" (rápido-lento). Este tipo de sistema está explicado en el próximo capítulo.

A continuación vamos a considerar los dos parámetros que más influyen en el sistema "fast-slow" que propusieron Hindmarsh y Rose. Estos parámetros serán los que más caractericen el subsistema rápido ya que nos darán diferentes bifurcaciones con lo que el sistema evolucionará de forma diferente. Algunos de estos parámetros hemos visto cómo cambian en 1.12.

Para el estudio que realizaremos más adelante cogeremos siempre $I = 4$ y cambiaremos los parámetros de b los cuales serán $b = 2,52$ y $b = 2,7$. Cogemos estos debido a que como se observa en el gráfico 1.12 observamos un cambio en nuestro modelo, con el cual tendremos o bien un "bursting" de tipo fold/Hopf o bien un "bursting" de tipo fold/homoclínico respectivamente.

Veamos a continuación cómo se comportan las soluciones del sistema con estos valores de las variables. Primero veamos cómo queda el sistema.

$$\begin{cases} \dot{x} = y - x^3 + bx^2 - z + 4 \\ \dot{y} = 1 - 5x^2 - y \\ \dot{z} = \epsilon(4(x + 1,6) - z) \end{cases} \quad (1.6)$$

Como bien hemos dicho al principio del capítulo, las dos primeras ecuaciones corresponden al subsistema rápido, correspondiente a las ecuaciones de la membrana celular y de los iones sodio/potasio, mientras que la tercera ecuación corresponde al subsistema lento, que corresponde con otros iones que intervienen en el proceso.

A continuación mostramos cómo son las soluciones del sistema según los valores del parámetro b .

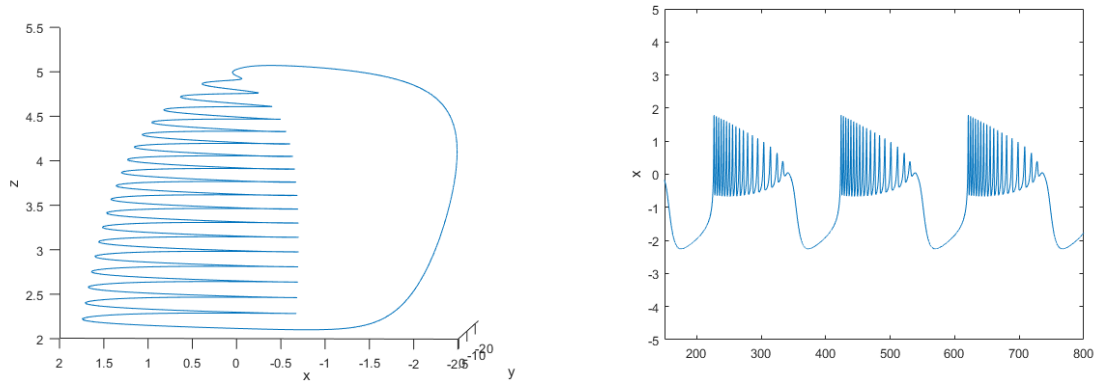


Figura 1.13: Grafico correspondiente a $b = 2,52$.

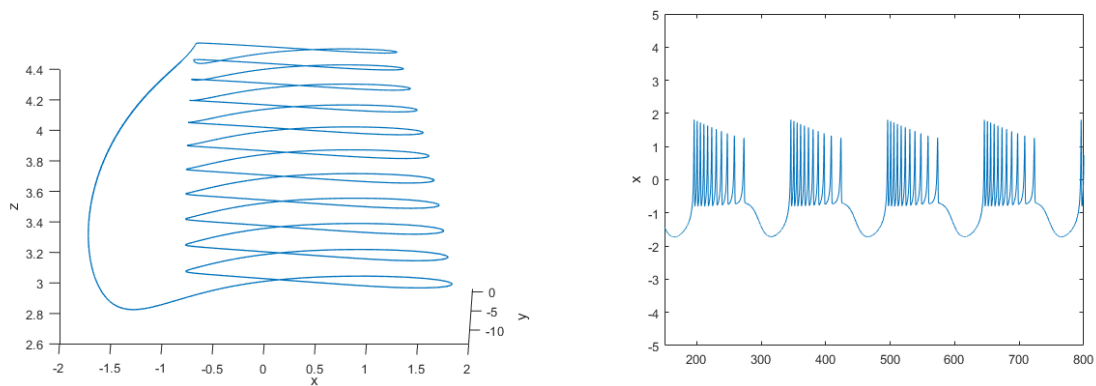


Figura 1.14: Grafico correspondiente a $b = 2,57$.

Aunque lo vayamos a ver más adelante, como bien hemos estudiado previamente nos encontramos frente a los casos de los "bursting" de tipo fold/Hopf y "bursting" de tipo fold/homoclínico. La fase activa en el caso de el "bursting" de tipo fold/Hopf tiene muchos más picos que en el "bursting" de tipo fold/homoclínico. Además, aunque ahora no estén representados, veremos cómo en el caso $b = 2,7$ la órbita homoclínica choca contra un punto silla produciendo la bifurcación homoclínica y pasando del subsistema rápido al subsistema lento, o dicho de otra forma, de la fase activa a la fase de reposo.

