

Estudio de la dinámica de modelos matemáticos de neuronas



Alejandra Domínguez González
Trabajo de fin de grado en Matemáticas
Universidad de Zaragoza

Director del trabajo: Roberto Barrio Gil
28 de junio de 2019

Abstract

Neurons are cells of the nervous system whose main function is to receive, process and transmit information through chemical and electrical signals due to the excitability of their plasma membrane. They are specialized in the reception of stimuli and the conduction of the nerve impulse, as action potential, which occurs when the membrane potential rises and falls rapidly.

There are mathematical models of neurons that pattern the behavior of a segment of a neuron plasma membrane during the electrical activity generated by the transmission of the nerve impulse.

To begin this project, we will briefly recall some well-known concepts about dynamic systems which will be used in the development of work and we will analyze the most important mathematical models of neurons.

The first mathematical neuron model appeared in 1939 by A. Hodgkin and A. Huxley, who were also the first scientists to record the course of an action potential. The model they proposed was an interesting advance for a time when the nervous system was not widely known and the available scientific technology was far from the current one. This model tried to model the plasma membrane as an electrical circuit and achieved results that closely approximated the data obtained experimentally, so it can be considered quite good. For this reason it has served as the basis for many later models that have tried to improve and simplify it. Among these the Hindmarsh-Rose model stands out since it is a very rich simplification dynamically and with a lower computational cost than the Hodgkin-Huxley.

To extend the mathematical aspect of these neuron models, in the second chapter we continue the work giving a comprehensive, detailed analysis of bifurcations in dynamic systems of ODES. A bifurcation of a dynamic system is a qualitative change in its dynamics produced by modifying parameters. We will focus on the saddle-node and Andronov-Hopf bifurcations since they are the most relevant in these models and we will study the characteristics a generic dynamic system must present to exhibit each of these bifurcations, arriving at general theorems that determine the normal form of these two bifurcations and characterize the “similarities” (topological equivalence) that the systems having this type of bifurcation display. We will also study a type of global bifurcation that has some relevance in the models, homoclinical bifurcation of limit cycles.

And finally, we will talk about the phenomena of bursting observable in neuronal activity. Bursting is a dynamic state where a neuron sometimes fires discrete groups or bursts of spikes. Each such burst is followed by a period of quiescence before the next burst occurs. So that we are going to analyze what happens in the model for the neurons to “jump” from quiescence to the active phase. In this regard, we will discuss on the first Fenichel’s theorem that guarantees an equivalence between theoretical systems and perturbed systems which are more similar to reality, so that the analysis we carry out theoretically can be extended, under certain hypotheses, to modified models.

We will also explain the topological classification of bursting types, again focusing on the bifurcations that appear in the mathematical models of neurons which model how neurons actually go from resting to spiking. For that purpose we analyze the fold-homoclinic and fold-Hopf bifurcations.

Índice general

Abstract	III
1. Introducción	1
1.1. Conceptos previos	1
1.2. Modelos matemáticos de neuronas	3
1.2.1. Modelo de Hodgkin-Huxley	3
1.2.2. Modelo de Hindmarsh-Rose	5
2. Bifurcaciones	7
2.1. Bifurcación silla-nodo	8
2.1.1. Forma normal	8
2.1.2. Forma general	10
2.2. Bifurcación de Andronov-Hopf	12
2.2.1. Forma normal	12
2.2.2. Forma general	16
2.2.3. Primer coeficiente de Lyapunov	17
2.3. Bifurcaciones globales	17
2.3.1. Bifurcación homoclínica	17
3. Bursting	19
3.1. Teorema de Fenichel	19
3.2. Clasificación topológica	20
3.2.1. Fold-homoclínica	21
3.2.2. Fold-Hopf	21
Bibliografía	25

Capítulo 1

Introducción

Las neuronas[16] transmiten ondas de naturaleza eléctrica que se originan como consecuencia de un cambio transitorio de la permeabilidad en la membrana plasmática. Su propagación se debe a la existencia de una diferencia de potencial, llamado potencial de membrana[9], entre la parte interior y exterior de la célula. El potencial de membrana en reposo está determinado por la distribución desigual de iones entre el interior y el exterior celular y por la diferente permeabilidad de la membrana ante los distintos tipos de iones.

En las neuronas y en su líquido circundante, los iones más abundantes son cationes sodio (Na^+) y potasio (K^+), aniones cloruro (Cl^-) y otros aniones orgánicos (como los de las proteínas y los aminoácidos). En la mayoría de las neuronas, el K^+ y los aniones orgánicos se encuentran en concentraciones más altas dentro que fuera de la célula. En cambio, el Na^+ y el Cl^- generalmente se encuentran en concentraciones más altas fuera de la célula. Esto significa que a través de la membrana hay gradientes de concentración estables para todos los tipos de iones más abundantes.

Debido a su carga, los iones no pueden pasar directamente a través de las regiones de lípidos hidrofóbicos de la membrana; en cambio, tienen que utilizar canales de proteínas especializados que proporcionan un túnel hidrofílico que cruza la membrana.

Cuando un canal iónico se abre, el tránsito iónico es a favor de su gradiente electroquímico, es decir, pretende equilibrar el número de iones, independientemente del potencial transmembrana actual. Este mecanismo de movimiento iónico permite el tránsito entre estados de polarización y despolarización.

Cuando el potencial de membrana de una célula excitable se despolariza más allá de un cierto umbral, la célula genera un potencial de acción. Un potencial de acción es un cambio muy rápido en la polaridad de la membrana.

El primer registro detallado de un potencial de acción lo realizaron los investigadores Alan Lloyd Hodgkin y Andrew Fielding Huxley, quienes midieron las corrientes iónicas que aparecen durante el potencial de acción en el axón gigante de un calamar en 1939.

1.1. Conceptos previos

A continuación vamos a definir una serie de conceptos clave para comprender el desarrollo del trabajo. Todas las nociones que aparecen en esta sección han sido obtenidos de [11].

Definición. Llamaremos **puntos de equilibrio** o fijos de un sistema diferencial $\dot{x} = f(x)$ a los puntos x_0 tales que $f(x_0) = 0$.

Definición. Sea $\dot{x} = f(x)$ y sea x_0 un equilibrio. Diremos que x_0 es un **equilibrio hiperbólico** si para todo λ valor propio de $\left. \frac{\delta f}{\delta x} \right|_{x=x_0}$ se tiene $Re(\lambda) \neq 0$.

Definición. Sea $\dot{x} = f(x)$ en $D \subseteq \mathbb{R}^n$, diremos que un **conjunto** $M \subset D$ es un **invariante** del flujo generado por la EDO si toda solución $x(t)$ tal que $x(0) \in M \Rightarrow x(t) \in M \ \forall t$

Definición. Dada $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$, separamos sus valores propios en tres grupos: σ_s , σ_u y σ_c , dependiendo del signo de la parte real. De modo que

$$\begin{aligned} \lambda \in \sigma_s & \text{ si } \operatorname{Re} \lambda < 0 \\ \lambda \in \sigma_u & \text{ si } \operatorname{Re} \lambda > 0 \\ \lambda \in \sigma_c & \text{ si } \operatorname{Re} \lambda = 0 \end{aligned}$$

El subespacio generado por los vectores propios cuyos valores propios pertenecen a σ_s se llama **subespacio estable** (E^s), el generado por los vectores propios cuyos valores propios pertenecen a σ_u es el **subespacio inestable** (E^u) y el generado por los vectores propios cuyos valores propios pertenecen a σ_c , **subespacio central** (E^c). Y se cumple $\mathbb{R}^n \equiv E^s \oplus E^u \oplus E^c$

Veamos qué ocurre si $n = 2$. Sea $\dot{X} = AX$ y sean $\Delta = \det A$, $\tau = \operatorname{traza} A$ con $A \in \mathbb{R}^{2 \times 2}$. Entonces:

- Si $\Delta < 0 \implies$ Punto **silla**.
- Si $\Delta > 0$ y $\tau^2 - 4\Delta \geq 0 \implies$ **Nodo**. Si $\tau < 0$, el nodo es estable y si $\tau > 0$, inestable.
- Si $\Delta > 0$ y $\tau^2 - 4\Delta < 0$, con $\tau \neq 0 \implies$ **Foco**. Si $\tau < 0$ el foco es estable y si $\tau > 0$, inestable.
- Si $\Delta > 0$ y $\tau = 0 \implies$ **Centro**.

Hay tres clases topológicas de equilibrios en el plano: nodos (focos) estables, puntos silla y nodos (focos) inestables. Los nodos y los focos (de la estabilidad correspondiente) son topológicamente equivalentes pero se pueden identificar mediante los valores propios; notemos que los valores propios son las raíces de la ecuación característica $\lambda^2 - \sigma\lambda + \Delta = 0$. Los puntos estables tienen variedades estables de dimensión 2 y no tienen variedades inestables. Y para los equilibrios inestables, al revés. Los puntos silla tienen variedades estable e inestable, ambas de dimensión 1 (que generalmente se denominan **separatrices**).

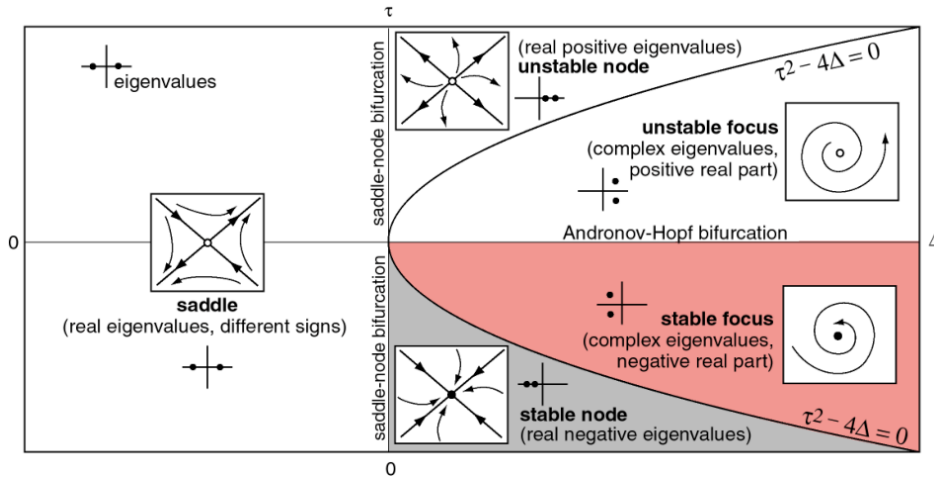


Figura 1.1: Clasificación de los equilibrios de un sistema dinámico 2-dimensional en función de la traza (τ) y el determinante (Δ) de la matriz jacobiana y de los valores propios.

Teorema 1.1 (Hartman-Grobman). Sean los sistemas $\dot{x} = f(x)$ y $\dot{x} = Ax$, con x_0 un equilibrio hiperbólico, $f(x_0) = 0$ y $A = \frac{\delta f}{\delta x} \Big|_{x=x_0}$. Entonces los flujos de ambos sistemas son conjugados.

Definición. Sea $\dot{x} = f(x)$, $x \in \mathbb{R}^n$, y sea x_0 tal que $f(x_0) = 0$. Definimos la **variedad estable** de x_0 generada por el flujo ϕ_t como el conjunto $W^s = \{x \in \mathbb{R}^n \mid \phi_t(x) \xrightarrow{t \rightarrow +\infty} x_0\}$. Y la **variedad inestable** como $W^u = \{x \in \mathbb{R}^n \mid \phi_t(x) \xrightarrow{t \rightarrow -\infty} x_0\}$.

Definición. Sea x_0 un punto de equilibrio. Una órbita ψ_t se dice **órbita homoclínica** de x_0 si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi_t(x) = \lim_{t \rightarrow -\infty} \psi_t(x) = x_0$$

Y si x_0, y_0 son equilibrios del sistema, $\psi_t(x)$ es una **órbita heteroclínica** de x_0 e y_0 si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi_t(x) = x_0, \quad \lim_{t \rightarrow -\infty} \psi_t(x) = y_0$$

Definición. Diremos que x_0 es un punto **ω -límite** de $x \in \mathbb{R}^n$ (y lo denotamos $\omega(x)$), si existe una sucesión $\{t_i\}$, con $t_i \rightarrow +\infty$, tal que $\phi_{t_i}(x) \rightarrow x_0$. El conjunto de todos los puntos que son ω -límite de x se llama ω -límite de x .

Análogamente, x_0 es un **α -límite** de $x \in \mathbb{R}^n$ (y lo denotamos $\alpha(x)$), si existe una sucesión $\{t_i\}$, con $t_i \rightarrow -\infty$, tal que $\phi_{t_i}(x) \rightarrow x_0$.

Diremos que una órbita periódica Γ es un **ciclo límite** si es ω -límite o α -límite de algún punto.

Por último, definimos tres conceptos relacionados con criterios de equivalencia de sistemas.

Definición. Una función $h : X \rightarrow Y$ es un **homeomorfismo** si es continua, biyectiva y su inversa, h^{-1} , es también continua.

Definición. Sean $F : X \rightarrow X$ y $G : Y \rightarrow Y$ dos funciones. Diremos que F y G son **topológicamente conjugadas** si existe un homeomorfismo $h : X \rightarrow Y$ tal que $h \circ F = G \circ h$; o equivalentemente, $h(F(x)) = G(h(x))$. Este homeomorfismo h se llama conjugado topológico.

Entonces, si consideramos dos sistemas dinámicos dados por $F : X \rightarrow X$ y $G : Y \rightarrow Y$, son topológicamente conjugados si las dinámicas que definen sobre X e Y son equivalentes, y el conjugado h lleva las órbitas de un conjunto a las del otro.

Definición. Diremos que los flujos $F : X \rightarrow X$ y $G : Y \rightarrow Y$ son **topológicamente equivalentes** si existe un homeomorfismo $h : X \rightarrow Y$ que lleva órbitas de G a órbitas de F de manera homeomorfa y preservando la orientación de las órbitas.

La equivalencia topológica es un tipo de equivalencia más débil que la conjugación topológica, ya que no requiere que el término temporal se preserve junto con las órbitas y su orientación.

1.2. Modelos matemáticos de neuronas

1.2.1. Modelo de Hodgkin-Huxley

Como ya habíamos comentado, fueron los científicos A. Hodgkin y A. Huxley quienes lograron el primer registro directo del curso detallado de un potencial de acción. Pero más adelante también fueron ellos los que consiguieron desarrollar un modelo matemático “ideal” cuyo comportamiento resulta bastante paralelo a las observaciones experimentales.

El logro de una descripción satisfactoria del potencial de acción dependió del desarrollo de sofisticadas técnicas experimentales, minuciosas mediciones y así, finalmente, consiguieron desarrollar un complejo modelo físico-matemático. La primera versión de este modelo es la desarrollada por Hodgkin y Huxley (modelo HH)[3] [5] [6] [14], pero posteriormente aparecen modelos más refinados basados en este modelo, entre los que destacamos el modelo de Hindmarsh-Rose (modelo HR)[1][3][13].

Hodgkin y Huxley realizaron las mediciones en el axón gigante de calamar, ya que esta fibra nerviosa tiene un diámetro de casi de un milímetro, lo que permite una mejor manipulación experimental que la mayoría de las células nerviosas conocidas (un axón típico tiene un diámetro mil veces menor). Manipularon las concentraciones iónicas en el axón y en su medio circundante de modo que fueron capaces de probar que hay dos componentes iónicas principales: I_{Na} e I_K .

La hipótesis que Hodgkin y Huxley se propusieron probar era la siguiente: la membrana tiene canales que permiten el paso de iones en la dirección que determina su potencial electroquímico. Este

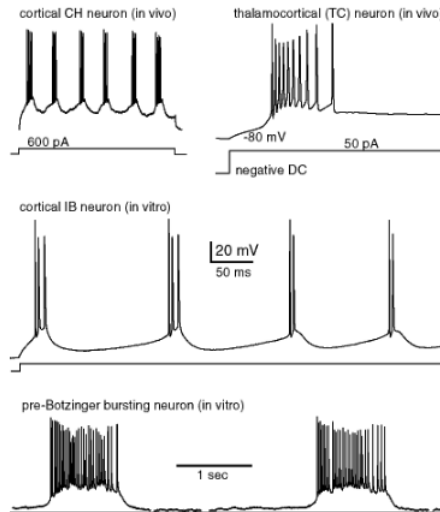


Figura 1.2: Ejemplos en diferentes tipos de neuronas.

movimiento iónico provoca corrientes eléctricas y origina el cambio conocido como potencial de acción, que se debe a un aumento en la conductancia al ion sodio (G_{Na}), lo que le permite entrar a la célula haciendo positivo el interior y esto a su vez aumenta la G_{Na} aún más. La conductancia cambia como función del tiempo y empieza a disminuir aproximadamente en el máximo del potencial de acción, por lo que G_{Na} también depende del voltaje, es decir, $G_{Na} = F(t, V)$. Así, el problema a resolver era: ¿cuál es la función del voltaje y del tiempo que describe las conductancias G_{Na} y G_K ?

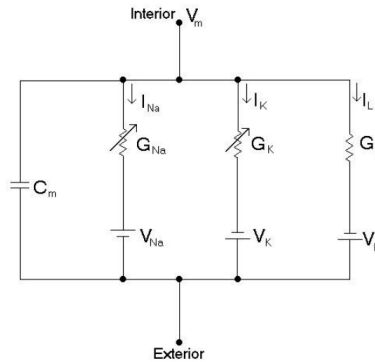


Figura 1.3: Circuito eléctrico equivalente propuesto por Hodgkin y Huxley para un pequeño segmento de axón gigante de calamar.

El modelo de HH se basa en la idea de que las propiedades eléctricas de un segmento de membrana nerviosa puede ser modelado como un circuito eléctrico equivalente de la forma mostrada en la Figura 1.3. En el circuito equivalente, las corrientes que fluyen a través de la membrana tienen dos componentes principales, una asociada con la carga de la capacitancia de la membrana y otra asociada con el movimiento de tipos específicos de iones atravesando la membrana. Además, la corriente iónica se subdivide en tres distintas componentes, una corriente de sodio I_{Na} , una corriente de potasio I_K y una pequeña corriente de escape I_L compuesta principalmente por iones de cloro.

Las ecuaciones del modelo propuesto son

$$\begin{cases} C\dot{V} = I - G_K n^4 (V - E_K) - G_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) - G_L (V - E_L) \\ \dot{n} = \frac{1}{\tau_n(V)} (n_\infty(V) - n) \\ \dot{m} = \frac{1}{\tau_m(V)} (m_\infty(V) - m) \\ \dot{h} = \frac{1}{\tau_h(V)} (h_\infty(V) - h) \end{cases} \quad (1.1)$$

siendo I la corriente aplicada. Los valores n_∞ , m_∞ , h_∞ , τ_n , τ_m , τ_h y las conductancias se obtienen experimentalmente.

En el trabajo original de Hodgkin-Huxley se expresaban \dot{n} , \dot{m} y \dot{h} en términos de unas constantes de proporción dependientes del voltaje, $\alpha(V)$ y $\beta(V)$, que describen la transición de los estados abierto a cerrado y viceversa de los canales iónicos,

$$\dot{\theta} = \alpha(V)(1 - \theta) + \beta(V)\theta$$

donde θ representa cualquiera de las funciones n , h o m .

Este modelo, aunque describe muy bien la fenomenología del comportamiento de la neurona y es bastante realista, no es cómodo para el estudio de las características de la neurona como sistema dinámico pues el espacio de fases asociado al problema es de cuatro dimensiones y hace realmente farragoso analizar y entender las características dinámicas de la neurona como sistema excitable, además de que las simulaciones realizadas con este modelo resultan muy costosas computacionalmente.