Por otro lado, en el caso $b = 2,7$ nos encontramos frente a el "bursting" de tipo fold/Hopf. En este caso veremos como los focos cambian a puntos sillas. En este proceso, los valores propios de la matriz jacobiana de estos focos se convertirán en imaginarios puros produciendo así una bifurcación de Andronov-Hopf supercrítica.

Se percibe que la fase activa en el caso del "bursting" de tipo fold/Hopf es más duradera que en el caso del "bursting" de tipo fold/homoclínico. Esto es debido a que en este caso la órbita periódica no llega a colisionar con ningún punto silla, cosa que provocaría el "bursting" de tipo fold/homoclínico. Al no llegar a colisionar, como veremos más adelante, la solución llega hasta la bifurcación del subsistema rápido que es de tipo Hopf.

En cambio, la fase de reposo es más duradera en el caso del "bursting" de tipo fold/homoclínico. Al colisionar la órbita periódica hace que el subsistema rápido finalice antes de lo debido. El subsistema lento en cambio, debido a este fenómeno, tiene una duración más larga ya que el tiempo necesario hasta alcanzar la bifurcación de tipo fold será mayor.

Capítulo 2

Modelo 2D

En este capítulo estudiaremos la reducción del modelo de Hindmarsh y Rose y consideraremos el subsistema rápido. Esta reducción se produce cuando el ε tiende a 0. Cuando esto ocurre, la tercera ecuación que corresponde a la ecuación lenta nos queda $\dot{z} = 0$. Así $z = \text{constante}$.

En el momento de que esto ocurra nos vamos a encontrar frente al subsistema rápido, en el cual haremos un análisis, tanto analítico como numérico, con el que podremos obtener ciertas propiedades y obtener las bifurcaciones con las que la fase rápida concluirá dejando paso a la fase de reposo.

Esta reducción se hace para poder hacer un estudio más sencillo del sistema ya que como veremos en el siguiente capítulo, gracias a los teoremas de Fenichel, podremos extrapolar las soluciones obtenidas en este sistema al sistema tres dimensional.

El tipo de sistema "fast-slow" está definido por dos subsistemas, uno rápido, el que estudiaremos en este capítulo, y otro lento. Estos subsistemas están determinados por un ε . Si hacemos tender este ε a cero esto nos da como resultado el subsistema rápido. Este tipo de sistema se puede definir como

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = \varepsilon g(x, y) \end{cases}$$

Aunque también lo podemos reformular considerando $\delta = \frac{1}{\varepsilon}$ obteniendo

$$\begin{cases} \delta \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases}$$

Como hemos dicho previamente, que el valor de ε , o δ según en el caso que estemos, sea muy pequeño nos va a determinar los dos subsistemas, el rápido y el lento. En el primer sistema "fast-slow" que hemos escrito, el que usaremos de ahora en adelante, si hacemos tender ε a cero nos encontraremos frente al sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = 0 \end{cases}$$

De esta forma tendremos que la variable y será una constante y nos quedará el subsistema rápido $\dot{x} = f(x, y)$. Gracias a esto podemos hacer un estudio del sistema a través de dos sistemas mucho más sencillos en los que extraer propiedades tendrá un menos coste computacional. Además, los "bursting" se producen en la fase de activación, es decir, en el subsistema rápido, luego su identificación resultará más manejable.

Por lo tanto, nuestro subsistema rápido de ecuaciones diferenciales será:

$$\begin{cases} \dot{x} = y - x^3 + bx^2 - z + 4 \\ \dot{y} = 1 - 5x^2 - y \end{cases} \quad (2.1)$$

2.1. Estudio analítico

En esta sección aplicaremos diferentes técnicas para obtener resultados analíticos con los que poder ver el comportamiento del sistema. Comenzaremos el estudio calculando los puntos críticos de este nuevo sistema. Para obtenerlos tendremos que igualar a cero cada ecuación.

Proposición 2.1. *Las soluciones del sistema 2.1 son:*

$$\begin{cases} x_1 = \frac{1}{9} \frac{(b-5)^2}{\sqrt[3]{r}} + \frac{1}{3}b + \sqrt[3]{r} - \frac{5}{3} \\ y_1 = 1 - 5x_1^2 \\ x_2 = \frac{-(b-5)^2(-i\sqrt{3}+1)}{18\sqrt[3]{r}} - \frac{1}{2}\sqrt[3]{r}(i\sqrt{3}+1) + \frac{1}{3}b - \frac{5}{3} \\ y_2 = 1 - 5x_2^2 \\ x_3 = \frac{-(b-5)^2(i\sqrt{3}+1)}{18\sqrt[3]{r}} - \frac{1}{2}\sqrt[3]{r}(-i\sqrt{3}+1) + \frac{1}{3}b - \frac{5}{3} \\ y_3 = 1 - 5x_3^2 \end{cases}$$

$$\text{donde } r = \frac{1}{27}(b-5)^3 - \frac{1}{2}z + \frac{1}{6}\sqrt{\frac{20}{3}b^3 - 100b^2 - \frac{2}{3}(2b^3 - 30b^2 + 150b - 115)z + 9z^2 + 500b - \frac{1825}{3}} + \frac{5}{2}$$

Veamos gráficamente como se distribuyen los puntos críticos del sistema (2.1).