1.2.2. Modelo de Hindmarsh-Rose

El modelo de Hindmarsh-Rose es una aproximación más simple del modelo de Hodgkin-Huxley descrito como un sistema de tres ecuaciones diferenciales no lineales. Por su robustez dinámica, este modelo es uno de los modelos neuronales más interesantes en la actualidad. Se utiliza para el estudio de la actividad neuronal y particularmente, para analizar el comportamiento del potencial de membrana.

El modelo HR se describe de la siguiente manera:

$$\begin{cases} \dot{x} = y - ax^3 + bx^2 - z + I \\ \dot{y} = c - dx^2 - y \\ \dot{z} = \varepsilon (s(x - x_0) - z) \end{cases} \quad (1.2)$$

donde x representa el potencial de acción de membrana, y representa la variable de recuperación de los canales iónicos rápidos que atraviesan la membrana (como los de Na^+ y K^+) y la variable z es la análoga a y en los canales lentos (representa la variable lenta puesto que el parámetro ε es muy pequeño, $0 < \varepsilon \ll 1$). Dentro de los parámetros, I representa la corriente externa aplicada a la membrana, s es el nivel de influencia del voltaje de membrana en la dinámica lenta y a , b , c y d son parámetros que definen el comportamiento de la neurona modelada. ε es la escala de tiempo de la corriente lenta que controla la velocidad de variación de la variable z , y x_0 es un parámetro de control que retrasa o potencia la activación de la corriente lenta. Normalmente los parámetros de (1.2) se fijan en $a = 1$, $c = 1$, $d = 5$, $s = 4$, $x_0 = 1,6$ y $\varepsilon = 0,01$. De modo que las corrientes regulares del bursting en el modelo HR con una corriente aplicada $I = 4$ se corresponden con el tipo square-wave para $b = 2,7$ y se transforma en un bursting Plateau-like en $b = 2,52$.

La Figura 1.5 muestra una simulación del comportamiento del sistema del modelo HR en función de los valores que tomen los parámetros b e I . Fijando la corriente aplicada (rectas horizontales) vamos variando el valor de b y analizamos qué ocurre mediante la técnica de *spike-counting* (recuento de picos). La barra vertical de la derecha indica la leyenda de colores del diagrama en función del número de picos por burst.

En esta figura, el plano (b, I) queda dividido en regiones con diferentes tipos de comportamiento: tonic spiking, square-wave y plateau-like bursting, quiescence (inactividad) y bursting caótico.

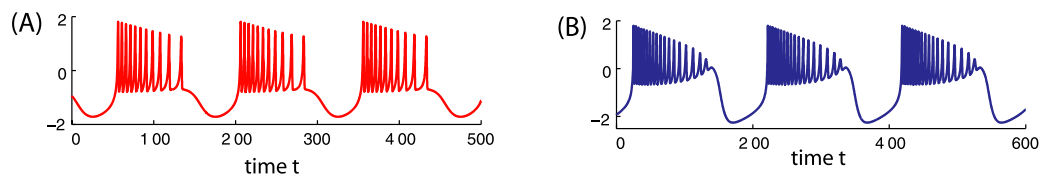


Figura 1.4: Esquema de burstings square-wave (A) y plateau like (B) en el modelo de Hindmarsh-Rose para $b = 2,7$ y $b = 2,52$, respectivamente.

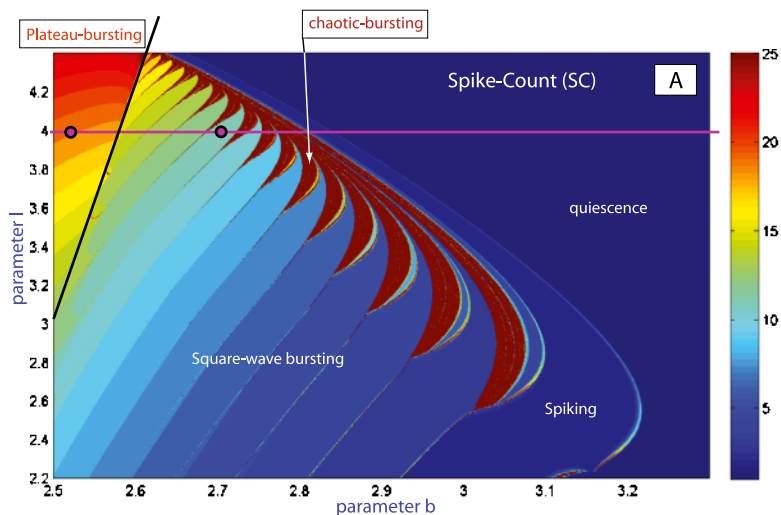


Figura 1.5: Barrido por los parámetros (b , I) en el modelo HR basado en un enfoque spike-counting.

En la esquina inferior derecha tenemos una zona de tonic-spiking seguida de una región de inactividad (quiescence) donde el SC toma valores mínimos. De la zona de actividad spiking pasamos al bursting y observamos dos comportamientos: una escalera de square-wave bursting con diferentes SC separados por curvas bifurcación en cuya parte superior aparecen unas regiones en forma de diente (en rojo en el diagrama) que se corresponden con comportamientos de bursting caótico. Por último, en la esquina superior izquierda tenemos otro comportamiento a destacar, plateau-like bursting.

Capítulo 2

Bifurcaciones

Definición. Una **bifurcación** [1][4] de un sistema dinámico es un cambio cualitativo en sus dinámicas producido por una variación de los parámetros del sistema.

Definición. Consideremos un sistema dinámico autónomo de EDOS

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}^n, \alpha \in \mathbb{R} \quad (2.1)$$

donde la función f es suave con respecto a x y a α .

Tenemos una bifurcación en $\alpha = \alpha_0$ si existe un valor del parámetro α_1 arbitrariamente próximo a α_0 tal que su dinámica es topológicamente no-equivalente a la de α_0 . Por ejemplo, el número o la estabilidad de los equilibrios o de las órbitas periódicas de f puede cambiar por variaciones de α en α_0 .

La teoría de bifurcaciones proporciona una estrategia para investigar las bifurcaciones que ocurren dentro de una familia, mediante una extendida identificación de patrones en bifurcaciones.

Asociada a cada tipo de bifurcación hay *ecuaciones características* que localizan bifurcaciones de cada tipo en una familia $\dot{x} = f(x, \alpha)$ y *formas normales* que dan modelos de sistemas genéricos que ejemplifican el tipo de bifurcación.

Hay que imponer ciertas condiciones de no-degeneración, inecuaciones que forman parte de la especificación de un tipo de bifurcación. La teoría de bifurcaciones analiza las bifurcaciones en la forma normal e investiga las similitudes entre las dinámicas de los sistemas con la bifurcación estudiada. El patrón de referencia que utiliza esta teoría para comparar la “semejanza” de los sistemas es la equivalencia topológica. En algunos casos, se puede probar la estabilidad estructural de una familia de bifurcaciones. De hecho, uno de los principales objetivos de la teoría de bifurcaciones es demostrar la estabilidad estructural de las formas normales; aunque existen tipos de bifurcaciones para los cuales no existe forma normal estructuralmente estable.

Volvamos al sistema (2.1). Sea $x = x_0$ un equilibrio hiperbólico del sistema en $\alpha = \alpha_0$. Si el parámetro varía levemente, el equilibrio se desplaza ligeramente pero sigue siendo hiperbólico. Entonces, podemos ir variando el parámetro y ver qué ocurre con el equilibrio. Hay dos formas en las que la condición de hiperbólico puede perderse. La primera es si un valor propio real se vuelve cero, es decir, $\lambda_1 = 0$; y la segunda, si la parte real de una pareja de valores propios complejos conjugados se vuelve cero, es decir, $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, $\omega_0 > 0$. La primera condición se corresponde con la aparición de la bifurcación *fold* y la segunda con la bifurcación *Hopf*.

Definición. La bifurcación genérica asociada con la aparición de un valor propio $\lambda_1 = 0$ se llama **bifurcación silla-nodo** o *fold*.

La bifurcación que se corresponde con la aparición de dos valores propios complejos conjugados $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, $\omega_0 > 0$ se llama **bifurcación de Hopf** (o Andronov-Hopf).

Notemos que la bifurcación *fold* puede aparecer en sistemas de dimensión $n \geq 1$ pero para que haya una bifurcación de Hopf necesitamos dimensión $n \geq 2$.

2.1. Bifurcación silla-nodo

La bifurcación silla-nodo[11][12] es una colisión y posterior desaparición de dos equilibrios en un sistema dinámico. Esto ocurre cuando un equilibrio tiene un valor propio nulo.

2.1.1. Forma normal

Consideremos el sistema dinámico unidimensional

$$\dot{x} = \alpha + x^2 \equiv f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}, \quad \alpha \in \mathbb{R} \quad (2.2)$$

En $\alpha = 0$ el sistema tiene un equilibrio no-hiperbólico $x_0 = 0$, con $\lambda = f_x(0, 0) = 0$. El comportamiento del sistema para cualquier otro valor de α es también claro, para $\alpha < 0$ hay dos equilibrios en el sistema: $x_{1,2} = \pm\sqrt{-\alpha}$ (el negativo estable y el positivo inestable). Para $\alpha > 0$, el sistema no tiene equilibrios. En la Figura 2.1 podemos ver como los dos equilibrios (estable e inestable) conviven cuando $\alpha < 0$ y “chocan” en $\alpha = 0$ formando un solo equilibrio que después, cuando $\alpha > 0$, desaparece. Esto es una bifurcación silla-nodo.

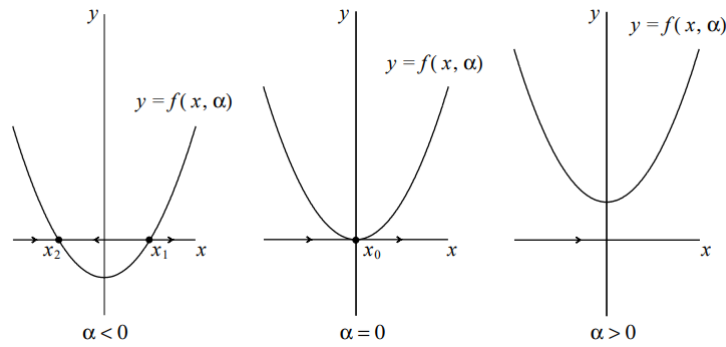


Figura 2.1: Bifurcación fold

Otra forma de representar el comportamiento de los equilibrios en función del parámetro α es un diagrama de bifurcación en el espacio de fase y parámetros (plano- (x, α)). La ecuación $f(x, \alpha) = 0$ define una variedad de equilibrios, la parábola $\alpha = -x^2$ (Figura 2.2).

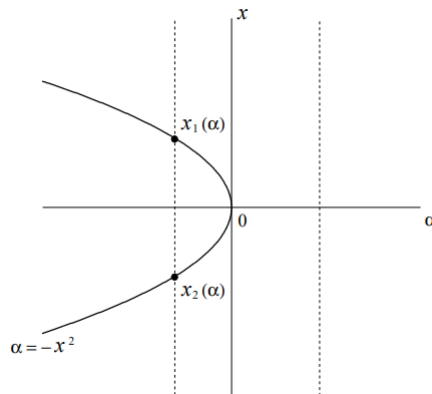


Figura 2.2: Bifurcación silla-nodo en el espacio parámetro-fase

Con esta representación, fijando un valor de α podemos determinar el número de equilibrios en el sistema para tal valor.

Por otro lado, notemos que el sistema $\dot{x} = \alpha - x^2$ tiene las mismas características, con la diferencia de que los equilibrios aparecen para $\alpha > 0$.

Ahora, veamos qué ocurre si añadimos al sistema (2.2) términos de orden superior que dependen del parámetro α . Resulta que estos términos no cambian cualitativamente el comportamiento del sistema cerca del origen $x = 0$ para valores del parámetro próximos a $\alpha = 0$. De hecho, se cumple el siguiente teorema:

Teorema 2.1. *El sistema*

$$\dot{x} = \alpha + x^2 + \mathcal{O}(x^3)$$

es localmente topológicamente equivalente cerca del origen al sistema

$$\dot{x} = \alpha + x^2$$

Demostración. La demostración de este teorema tiene dos etapas y se basa en el hecho de que para sistemas escalares, un homeomorfismo que lleva equilibrios a equilibrios también une sus órbitas.

- **Paso 1: Análisis de equilibrios.** Introducimos la variable escalar y y reescribimos el primer sistema como

$$\dot{y} = F(y, \alpha) = \alpha + y^2 + \psi(y, \alpha) \quad (2.3)$$

donde $\psi = \mathcal{O}(y^3)$ es una función de (y, α) suave cerca de $(0, 0)$.

Consideramos la variedad de equilibrios de (2.3) cerca del origen en el plano (y, α) :

$$M = \{(y, \alpha) : F(y, \alpha) = \alpha + y^2 + \psi(y, \alpha) = 0\}.$$

La curva M pasa por el origen ($F(0, 0) = 0$). Por el Teorema de la Función Implícita¹ (puesto que $F_\alpha(0, 0) = 1$), se puede parametrizar localmente por y :

$$M = \{(y, \alpha) : \alpha = g(y)\},$$

siendo g una función suave definida para $|\alpha|$ suficientemente pequeño. Además, $g(y) = -y^2 + \mathcal{O}(y^3)$. Por tanto, para $\alpha < 0$ suficientemente pequeño, hay dos equilibrios de (2.3) cerca del origen, $y_1(\alpha)$ e $y_2(\alpha)$, que están próximos al equilibrio de (2.2), es decir, $x_1(\alpha) = +\sqrt{-\alpha}$ y $x_2(\alpha) = -\sqrt{-\alpha}$, para el mismo valor del parámetro (como podemos ver en la Figura 2.3).

- **Paso 2: Construcción del homeomorfismo.** Para un $|\alpha|$ pequeño, construimos una aplicación, que depende del parámetro α , $y = h_\alpha(x)$ de la siguiente forma. Para $\alpha \leq 0$, la aplicación identidad

$$h_\alpha(x) = x$$

Y para $\alpha < 0$, tomamos una transformación lineal

$$h_\alpha(x) = a(\alpha) + b(\alpha)x$$

donde los coeficientes a, b quedan unívocamente determinados por las condiciones:

$$h_\alpha(x_j(\alpha)) = y_j(\alpha), \quad j = 1, 2$$

Entonces la aplicación $h_\alpha : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es un homeomorfismo que lleva las correspondientes órbitas de (2.2) cerca del origen a las correspondientes órbitas de (2.3), preservando la direccionalidad temporal. Luego los sistemas son localmente topológicamente equivalentes.

□

¹**Teorema de la función implícita.** Sean Ω abierto en \mathbb{R}^2 , $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ de clase $\mathcal{C}^p(\Omega)$ con $1 \leq p \leq \infty$, $(x_0, y_0) \in \Omega$ tal que $f(x_0, y_0) = 0$, $f_y(x_0, y_0) \neq 0$. Entonces existen $a, b > 0$ tales que $(x_0 - a, x_0 + a) \times (y_0 - b, y_0 + b) \subseteq \Omega$ y de forma que para cada $x \in (x_0 - a, x_0 + a)$ hay una única $y \in (y_0 - b, y_0 + b)$ con $f(x, y) = 0$ y la función $\varphi : (x_0 - a, x_0 + a) \rightarrow (y_0 - b, y_0 + b)$ definida por $x \mapsto \varphi(x) =$ “única y tal que $f(x, y) = 0$ ” cumple:

- (a) $\varphi(x_0) = y_0$;
- (b) $f(x, \varphi(x)) = 0$ para cada $x \in (x_0 - a, x_0 + a)$;
- (c) φ es de clase \mathcal{C}^p

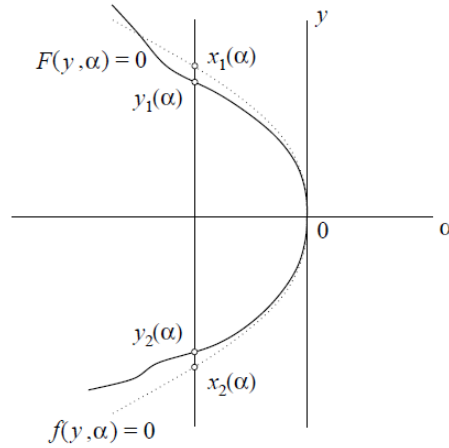


Figura 2.3: Bifurcación silla-nodo para el sistema con perturbación.

2.1.2. Forma general

Vamos a mostrar que el sistema (2.2) (con un posible cambio de signo en el término de x^2) es la forma normal topológica de un sistema unidimensional genérico con una bifurcación tipo fold.

Teorema 2.2. *Sea el sistema unidimensional*

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

con f suave, que tiene en $\alpha = 0$ un equilibrio $x = 0$ y sea $\lambda = f_x(0, 0) = 0$.

Si asumimos que se cumplen las siguientes condiciones:

$$(A.1) \quad f_{xx}(0, 0) \neq 0$$

$$(A.2) \quad f_\alpha(0, 0) \neq 0$$

entonces existe un cambio de coordenadas regular y un cambio de parámetros que transforma el sistema en

$$\dot{\eta} = \beta \pm \eta^2 + \mathcal{O}(\eta^3)$$

Demostración. Consideramos el sistema

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}, \quad \alpha \in \mathbb{R} \tag{2.4}$$

con f una función suave que tiene en $\alpha = 0$ un equilibrio $x = 0$ con $\lambda = f_x(0, 0) = 0$.

Si expandimos $f(x, \alpha)$ como una serie de potencias con respecto a x en $x = 0$ tenemos:

$$f(x, \alpha) = f_0(\alpha) + f_1(\alpha)x + f_2(\alpha)x^2 + \mathcal{O}(x^3).$$

Se satisfacen dos condiciones:

- $f_0(0) = f(0, 0) = 0$ (condición de equilibrio)
- $f_1(0) = f_x(0, 0) = 0$ (condición de bifurcación silla-nodo)

La idea principal es transformar el sistema (2.4), mediante cambios regulares de coordenadas y del parámetro, a la forma del sistema (2.2) hasta el término de segundo grado (incluido). Entonces podremos aplicar el Teorema 2.1 y suprimir los términos de orden superior.

En el desarrollo tendremos que imponer nuevas condiciones de no-degeneración y transversalidad para poder llevar a cabo las transformaciones necesarias. De hecho, estas condiciones especificarán qué sistemas uni-paramétricos con una bifurcación silla-nodo pueden ser considerados *genéricos*.

- *Primer paso: Cambio de coordenadas.* Llevamos a cabo un cambio de coordenadas lineal introduciendo una nueva variable ξ :

$$\xi = x + \delta \quad (2.5)$$

donde $\delta = \delta(\alpha)$ es una función, a priori desconocida, que definiremos más adelante. La transformación inversa es $x = \xi - \delta$.