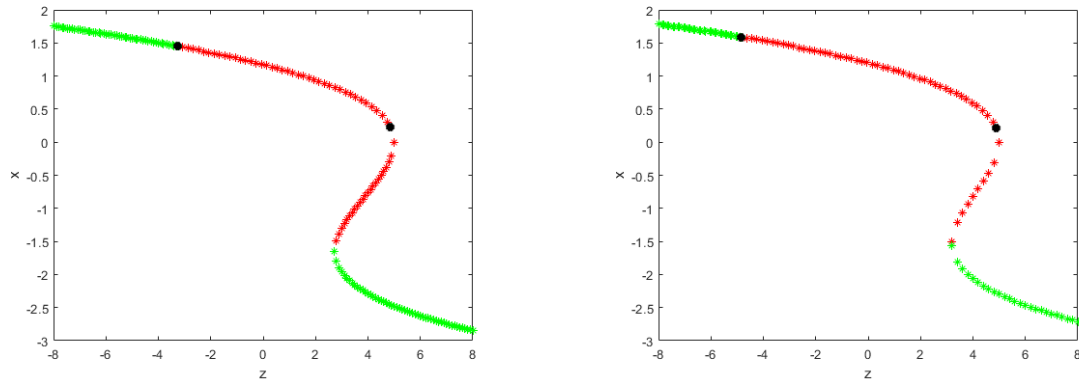


Figura 2.1: Las imágenes corresponden a los puntos críticos de los parámetros $b = 2,52$ y $b = 2,7$ respectivamente.

Los puntos negros corresponden a los puntos de bifurcación de tipo Hopf que explicaremos más adelante. Los puntos de equilibrio verdes corresponden a focos que son estables mientras los rojos que son focos inestables. Esta diferencia en la estabilidad del sistema van a colaborar a cómo se rige la evolución del sistema. Los puntos críticos que aparecen después de la segunda bifurcación son puntos sillas, que son puntos inestables aunque observamos que a medida que evoluciona el sistema estos puntos vuelven a ser focos estables. Veremos más adelante que la aparición de estos puntos de equilibrio de tipo silla van a determinar qué tipo de bifurcación global vamos a tener en el sistema.

En ambas gráficas aunque puedan parecer que son similares, las bifurcaciones a nivel global no lo son. En el primer caso tenemos dos bifurcaciones Andronov-Hopf, que demostraremos a lo largo del capítulo, mientras que en el otro caso la primera bifurcación corresponde a una bifurcación de tipo Hopf y la otra bifurcación es una bifurcación de tipo Hopf que no se va a alcanzar en el sistema general, ya que aparecerá un "bursting" fold/homoclínico.

Veamos si este sistema tiene órbitas periódicas. Para ello usaremos el *Criterio de Bendixson*.

Teorema 2.2 (Criterio de Bendixson). *Sea $D \subset \mathbb{R}^2$ simplemente conexo y sea el sistema diferencial*

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

tal que $f, g \in C^1$. Entonces el sistema diferencial solo puede tener orbitas periodicas en D si la divergencia $\nabla(f, g)$ cambia de signo en D o si $\nabla(f, g) = 0$.

Hagamos el estudio en nuestro problema

$$\frac{\partial}{\partial x}(y - x^3 + bx^2 - z + 4) + \frac{\partial}{\partial y}(1 - 5x^2 - y) = -3x^2 + 2bx - 1$$

Como cambia de signo puede tener órbitas periódicas. Análíticamente no las podemos obtener ya que nuestro sistema no se puede resolver analíticamente al ser un sistema complejo. Por ello, el estudio de órbitas periódicas lo dejaremos para más adelante cuando hagamos el estudio numérico y dibujemos las soluciones obtenidas en este sistema.

Busquemos ahora los posibles puntos donde hay una bifurcación. Para la bifurcación Andronov-Hopf buscaremos que los valores propios sean imaginarios puros y para la bifurcación "saddle-node" tendremos un valor propio igual a cero y el resto imaginarios puros.

Proposición 2.3. *El sistema 2.1 tiene dos bifurcaciones de tipo Hopf en los puntos*

$$z_1 = \frac{180 + 2b^3 - 30b^2 + (-2b^2 + 30b - 3)\sqrt{b^2 - 3}}{27}, z_2 = \frac{180 + 2b^3 - 30b^2 + (2b^2 - 30b + 3)\sqrt{b^2 - 3}}{27}$$

Demostración. En primer lugar calculemos la matriz jacobiana y estudiemos la estabilidad de los puntos de equilibrio.

$$Jac(x,y) = \begin{pmatrix} -3x^2 + 2bx & 1 \\ -10x & -1 \end{pmatrix} \quad (2.2)$$

Los valores propios son:

$$\lambda = \frac{-3x^2 + 2bx - 1 \pm \sqrt{9x^4 - 12bx^3 + (4b^2 - 6)x^2 + (4b - 40)x + 1}}{2} \quad (2.3)$$

Para que sean imaginarios puros se tiene que cumplir

$$-3x^2 + 2bx - 1 = 0 \Rightarrow x_1 = \frac{b - \sqrt{b^2 - 3}}{3}, \quad x_2 = \frac{b + \sqrt{b^2 - 3}}{3}$$

Por tanto

$$z_1 = \frac{180 + 2b^3 - 30b^2 + (-2b^2 + 30b - 3)\sqrt{b^2 - 3}}{27}, z_2 = \frac{180 + 2b^3 - 30b^2 + (2b^2 - 30b + 3)\sqrt{b^2 - 3}}{27}$$

Así sustituyendo por $b = 2,52$ y $b = 2,7$ obtenemos dónde vamos a tener las bifurcaciones. En el caso $b = 2,52$ tenemos una bifurcación Hopf en $z = -3,26466911496911$ (El otro punto que nos sale como bifurcación tiene que ser otra cosa como por ejemplo un fold) mientras que en el caso $b = 2,7$ tenemos dos bifurcaciones Hopf en $z_1 = -4,84042603162419$ y en $z_2 = 4,88975936495752$. \square

Observamos que no tenemos en el sistema 2.1 dos bifurcaciones de tipo Hopf para cada valor del parámetro b y no hay ninguna bifurcación de tipo "saddle-node".

2.2. Estudio numérico

En esta sección trataremos de mostrar numéricamente los resultados analíticos obtenidos en la sección anterior. Además obtendremos algunos resultados que no hemos podido demostrar u obtener de forma analítica, como es el caso de las órbitas periódicas ya que nuestro sistema no tiene una solución que podamos expresar mediante fórmulas. Con los datos obtenidos en esta sección interpretaremos como evoluciona el modelo neuronal.

En primer lugar, integramos el sistema en función de z , que será una constante a la que iremos dando diferentes valores y obtenemos las siguientes soluciones

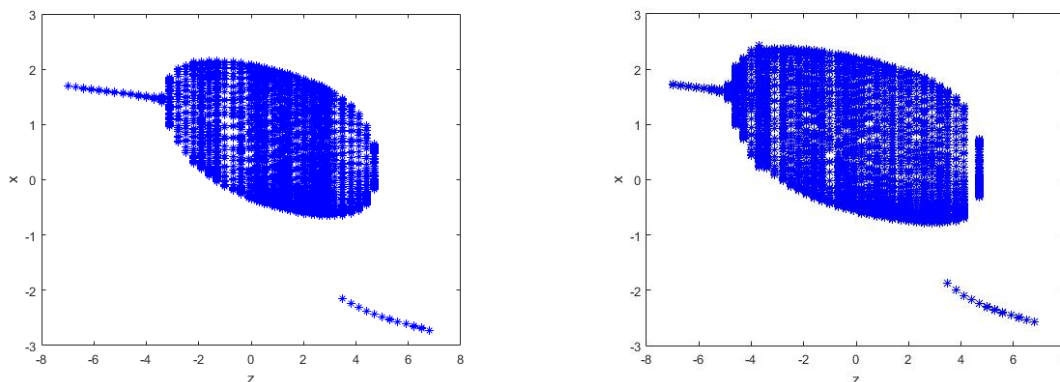


Figura 2.2: La primera imagen corresponde al parámetro de $b = 2,52$ mientras que la segunda corresponde al de $b = 2,7$. Observamos que la solución inestable no aparece en las gráficas.

Como observamos en estas dos imágenes tenemos que para el parámetro $b = 2,52$ tenemos dos bifurcaciones que como hemos demostrado en el apartado anterior, serán dos Hopf. También podemos reparar en las dos bifurcaciones que hay con el parámetro $b = 2,7$ donde contemplamos que, aunque el comienzo es similar, debido a la bifurcación de tipo Hopf que se encuentra en ambos subsistemas, el final es bastante diferente ya que, entre otros motivos, tenemos bifurcaciones distintas, por un lado una Hopf y por otro lado, como la órbita homoclínica colisiona contra el punto de equilibrio de tipo silla, una bifurcación homoclínica.

En el caso $b = 2,7$ vemos que hay como otra solución. Esto es debido a que tenemos una bifurcación de tipo Hopf que hace que las órbitas periódicas vayan creciendo a medida que va decreciendo z pero veremos que rápidamente colisionan contra los puntos silla.

También observamos que los puntos críticos estables obtenidos en el estudio analítico y vistos en 2.1 son solución del sistema. Los puntos de equilibrio que son inestables no aparecen dibujados. Podemos visualizar que en el sistema general tendremos órbitas periódicas como bien se aprecian sus proyecciones en el plano.

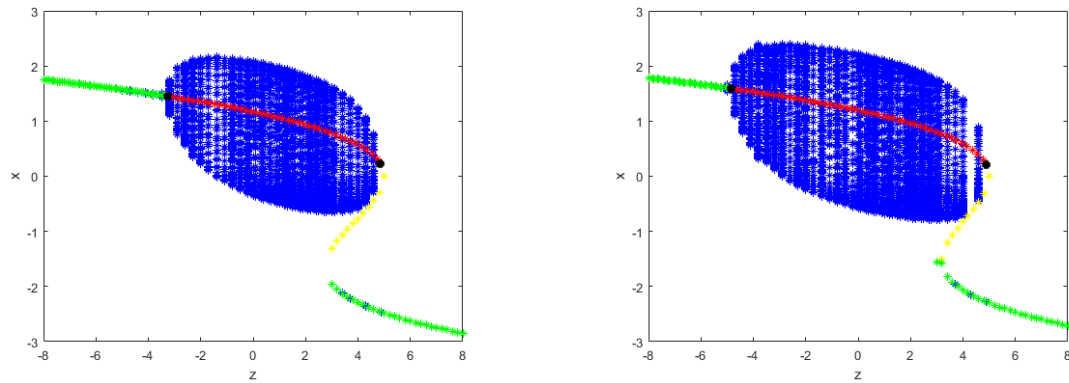


Figura 2.3: Observamos como se ajusta la solución del sistema de ecuaciones y los puntos críticos. La primera corresponde a $b = 2,52$ y la segunda a $b = 2,7$