Sustituyendo (2.5) en (2.4) se sigue que

$$\dot{\xi} = \dot{x} = f_0(\alpha) + f_1(\alpha)(\xi - \delta) + f_2(\alpha)(\xi - \delta)^2 + \mathcal{O}((\xi - \delta)^3)$$

Por lo tanto,

$$\dot{\xi} = [f_0(\alpha) - f_1(\alpha)\delta + f_2(\alpha)\delta^2 + \mathcal{O}(\delta^3)] + [f_1(\alpha) - 2f_2(\alpha)\delta + \mathcal{O}(\delta^2)]\xi + [f_2(\alpha) + \mathcal{O}(\delta)]\xi^2 + \mathcal{O}(\xi^3)$$

Asumimos

$$(A.1) \quad f_2(0) = \frac{1}{2}f_{xx}(0,0) \neq 0$$

Entonces, por el Teorema de la Función Implícita, existe una función suave $\delta(\alpha)$ que anula los términos lineales en la ecuación anterior para un $|\alpha|$ suficientemente pequeño. En efecto, la condición para que este término desaparezca se puede escribir como

$$F(\alpha, \delta) \equiv f_1(\alpha) - 2f_2(\alpha)\delta + \delta^2\psi(\alpha, \delta) = 0$$

con ψ una función suave. Entonces se cumple

$$F(0,0) = 0, \quad \left. \frac{dF}{d\delta} \right|_{(0,0)} = -2f_2(0) \neq 0, \quad \left. \frac{dF}{d\alpha} \right|_{(0,0)} = f_1'(0)$$

lo que implica la existencia y unicidad local de una función $\delta = \delta(\alpha)$ tal que $\delta(0) = 0$ y $F(\alpha, \delta(\alpha)) \equiv 0$. Entonces se sigue que

$$\delta(\alpha) = \frac{f_1'(0)}{2f_2(0)}\alpha + \mathcal{O}(\alpha^2).$$

Por tanto ahora la ecuación para ξ solo contiene términos no-lineales:

$$\dot{\xi} = [f_0'(0)\alpha + \mathcal{O}(\alpha^2)] + [f_2(0) + \mathcal{O}(\alpha)]\xi^2 + \mathcal{O}(\xi^3) \quad (2.6)$$

- *Segundo paso: Introducción de un nuevo parámetro.* Consideramos como nuevo parámetro $\mu = \mu(\alpha)$ el término indendiente de (2.6):

$$\mu(\alpha) = f_0'(0)\alpha + \alpha^2\phi(\alpha),$$

con ϕ una función suave. Entonces tenemos:

$$(a) \quad \mu(0) = 0$$

$$(b) \quad \mu'(0) = f_0'(0) = f_\alpha(0,0)$$

Si asumimos

$$(A.2) \quad f_\alpha(0,0) \neq 0,$$

entonces el Teorema de la Función Implícita implica la existencia y unicidad local de la función inversa $\alpha = \alpha(\mu)$ con $\alpha(0) = 0$. Por lo tanto, la ecuación (2.6) resulta

$$\dot{\xi} = \mu + a(\mu)\xi^2 + \mathcal{O}(\xi^3),$$

donde $a(\mu)$ es una función suave con $a(0) = f_2(0) \neq 0$, por la primera hipótesis (A.1).

- *Paso 3: Escala final.* Sean $\eta = |a(\mu)|\xi$ y $\beta = |a(\mu)|\mu$. Entonces tenemos

$$\dot{\eta} = \beta + s\eta^2 + \mathcal{O}(\eta^3)$$

siendo $s = \text{sign}(a(0)) = \pm 1$.

□

De hecho, utilizando el teorema 2.1, podemos eliminar los términos $\mathcal{O}(\eta^3)$ y así llegamos finalmente al siguiente resultado general.

Teorema 2.3 (Forma normal topológica de la bifurcación silla-nodo). *Cualquier sistema escalar con un parámetro*

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

que tenga en $\alpha = 0$ el equilibrio $x = 0$ con $\lambda = f_x(0, 0) = 0$, es localmente topológicamente equivalente cerca del origen a una de las siguientes formas normales:

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

2.2. Bifurcación de Andronov-Hopf

La bifurcación de Hopf[10][11] es la aparición o desaparición de una órbita periódica debido a un cambio en la estabilidad de un punto de equilibrio, al variar un parámetro del sistema. Esto ocurre cuando un sistema tiene una pareja de valores propios complejos conjugados.

2.2.1. Forma normal

Consideremos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 - x_1(x_1^2 + x_2^2) \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 - x_2(x_1^2 + x_2^2) \end{cases} \quad (2.7)$$

Este sistema tiene como equilibrio $x_1 = x_2 = 0$ para todo α , con matriz Jacobiana

$$A = \begin{pmatrix} \alpha & -1 \\ 1 & \alpha \end{pmatrix}$$

con valores propios $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i$. Introducimos la variable compleja $z = x_1 + ix_2$, $\bar{z} = x_1 - ix_2$, $|z|^2 = z\bar{z} = x_1^2 + x_2^2$. Estas variables verifican la ecuación diferencial

$$\dot{z} = \dot{x}_1 + i\dot{x}_2 = \alpha(x_1 + ix_2) + i(x_1 + ix_2) - (x_1 + ix_2)(x_1^2 + x_2^2),$$

y entonces podemos reescribir el sistema (2.7) en forma compleja como

$$\dot{z} = (\alpha + i)z - z|z|^2. \quad (2.8)$$

Y finalmente si utilizamos la representación en forma polar $z = \rho e^{i\varphi}$, obtenemos

$$\dot{z} = \dot{\rho}e^{i\varphi} + i\rho\dot{\varphi}e^{i\varphi},$$

o bien (por (2.8)),

$$\dot{\rho}e^{i\varphi} + i\rho\dot{\varphi}e^{i\varphi} = \rho e^{i\varphi}(\alpha + i - \rho^2),$$

de donde se sigue la forma polar del sistema (2.7):

$$\begin{cases} \dot{\rho} = \rho(\alpha - \rho^2) \\ \dot{\varphi} = 1 \end{cases} \quad (2.9)$$

Las bifurcaciones del diagrama de fases del sistema cuando α pasa por 0 pueden analizarse fácilmente con la forma polar, ya que las ecuaciones para ρ y φ en (2.9) son de variables separadas. La primera ecuación (que se debe considerar solo para $\rho \geq 0$) tiene un equilibrio en $\rho = 0$ para cualquier valor de α . El equilibrio es linealmente estable si $\alpha < 0$; permanece estable en $\alpha = 0$, aunque no-linealmente y para $\alpha > 0$ el equilibrio se vuelve linealmente inestable. Además, hay otro equilibrio estable $\rho_0(\alpha) = \sqrt{\alpha}$, para $\alpha > 0$.

La segunda ecuación describe una rotación con velocidad constante. Entonces, por superposición de los movimientos definidos por las dos ecuaciones de (2.9), obtenemos el siguiente diagrama de bifurcación para el sistema bidimensional original (2.7) (Figura 2.4).

El sistema siempre tiene un equilibrio en el origen. Este equilibrio es un foco estable para $\alpha < 0$ y un foco inestable para $\alpha > 0$. En el valor crítico $\alpha = 0$ el equilibrio es no-linealmente estable y topológicamente equivalente al foco, a veces se le llama foco débilmente atrayente. Este equilibrio está rodeado, para $\alpha > 0$, por una órbita cerrada aislada (ciclo límite) que es única y estable. El ciclo es una circunferencia de radio $\rho_0(\alpha) = \sqrt{\alpha}$.

Todas las órbitas que comienzan en un punto exterior o interior al ciclo exceptuando el origen, tienden al ciclo cuando $t \rightarrow +\infty$. Esto es una **bifurcación de Andronov-Hopf**.

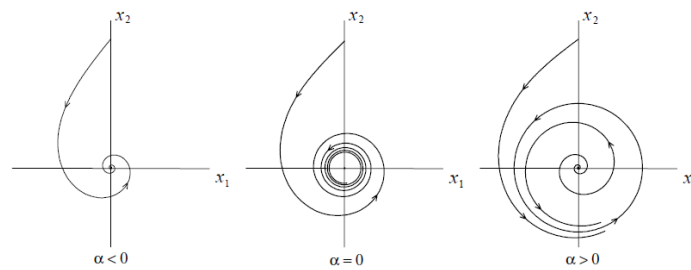


Figura 2.4: Bifurcación de Hopf supercrítica.

Si tuviésemos un sistema con los términos no lineales de signo opuesto,

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 + x_1(x_1^2 + x_2^2) \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 + x_2(x_1^2 + x_2^2) \end{cases} \quad (2.10)$$

que se puede expresar en forma compleja como: $\dot{z} = (\alpha + i)z + z|z|^2$, y se puede analizar de la misma forma que el anterior (Figura 2.5). El sistema presenta la bifurcación de Andronov-Hopf para $\alpha = 0$. Y al revés que en el sistema (2.7), hay un ciclo límite inestable en (2.10), que desaparece cuando α cruza el cero desde valores negativos hacia valores positivos. El equilibrio en el origen tiene la misma estabilidad para $\alpha \neq 0$ que en el sistema (2.7): es estable para $\alpha < 0$ e inestable para $\alpha > 0$. Su estabilidad en el valor crítico es la opuesta a la de (2.7), es no-linealmente inestable en $\alpha = 0$.

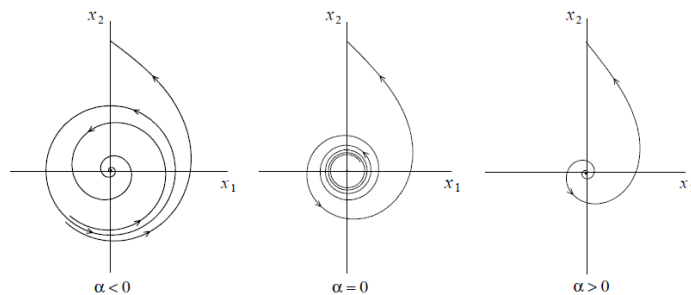


Figura 2.5: Bifurcación de Hopf subcrítica

Por tanto, hemos visto que hay dos tipos de bifurcaciones de Andronov-Hopf. La bifurcación del sistema (2.7) se conoce como **supercrítica** ya que el ciclo existe para valores del parámetro α positivos

(“después” de la bifurcación). Y la bifurcación del sistema (2.10) se conoce como **subcrítica** puesto que el ciclo se presenta “antes” de la bifurcación. Es claro que esta terminología puede ser confusa ya que “antes” y “después” son relativos según la dirección elegida para variar el parámetro.