Visualizamos en ambas gráficas como se ajustan los puntos críticos con las soluciones obtenidas numéricamente. De hecho los puntos críticos estables son soluciones. Entre ambas bifurcaciones tenemos unos focos inestables que van hasta las órbitas periódicas. A partir de la segunda bifurcación de Hopf en ambas gráficas, tenemos puntos sillas que son inestables hasta que se transforman en focos estables. En la primera gráfica tenemos que las órbitas periódicas se desarrollan hasta la segunda bifurcación. En cambio en la segunda las órbitas periódicas rompen cuando tocan el punto silla. Esto es debido a la otra bifurcación que tenemos que es de tipo homoclínica, explicada previamente.

Como estamos en el espacio dos dimensional el punto donde se produce la bifurcación saddle-node no lo podemos obtener. Uno de los motivos por el cual no se puede obtener es que este sistema no se puede linealizar entonces no lo podemos poner de la forma descrita en 1.4 y no podemos ver que ocurre en el origen.

Capítulo 3

Extrapolación al modelo 3D

Hasta ahora hemos estado haciendo un estudio del subsistema rápido donde hemos podido visualizar dónde ocurren las bifurcaciones de una forma sencilla y cómo evoluciona el sistema. Ahora queremos que los resultados obtenidos en este subsistema se sigan garantizando en el modelo global, incluyendo el subsistema lento. Para ello vamos a necesitar la ayuda de los teoremas de Fenichel que nos van a asegurar que los resultados obtenidos en el subsistema rápido sigan siendo ciertos.

Estos teoremas van a ser de forma local para cada punto de equilibrio ya que nos van a decir que va a existir una variedad en la que el subsistema rápido es difeomorfo al sistema 1.6, conservando así las propiedades de este subsistema.

Concluiremos este capítulo con las ilustraciones superpuestas de las soluciones del subsistema rápido con la solución del sistema general. Por lo tanto, tal y como veremos cada vez que tengamos un sistema "fast-slow" lo podremos descomponer en los subsistemas rápidos y los subsistemas lentos, facilitando el estudio y reduciendo considerablemente el gasto computacional.

Además, tendremos una mejor visión y entendimiento de los resultados obtenidos en el subsistema rápido, aunque perderemos alguna solución obtenida como es en el caso de $b = 2,7$ que las órbitas periódicas que partían de la segunda bifurcación de tipo Hopf hacia la primera en el sistema general desaparece.

3.1. Teoremas de Fenichel

Los siguientes teoremas ([4], [5]) nos van a garantizar que los resultados obtenidos en el subsistema rápido, de forma local, van a estar presentes en el sistema general. Para ello en ambos teoremas necesitaremos tener un epsilon lo suficientemente pequeño para poder obtener la propiedad que sean difeomorfos ambos sistemas.

En los teoremas de Fenichel la formulación del sistema "fast-slow" no es la que venimos usando hasta ahora con el ε . La notación que usa es

$$\begin{cases} \delta \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases}$$

Recordar que $\delta = \frac{1}{\varepsilon}$. Por motivos de notación vamos a llamar a este δ como ε .

Antes de nada, para la comprensión de estos teoremas vamos a necesitar una serie de términos que no hemos definido con anterioridad.

Definición. Un conjunto V es un conjunto invariante de la ecuación $\dot{y} = h(y)$ si $y(t_0) \in V$ para algún $t_0 \in \mathbb{R}$ implica que $y(t) \in V$.

En definitiva lo que nos quiere decir esta definición es que un sistema es invariante si no está influenciado explícitamente por el tiempo.

Definición. Un conjunto abierto V es un conjunto localmente invariante respecto a un conjunto abierto W bajo el sistema $\dot{y} = h(y)$ si V es un subconjunto de W y si cualquier trayectoria que abandona V abandona simultáneamente W .

Además necesitaremos un teorema que nos asegure que el flujo va a ser topológicamente conjugado tras la linealización del sistema.

Teorema 3.1 (Hartman-Grobman). *Sea x^* un punto de equilibrio hiperbólico de un campo $f \in \mathcal{C}^1$ con flujo $\phi_t(x)$. Entonces hay un entorno N de x^* tal que ϕ es topológicamente conjugado al flujo generado por la linealización de f .*

En los siguientes teoremas hablaremos de que existe una variedad donde el flujo es invariante. Así que para la comprensión también necesitaremos la definición de variedad.

Definición. Sea un campo vectorial f que define un flujo ϕ_t , $\phi_t : N \rightarrow \mathbb{R}^n$ entonces dado un punto fijo x_0 se define:

- 1) Variedad estable del punto fijo x_0 generado por ϕ_t a $W^s \equiv \{x | \phi_t(x) \rightarrow x_0 \text{ cuando } t \rightarrow \infty, \phi_t(x) \in N, t \geq x_0\}$
- 2) Variedad inestable del punto fijo x_0 generado por ϕ_t a $W^u \equiv \{x | \phi_t(x) \rightarrow x_0 \text{ cuando } t \rightarrow -\infty, \phi_t(x) \in N, t \leq x_0\}$

Definición. Sea M una variedad compacta suave (o \mathcal{C}^∞), $f : M \rightarrow M$ un difeomorfismo y $Df : TM \rightarrow TM$ la diferencial de f . Una variedad f -invariante Λ de M se define como una variedad invariante normalmente hiperbólica si la restricción de Λ al grupo tangente de M admite una partición en la suma de tres subgrupos Df -invariantes, uno perteneciente al grupo tangente de Λ y los otros correspondientes a los subespacios estables e inestables de $A \in \mathbb{R}^n$ matriz del sistema diferencial.