Ahora, añadimos términos de orden superior al sistema (2.7) y lo escribimos en forma vectorial

$$\begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha & -1 \\ 1 & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} - (x_1^2 + x_2^2) \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} + \mathcal{O}(\|x\|^4), \quad (2.11)$$

donde $x = (x_1, x_2)^T$, $\|x\|^2 = x_1^2 + x_2^2$ y los términos $\mathcal{O}(\|x\|^4)$ pueden depender suavemente de α .

Teorema 2.4. *El sistema (2.11) es localmente topológicamente equivalente al sistema (2.7) cerca del origen.*

Para demostrar este teorema, vamos a demostrar el siguiente enunciado, que es el teorema 2.4 reescrito en forma compleja:

Teorema 2.5. *El sistema*

$$\dot{z} = (\alpha + i)z - z|z|^2 + \mathcal{O}(|z|^4) \quad (2.12)$$

es topológicamente equivalente, cerca del origen, al sistema

$$\dot{z} = (\alpha + i)z - z|z|^2 \quad (2.13)$$

Demostración. ■ **Primer paso: Existencia y unicidad del ciclo.** Escribimos el sistema (2.12) en forma polar (los cálculos son análogos a lo anterior),

$$\begin{cases} \dot{\rho} = \rho(\alpha - \rho^2) + \Phi(\rho, \varphi) \\ \dot{\varphi} = 1 + \Psi(\rho, \varphi) \end{cases} \quad (2.14)$$

donde $\Phi = \mathcal{O}(|\rho|^4)$, $\Psi = \mathcal{O}(|\rho|^3)$ (la dependencia en α de estas funciones no se indica para simplificar la notación).

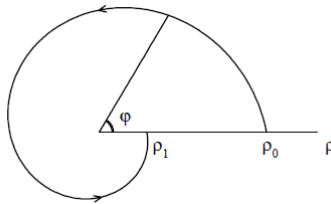


Figura 2.6: Aplicación de Poincaré para la bifurcación de Hopf

Una órbita de (2.14) que empieza en $(\rho, \varphi) = (\rho_0, 0)$ se representa como en la Figura 2.6. $\rho = \rho(\varphi; \rho_0)$, $\rho_0 = \rho(0; \rho_0)$ con ρ verificando la ecuación

$$\frac{d\rho}{d\varphi} = \frac{\rho(\alpha - \rho^2) + \Phi}{1 + \Psi} = \rho(\alpha - \rho^2) + R(\rho, \varphi) \quad (2.15)$$

donde $R = \mathcal{O}(|\rho|^4)$. Notemos que la transición de (2.14) a (2.15) equivale a la introducción de una nueva parametrización del tiempo en la cual $\dot{\varphi} = 1$, lo que implica que el tiempo de retorno al semieje $\varphi = 0$ es el mismo para todas las órbitas que empiezan en este eje con $\rho_0 > 0$. Como $\rho(\varphi; 0) \equiv 0$, podemos escribir la expansión en serie de Taylor de $\rho(\varphi; \rho_0)$,

$$\rho = u_1(\varphi)\rho_0 + u_2(\varphi)\rho_0^2 + u_3(\varphi)\rho_0^3 + \mathcal{O}(|\rho_0|^4). \quad (2.16)$$

Sustituyendo (2.16) en (2.15) y resolviendo el sistema lineal de ecuaciones diferenciales en las correspondientes potencias de ρ_0 con condiciones iniciales $u_1(0) = 1$, $u_2(0) = u_3(0) = 0$, obtenemos

$$u_1(\varphi) = e^{\alpha\varphi}, \quad u_2(\varphi) \equiv 0, \quad u_3(\varphi) = e^{\alpha\varphi} \frac{1 - e^{2\alpha\varphi}}{2\alpha}$$

Notemos que estas expresiones no dependen del término $R(\rho, \varphi)$. Luego la aplicación de retorno $\rho_0 \mapsto \rho_1 = \rho(2\pi, \rho_0)$ tiene la forma

$$\rho_1 = e^{2\pi\alpha} \rho_0 - e^{2\pi\alpha} [2\pi + \mathcal{O}(\alpha)] \rho_0^3 + \mathcal{O}(\rho_0^4) \quad (2.17)$$

para todo $R = \mathcal{O}(\rho^4)$. La aplicación (2.17) puede analizarse fácilmente para ρ_0 y $|\alpha|$ suficientemente pequeños. Existe un entorno del origen en el cual la aplicación solo tiene un punto fijo trivial para $\alpha < 0$ pequeño y otro punto fijo, $\rho_0^{(0)} = \sqrt{\alpha} + \dots$, para $\alpha > 0$ (Figura 2.7). La estabilidad de los puntos fijos se puede obtener a partir de (2.17). Teniendo en cuenta que un punto fijo positivo de la aplicación corresponde a un ciclo límite del sistema, podemos concluir que el sistema (2.14) (o (2.12)) con cualesquiera términos $\mathcal{O}(|z|^4)$ tiene un único ciclo límite (estable) que se bifurca del origen y existe para $\alpha > 0$ como en el sistema (2.13).

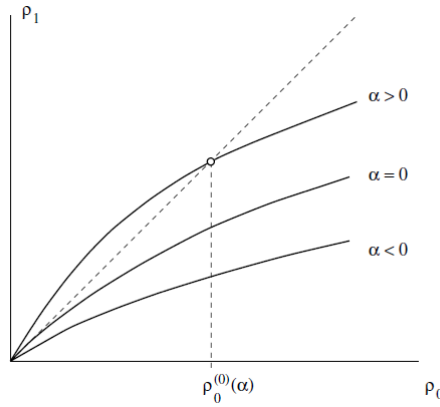


Figura 2.7: Puntos fijos de la aplicación retorno.

Por tanto, en otras palabras, los términos de orden superior no afectan a la bifurcación ciclo límite en un entorno de $z = 0$ para $|\alpha|$ suficientemente pequeño.

- *Segundo paso: Construcción del homeomorfismo.* La existencia y unicidad establecidas del ciclo límite es suficiente para todas las aplicaciones. Sin embargo, hay que hacer un trabajo extra para probar la equivalencia topológica del diagrama de fase.

Fijamos α pequeño pero positivo. Ambos sistemas (2.12) y (2.13) tienen un ciclo límite en un entorno del origen. Aplicamos una escala lineal de coordenadas en el sistema (2.12) tal que el punto de intersección del ciclo y del semieje horizontal ocurre en $x_1 = \sqrt{\alpha}$.

Definimos la aplicación $z \mapsto \tilde{z}$ de la siguiente forma. Tomamos un punto $z = x_1 + ix_2$ y encontramos los valores (ρ_0, τ_0) , siendo τ_0 el mínimo tiempo requerido por una órbita del sistema (2.13) para aproximarse al punto x empezando en el semieje horizontal con $\rho = \rho_0$. Ahora, tomamos el punto de este eje con $\rho = \rho_0$ y construimos una órbita del sistema (2.12) en el intervalo de tiempo $[0, \tau_0]$ empezando en dicho punto. Denotamos al punto resultante $\tilde{z} = \tilde{x}_1 + i\tilde{x}_2$ (Figura 2.8). Sea $\tilde{z} = 0$ para $z = 0$.

La aplicación construida es un homeomorfismo que, para $\alpha > 0$, lleva órbitas del sistema (2.13) en un entorno del origen a órbitas del sistema (2.12), preservando la dirección del tiempo.

El caso $\alpha < 0$ se puede considerar de la misma forma sin reescalar las coordenadas.

□

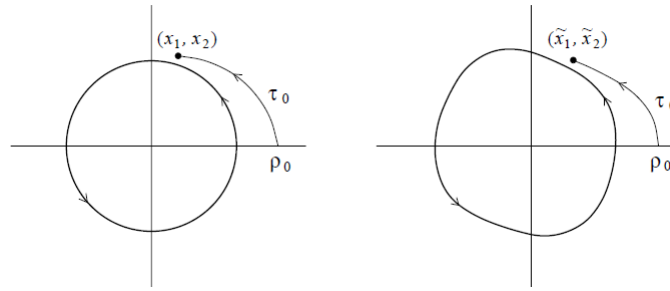


Figura 2.8: Construcción del homeomorfismo cerca de la bifurcación de Hopf.

2.2.2. Forma general

De una forma similar a lo visto en la bifurcación silla-nodo, vamos a enunciar dos teoremas que muestran que el sistema (2.7) es la forma normal topológica de un sistema genérico de dimensión 2 con una bifurcación de tipo Hopf, salvo un cambio de signo en los términos no lineales que depende del primer coeficiente de Lyapunov del sistema, del cual hablaremos más adelante, y que a su vez determina si la bifurcación es subcrítica o supercrítica.

Teorema 2.6. *Consideramos el sistema bidimensional*

$$\frac{dx}{dt} = f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}^2, \quad \alpha \in \mathbb{R} \quad (2.18)$$

con f suave y tal que para todo $|\alpha|$ suficientemente pequeño, tiene un equilibrio $x = 0$ con valores propios $\lambda_{1,2}(\alpha) = \mu(\alpha) \pm i\omega(\alpha)$, donde $\mu(0) = 0$ y $\omega(0) = \omega_0 > 0$.

Si se cumplen las siguientes condiciones:

(B.1) $l_1(0) \neq 0$, donde $l_1(0)$ es el primer coeficiente de Lyapunov.

(B.2) $\mu'(0) \neq 0$

Entonces existe un cambio invertible de coordenadas y parámetros y una reparametrización temporal que transforma el sistema (2.18) en

$$\frac{d}{d\tau} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \beta & -1 \\ 1 & \beta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} + \sigma(y_1^2 + y_2^2) \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} + \mathcal{O}(\|y\|^4)$$

siendo $\sigma = \text{sign}(l_1(0)) = \pm 1$

Aplicando el Teorema 2.4, podemos eliminar los términos $\mathcal{O}(\|y\|^4)$ y llegamos al siguiente resultado general.