Es decir, lo que nos quiere decir esta definición es que una variedad es invariante normalmente hiperbólica si se puede descomponer en el plano tangente, la variedad estable y la variedad inestable.

Teorema 3.2 (Existencia de la variedad central). *Considerar la ecuación $\dot{x} = Ax + f(x)$ con $x \in \mathbb{R}^n$ y A una matriz constante $n \times n$, $x = 0$ un punto crítico aislado. La función $f(x)$ es \mathcal{C}^k , $k \geq 2$ en un entorno de $x = 0$ y $\lim_{\|x\| \rightarrow 0} \frac{\|f(x)\|}{\|x\|} = 0$. La variedad estable e inestable de la ecuación $\dot{y} = Ay$ son E_s y E_u , el espacio de vectores propios correspondientes a los valores propios con parte real cero es E_c . Luego existen unas variedades estables e inestables W_s y W_u que son tangentes a E_s y E_u en $x = 0$ y son \mathcal{C}^k . Existe una variedad \mathcal{C}^{k-1} invariante W_c , la variedad central, que es tangente a E_c en x_0 .*

Con todos estos conceptos estamos preparados para poder entender y aplicar los teoremas de Fenichel. El primer teorema de Fenichel nos indicará que la variedad obtenida en el caso límite $\varepsilon = 0$ persiste cuando tenemos un ε lo suficientemente pequeño. Esto nos garantizará que el sistema viene influenciado por el subsistema rápido y por las variedades obtenidas en el caso límite.

Teorema 3.3 (Primer teorema de Fenichel). *Si $\varepsilon > 0$ suficiente pequeño, existe una variedad \mathcal{M}_ε (la variedad central) que se encuentra dentro de $O(\varepsilon)$ en la variedad \mathcal{M}_0 contenida en el conjunto $\{f(x, y, 0)\}$ y es difeomorfa para \mathcal{M}_0 . Además es localmente invariante bajo el flujo de (2.1) y \mathcal{C}^r , incluido en ε , para cualquier $r < \infty$.*

El segundo teorema de Fenichel nos garantizará la existencia de variedades estables e inestables de las variedades límite, estableciendo así las trayectorias de entrada y de salida.

Teorema 3.4 (Segundo teorema de Fenichel). *Suponer $\mathcal{M}_0 \subset \{f(u, v, 0) = 0\}$ es compacta, posible-mente con frontera, y normalmente hiperbólica, y suponer f y g son homogéneas. Luego para $\varepsilon > 0$ y suficientemente pequeño, existe una variedad $W^s(\mathcal{M}_\varepsilon)$ y $W^u(\mathcal{M}_\varepsilon)$ que son $O(\varepsilon)$ cerradas y difeomórficas a $W^s(\mathcal{M}_0)$ y $W^u(\mathcal{M}_0)$ respectivamente, y que son localmente invariante bajo el flujo del sistema (2.1).*

Recapitulando, para las hipótesis de estos dos teoremas necesitamos tener un ε suficientemente pequeño. Recordamos que nuestro ε es $\varepsilon = 10^{-2}$ que aunque no es muy pequeño en nuestro caso nos vale. Además nos dicen que va a existir una variedad en la que el flujo de nuestro subsistema rápido es invariante. Estos dos teoremas nos permiten explicar el comportamiento de los sistemas "fast-slow".

3.2. Paso a 3D

Recordemos el sistema que teníamos

$$\begin{cases} \dot{x} = y - x^3 + bx^2 - z + 4 \\ \dot{y} = 1 - 5x^2 - y \\ \dot{z} = \varepsilon(4(x + 1,6) - z) \end{cases}$$

El subsistema rápido tiene como solución un intervalo más amplio que el que muestran las gráficas siguientes. Dicho subsistema tenía dos bifurcaciones tipo Hopf en ambas gráficas. La diferencia entre los casos $b = 2,52$ y $b = 2,7$ radica en que la órbita periódica choque o no contra los puntos silla que hay después de la segunda bifurcación de tipo Hopf. Nos centraremos en la parte final, donde aparece la segunda bifurcación en el subsistema rápido, ya que es donde se localiza la solución del sistema general y obtendremos más conclusiones.

Si rememoramos el subsistema rápido, los puntos de equilibrio entre las bifurcaciones eran focos inestables. A partir de dicha bifurcación también nos encontramos frente a puntos inestables, pero en este caso son de tipo silla. A medida que el sistema va evolucionando con el tiempo estos puntos silla se convierten nuevamente en focos, aunque esta vez serán estables.

Otro resultado de bastante relevancia obtenido en el estudio numérico son las órbitas periódicas. Previamente hemos definido las dos bifurcaciones globales y qué condiciones se tenían que dar para poder obtenerlas. En el subsistema rápido vimos como en uno de los dos casos estas órbitas chocaban contra los puntos silla y en el otro cómo llegaban hasta la segunda bifurcación de Hopf. Estos resultados, por los teoremas de Fenichel, se mantendrán en el sistema general.

Además en el subsistema rápido hemos obtenido algunas soluciones que no van a ser solución del modelo. Esto va a ocurrir con $b = 2,7$ y va a ser causado debido al tipo de "bursting" en el que nos vamos a encontrar, el "bursting" de tipo fold/homoclínico. Al estar dando la solución de un estado dinámico es normal que una vez concluida la fase activa al colisionar la órbita periódica con el punto silla pasemos a la fase de reposo. Ahí radica la explicación de por qué no vamos a visualizar esas órbitas periódicas que surgen de la segunda bifurcación de tipo Hopf.

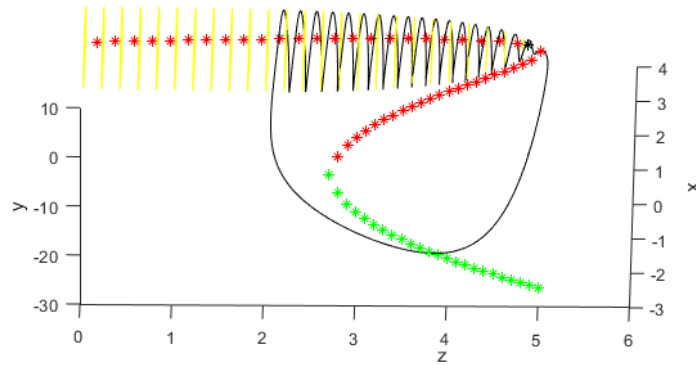


Figura 3.1: Superposición del subsistema rápido con el sistema global. Corresponde a $b = 2,52$.

Observamos como en este caso la solución del sistema 1.6 se superpone perfectamente a la solución obtenida en el subsistema rápido (en amarillo). Destacamos que se observa perfectamente la bifurcación fold/Hopf. Esta bifurcación viene generada por la segunda bifurcación Hopf obtenida en el subsistema rápido y la fold que se encuentra en el subsistema lento. También vemos que la solución obtenida es muy similar a la gráfica 1.10.

La bifurcación de tipo fold se encuentra en el subsistema lento, que es donde se encuentra la fase de reposo, y la que consigue el salto entre la fase de reposo y la fase activa. También podemos destacar que la bifurcación de tipo Andronov-Hopf es supercrítica, produciéndose así el paso entre fases, de activa a reposo.

Sabemos que la bifurcación de tipo Andronov-Hopf es supercrítica a través de su dinamismo, ya que la complejidad del sistema hace inviable el cálculo del coeficiente de Lyapunov. Tener en cuenta cómo las órbitas periódicas van reduciendo su radio hasta llegar al punto de equilibrio.

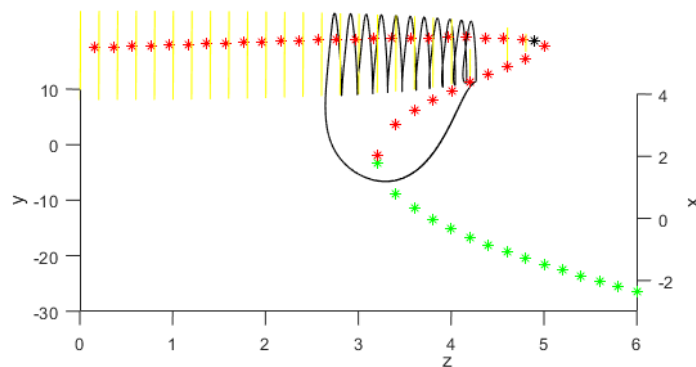


Figura 3.2: Superposición del subsistema rápido con el sistema global. Corresponde a $b = 2,7$.

En este caso tenemos una cosa parecida obtenida con el parámetro $b = 2,52$. La solución del siste-

ma 1.6 se encarama con bastante precisión a la solución obtenida en el subsistema rápido. Se observa claramente cuando se produce la bifurcación homoclínica, la cual ocurre cuando la órbita periódica se encuentra contra el punto silla.

Como en el caso de $b = 2,52$, en el subsistema lento se produce la bifurcación de tipo fold que provoca el cambio de fase. Observamos que en este caso la solución que parte de la segunda bifurcación de tipo Hopf (en este caso la que tenemos dibujada en la gráfica) no aparece. Esto es debido a que esa solución corresponde al subsistema rápido pero no al subsistema general.

Tras un procedimiento de mallado y aplicando técnicas de continuidad obtenemos una gráfica en cada caso donde se observa mejor ambos procesos.