Teorema 2.7 (Forma normal topológica de la bifurcación de Hopf). *Dado un sistema genérico bidimensional y que depende de un parámetro*

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

tal que presenta en $\alpha = 0$ un equilibrio $x = 0$ con valores propios $\lambda_{1,2} = \pm i\omega_0$, $\omega_0 > 0$. Entonces es localmente topológicamente equivalente, cerca del origen, a una de las siguientes formas normales:

$$\begin{pmatrix} \dot{y}_1 \\ \dot{y}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \beta & -1 \\ 1 & \beta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} \pm (y_1^2 + y_2^2) \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}$$

(en función del signo de $l_1(0)$).

Estos teoremas tienen demostraciones análogas a las realizadas para los teoremas de la forma general de la bifurcación silla-nodo, pero bastante más largas. Por lo tanto, como la idea principal de las demostraciones es la misma, hemos considerado omitirlas en este trabajo.

2.2.3. Primer coeficiente de Lyapunov

Como hemos visto, si la bifurcación de Hopf es subcrítica o supercrítica queda determinado por σ , que es el signo del primer coeficiente de Lyapunov $l_1(0)$ del sistema dinámico cerca del equilibrio. Este coeficiente puede calcularse en $\alpha = 0$ de la siguiente forma.

Escribimos el desarrollo de Taylor de $f(x, 0)$ en $x = 0$ como

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

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

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

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

donde $j = 1, 2, \dots, n$. Sea $q \in \mathbb{C}^n$ el vector propio de A_0 correspondiente al valor propio $i\omega_0$: $A_0 q = i\omega_0 q$. Introducimos también el vector propio adjunto $p \in \mathbb{C}^n$: $A_0^T p = -i\omega_0 p$, $\langle p, q \rangle = 1$. Considerando $\langle p, q \rangle = p^{-T} q$ el producto escalar en \mathbb{C}^n .

Entonces

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

donde I_n es la matriz identidad $n \times n$. Notemos que el valor (pero no el signo) de $l_1(0)$ depende de la escala del vector propio q . Normalizarlo, $\langle q, q \rangle = 1$, es una opción para descartar esta ambigüedad. Existen software estándar de bifurcaciones, como *matcont*, que calculan automáticamente $l_1(0)$.

Para un sistema plano \mathbb{C}^∞ de EDOs con

$$x = \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}, \quad f(x, 0) = \begin{pmatrix} 0 & -\omega_0 \\ \omega_0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} P(u, v) \\ Q(u, v) \end{pmatrix}$$

tomando $q = p = \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{pmatrix} 1 \\ -i \end{pmatrix}$ se sigue que

$$l_1(0) = \frac{1}{8\omega_0} (P_{uuu} + P_{uvv} + Q_{uuv} + Q_{vvv}) + \frac{1}{8\omega_0^2} [P_{uv}(P_{uu} + P_{vv}) - Q_{uv}(Q_{uu} + Q_{vv}) - P_{uu}Q_{uu} + P_{vv}Q_{vv}],$$

donde los subíndices indican las derivadas parciales evaluadas en $x = 0$.

2.3. Bifurcaciones globales

Hay bifurcaciones que no se pueden detectar tan solo estudiando un pequeño entorno de un equilibrio o de un ciclo, estas bifurcaciones se llaman globales[11].

2.3.1. Bifurcación homoclínica

Vamos a analizar la bifurcación global que se corresponde con la aparición de una órbita homoclínica que conecta equilibrios hiperbólicos en sistemas dinámicos continuos. Consideramos el sistema dinámico dado por

$$\dot{x} = f(x), \quad x = (x_1, x_2, \dots, x_n)^T \in \mathbb{R}^n \quad (2.19)$$

con f suave. Sean x_0, x_1 y x_2 equilibrios del sistema.

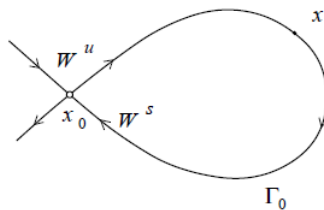
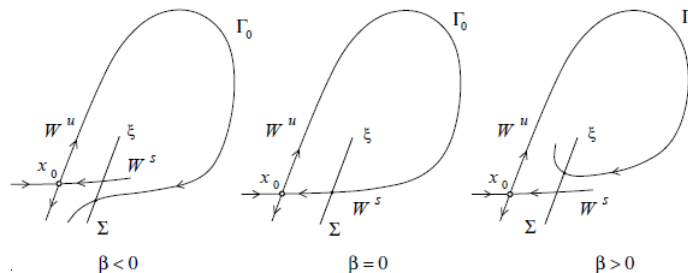


Figura 2.9: Órbita homoclínica de un punto silla.

Un órbita Γ_0 con origen en un punto $x \in \mathbb{R}^n$ se llama **homoclínica** del equilibrio x_0 del sistema (2.19) si $\varphi^t x \rightarrow x_0$ cuando $t \rightarrow \pm\infty$. Es claro que una órbita homoclínica Γ_0 de un equilibrio x_0 pertenece a la intersección de sus variedades estable e inestable: $\Gamma_0 \subset W^u(x_0) \cap W^s(x_0)$.

Vamos a caracterizar con mayor detalle el comportamiento de las variedades estable e inestable cerca de bifurcaciones homoclínicas en un sistema de dimensión 2.

Consideremos un sistema plano que tiene una órbita homoclínica en un punto silla x_0 , como podemos ver en la parte central de la Figura 2.10.

Figura 2.10: Función split en el caso plano $n = 2$

Introducimos una sección Σ transversal a la variedad estable $W^s(x_0)$ cerca del punto silla, como vemos en la Figura 2.10. Tomamos la coordenada ξ de Σ tal que el punto de intersección con la variedad estable sea $\xi = 0$. Esta construcción puede llevarse a cabo para cualquier sistema suficientemente próximo. Sin embargo, para tales sistemas la variedad inestable $W^u(x_0)$ genéricamente no vuelve al punto silla. La Figura 2.10 muestra dos posibilidades: la variedad se divide o bien hacia arriba o bien hacia abajo. Denotamos por ξ^u el valor de ξ en el que se produce la intersección de W^u con Σ . A este escalar ξ^u se le llama **función split**.

De hecho, la función split es un funcional definido en los sistemas original y perturbado. Se convierte en una función suave de parámetros para un sistema que dependa de parámetros. La ecuación

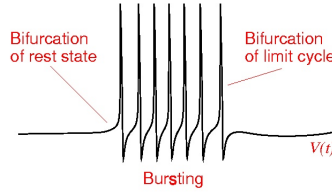
$$\xi^u = 0$$

es una condición de bifurcación para una bifurcación homoclínica en \mathbb{R}^2 . Por tanto, la bifurcación homoclínica en este caso tiene codimensión uno.

Capítulo 3

Bursting

Se denomina **bursting**[7] al estado dinámico en el cual una neurona dispara grupos o *burst* de picos en el potencial de acción. Cada grupo de estallidos viene seguido de un periodo de inactividad.



Diferentes mecanismos iónicos de bursting pueden traducirse en diferentes mecanismos matemáticos que a su vez determinan las propiedades neuro-computacionales de los bursters, es decir, cómo responden a la corriente. Por lo tanto, se está dedicando mucho esfuerzo a estudiar y clasificar las dinámicas del bursting. La mayoría de los modelos matemáticos de bursters se pueden escribir como un sistema fast-slow:

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) & \text{(fast spiking)} \\ \dot{y} = \mu g(x, y) & \text{(slow spiking)} \end{cases} \quad (3.1)$$

donde el vector x describe el estado del subsistema rápido, responsable de los picos de actividad, el vector y describe el estado del subsistema lento que modula los picos, f y g son funciones tipo Hodgkin-Huxley y $\mu \ll 1$ es la relación entre las escalas de tiempo.

Un método estándar de análisis de los bursters fast-slow, así como de cualquier sistema singularmente perturbado, es fijar $\mu = 0$ y considerar los subsistemas rápido y lento por separado. Esto se conoce como “disección del bursting neuronal”, ya que nos permite estudiar el sistema rápido $\dot{x} = f(x, y)$ y tratar y como un vector que va cambiando lentamente los parámetros de bifurcación. Normalmente el subsistema rápido tiene un ciclo límite atractor (potencial de acción) para ciertos valores de y , y un equilibrio atractor (potencial de reposo) para otros valores de y . Cuando la variable lenta oscila entre los dos valores, el subsistema rápido, y por tanto todo el sistema, produce un burst.

3.1. Teorema de Fenichel

Vamos estudiar el primer teorema de Fenichel[15][2] para variedades compactas con frontera.

Dado un sistemas de ecuaciones diferenciales tipo fast-slow

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, \varepsilon) \\ \dot{y} = \varepsilon g(x, y, \varepsilon) \end{cases} \quad \text{con } x \in \mathbb{R}^n, y \in \mathbb{R}^l \text{ y } \varepsilon \in \mathbb{R}. \quad (3.2)$$

Asumimos las siguientes hipótesis sobre el sistema:

(H.1) Suponemos que las funciones f y g son de clase \mathcal{C}^∞ en un conjunto $U \times I$ donde $U \subset \mathbb{R}^N$ es un abierto, siendo $N = n + l$, e I es un intervalo abierto que contiene a $\varepsilon = 0$.

Estamos asumiendo la condición \mathcal{C}^∞ en los términos no lineales, lo cual es innecesario pero simplifica notablemente el problema.

Sea $\varepsilon = 0$. El conjunto de puntos críticos $f(x, y, 0) = 0$ para el sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, 0) \\ \dot{y} = 0 \end{cases} \quad (3.3)$$

se calcula resolviendo n ecuaciones en \mathbb{R}^N , siendo $N = n + l$ y se espera que sea, al menos localmente, una variedad de dimensión l . Lo natural sería esperar que tuviese una parametrización por la variable y . Entonces deberíamos asumir que tenemos una variedad l -dimensional, posiblemente con frontera, sea \mathcal{M}_0 , contenida en $\{f(x, y, 0) = 0\}$. El primer teorema de Fenichel afirma la existencia de una variedad que es una perturbación de \mathcal{M}_0 . Se conectará con el flujo del sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, \varepsilon) \\ \dot{y} = \varepsilon g(x, y, \varepsilon) \end{cases} \quad (3.4)$$

cuando $\varepsilon = 0$.