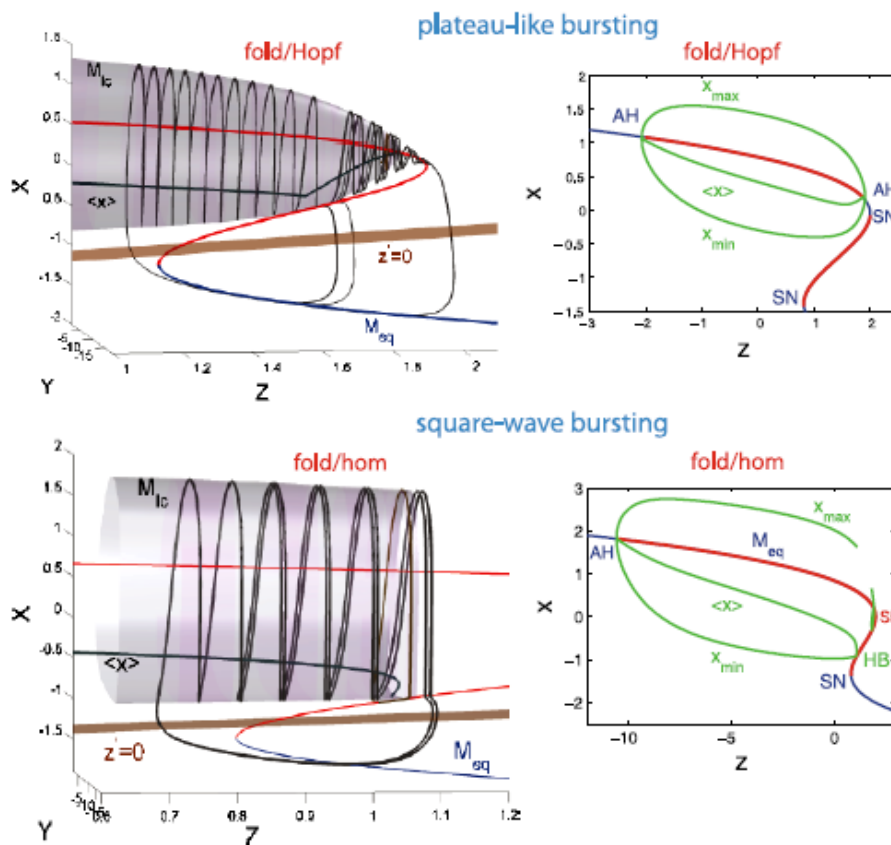


Figura 3.3: "Bursting" de tipo fold/Hopf arriba y "bursting" de tipo fold/homoclínico abajo.[3]

En estas dos imágenes tenemos una mejor representación de lo que ocurre. Además gracias a la recta dibujada $\dot{z} = 0$, es decir que z es constante, podemos visualizar el subsistema rápido y el lento, es decir, la fase activa y la de reposo. También, gracias a las técnicas de continuidad, observamos en el subsistema rápido el intervalo donde se mueven las órbitas periódicas, y cómo colisionan en el caso del "bursting" de tipo fold/homoclínico.

Bibliografía

- [1] HINDMARSH, J.L., ROSE, R.M., *A model of the nerve impulse using three coupled first-order differential equations. Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 221, 87-102 (1984)
- [2] HODGKIN, A.L., HUXLEY, A.F. *A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. The Journal of Physiology.* 117 (4): 500-544. (August 1952)
- [3] ROBERTO BARRIO Y ANDREY SHILNIKOV, *Parameter-sweeping techniques for temporal dynamics of neuronal systems: case study of Hindmarsh-Rose model. Journal of Mathematical Neuroscience,* 1-22 (2011)
- [4] FENICHEL, F., *Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations. J. Differ. Equ.* 31, 53-98 (1979)
- [5] VERHULST, F., *Nonlinear Differential Equations and Dynamical Systems. /Verhulst Ferdinand Berlin Heidelberg New York: Epsilon Uitgaven, cop. 1985*
- [6] WIGGINS, STEPHEN., *Normally hyperbolic invariant manifolds in dynamical systems. /Wiggins Stephen. -1st ed. Springer-Verlag New York: cop. 1994*
- [7] IZHIKEVICH E.M. *Neural Excitability, Spiking, and Bursting. International Journal of Bifurcation and Chaos.* 10:1171-1266 (2000)
- [8] WIGGINS, STEPHEN. *Introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos / Stephen Wiggins . - 2nd ed. New York [etc.] : Springer, cop. 2010*
- [9] PERKO, LAWRENCE. *Differential equations and dynamical systems / Lawrence Perko . - 3rd ed. New York [etc.] : Springer, cop. 2001*
- [10] EUGENE M. IZHIKEVICH, *Equilibrio*, <http://www.scholarpedia.org/article/Equilibrium>.
- [11] HINDMARSH-ROSE MODEL, https://en.wikipedia.org/wiki/Hindmarsh%E2%80%9993Rose_model.
- [12] EL POTENCIAL DE MEMBRANA, <https://es.khanacademy.org/science/biology/human-biology/neuron-nervous-system/a/the-membrane-potential>.
- [13] EUGENE M. IZHIKEVICH, *Bursting*, <http://www.scholarpedia.org/article/Bursting>
- [14] YURI A. KUZNETSOV, *Andronov-Hopf bifurcation*, http://www.scholarpedia.org/article/Andronov-Hopf_bifurcation
- [15] PABLO AGUIRRE, *Bifurcaciones homoclinicas*, <http://paguirre.mat.utfsm.cl/bif17/homoclinic.pdf>
- [16] NORMALLY HYPERBOLIC INVARIANT MANIFOLD, https://en.wikipedia.org/wiki/Normally_hyperbolic_invariant_manifold.

- [17] JOHN GUCKENHEIMER AND YURI A. KUZNETSOV , *Fold-Hopf bifurcation*, http://www.scholarpedia.org/article/Fold-Hopf_bifurcation.
- [18] YURI A. KUZNETSOV , *Saddle-node bifurcation*, http://www.scholarpedia.org/article/Saddle-node_bifurcation.