Usaremos la notación $x \cdot t$ para denotar la aplicación del flujo tras un tiempo t a una condición inicial x , y diremos que un conjunto M es **localmente invariante** bajo el flujo de (3.4) si tiene un entorno V tal que ninguna trayectoria puede abandonar M sin abandonar también V . Es decir, un conjunto M es localmente invariante si para todo $x \in M$, $x \cdot [0, t] \subset V$ implica $x \cdot [0, t] \subset M$.

Introducimos una nueva hipótesis sobre (3.2), además de la hipótesis (H.1) antes mencionada, antes de enunciar el primer teorema de Fenichel.

(H.2) El conjunto \mathcal{M}_0 es una variedad compacta, posiblemente con frontera, y es normalmente hiperbólica con respecto a (3.3).

Nos referiremos al conjunto \mathcal{M}_0 como *variedad crítica*.

Y ahora estamos en posición de enunciar el primer teorema probado por Fenichel, bajo las hipótesis (H.1) y (H.2).

Teorema 3.1 (Primer teorema de Fenichel). *Si $\varepsilon > 0$ suficientemente pequeño, existe una variedad \mathcal{M}_ε que se encuentra dentro de $\mathcal{O}(\varepsilon)$ de \mathcal{M}_0 y es difeomorfo a \mathcal{M}_0 . Más aún, es localmente invariante bajo el flujo de (3.2) y es de clase \mathcal{C}^r , incluido en ε , para todo $r < \infty$.*

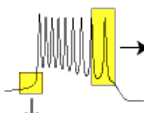
Llamaremos a la variedad \mathcal{M}_ε *variedad lenta*. Notemos que la única asociación con el flujo es a través del enunciado que indica que la variedad perturbada \mathcal{M}_ε es localmente invariante. Parece una declaración débil, pero en realidad no lo es, ya que implica que podemos restringir el flujo a esta variedad que es de dimensión menor, con el fin de encontrar estructuras interesantes. El hecho de que la variedad sea localmente invariante en lugar de invariante se debe a la posible presencia de frontera y la posibilidad por lo tanto de que haya trayectorias que puedan caer fuera de \mathcal{M}_ε , escapando a través de la frontera.

3.2. Clasificación topológica

A primera vista, todos los bursters pueden parecer lo mismo: grupos de picos en el potencial separados por largos periodos de inactividad. Si nos fijamos más detenidamente podemos ver que los bursters son cuantitativamente diferentes, pero ¿son diferentes cualitativamente?

Los bursters se distinguen cualitativamente de acuerdo con su tipo topológico[7]. Hay dos importantes bifurcaciones del subsistema rápido que determinan el tipo topológico:

- **resting to spiking**: Bifurcación de un equilibrio estable (resting) que aparece en la transición a un ciclo límite atractor (spiking).
- **spiking to resting**: Bifurcación de un ciclo límite atractor (spiking) que aparece en la transición a un equilibrio (resting).



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/ fold cycle
	saddle-node on invariant circle	circle/ circle	circle/ homoclinic	circle/ fold cycle
	supercritical Andronov- Hopf	Hopf/ circle	Hopf/ homoclinic	Hopf/ fold cycle
	subcritical Andronov- Hopf	subHopf/ circle	subHopf/ homoclinic	subHopf/ fold cycle

Figura 3.1: Clasificación topológica de un burster fast-slow con subsistema rápido (spiking) bidimensional.

Solo hay cuatro bifurcaciones posibles de codimensión 1 de equilibrios, representadas en la primera columna del gráfico de la Figura 3.1. Si el subsistema rápido es de dimensión 2 entonces hay cuatro bifurcaciones posibles de codimensión 1 de un ciclo límite atractor, representadas en la primera fila del gráfico. Es decir, hay dieciséis combinaciones diferentes que dan como resultado dieciséis tipos topológicos diferentes de fast-slow bursters con subsistema rápido de dimensión 2. Se nombran en función del tipo de bifurcación que involucran.

En este trabajo nos interesa analizar dos de ellas, la fold-homoclínica y la fold-Hopf.

3.2.1. Fold-homoclínica

El tipo de bursting que más frecuentemente aparece en las simulaciones es el tipo fold-homoclínica[8], también conocido como square-wave bursting debido a que el perfil del burst se asemeja a un cuadrado, como podemos ver en la parte inferior de la Figura 3.2.

En esta bifurcación, se abandona la rama de la fase inactiva (resting) mediante una bifurcación tipo silla-nodo (fold), de la que ya hemos hecho un amplio análisis en el capítulo anterior. Mediante esta bifurcación el sistema “salta” a la fase activa (spiking) y da lugar a una serie de ciclos límite que aparecen mientras la variable rápida avanza hacia la derecha por esta rama. Cuando el ciclo límite choca con la variedad de equilibrios, se produce una bifurcación homoclínica en el ciclo que provoca que el sistema pase de nuevo al estado de reposo, esta bifurcación, no casualmente, también la hemos estudiado en profundidad anteriormente.

3.2.2. Fold-Hopf

El bursting tipo Fold-Hopf[8] también se conoce como bursting Plateau-like y, a diferencia del anterior, su perfil en la fase activa tiene forma triangular, como podemos ver en la parte inferior de la Figura 3.3.

En esta bifurcación el sistema también abandona la fase de reposo (resting) por medio de una bifurcación silla-nodo (fold) y pasa a la dinámica activa (spiking). Según el subsistema rápido avanza por la fase spiking, los ciclos límite van teniendo una amplitud cada vez menor, de modo que el tubo de ciclos límite tiene forma de paraboloides, como podemos ver en la Figura 3.3, hasta abandonar la fase spiking mediante una bifurcación de Andronov-Hopf supercrítica, que ya hemos analizado anteriormente.

"Fold/Homoclinic" Bursting

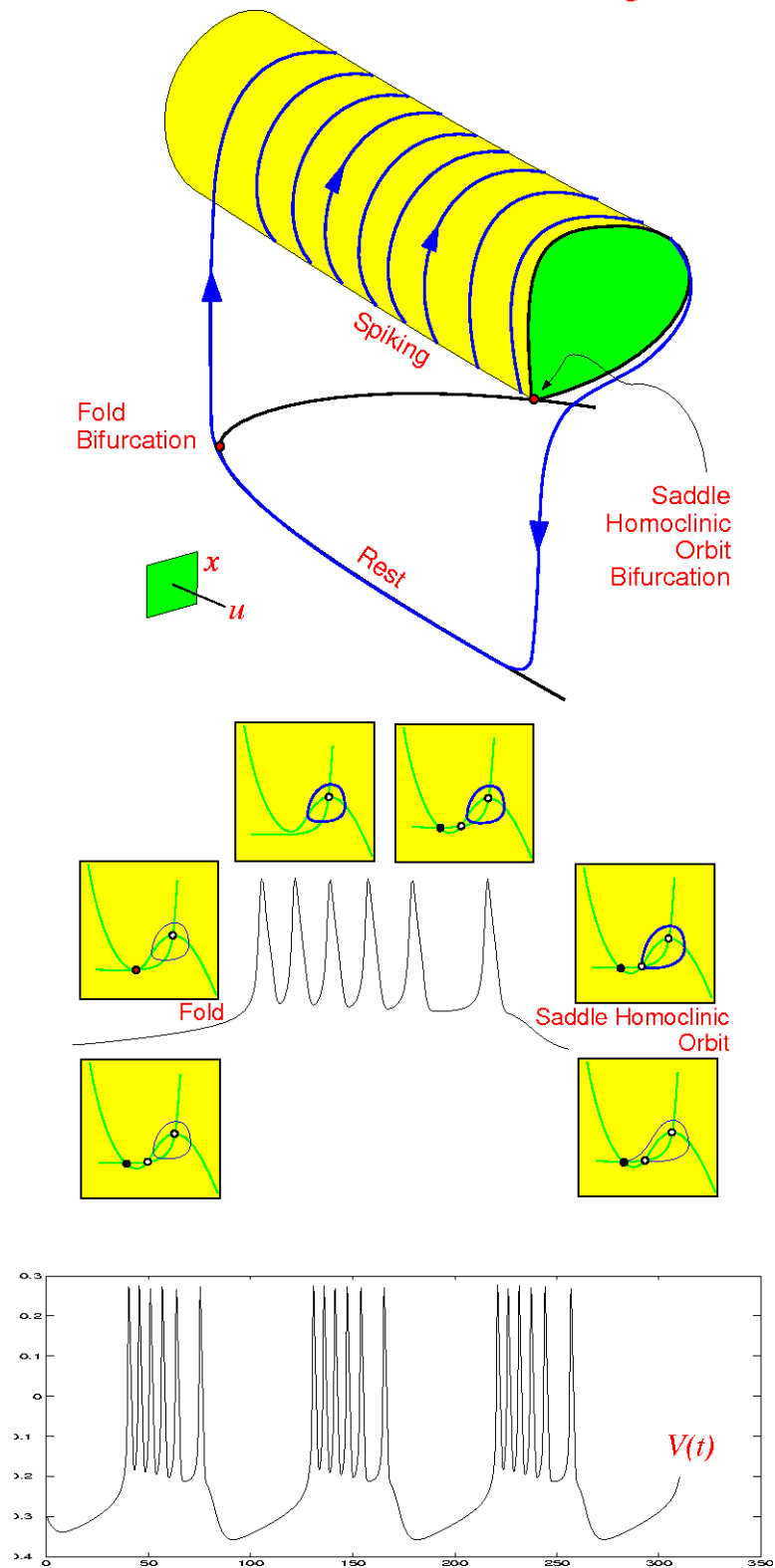


Figura 3.2: Fold-homoclinic bursting.

"Fold/Hopf" Bursting

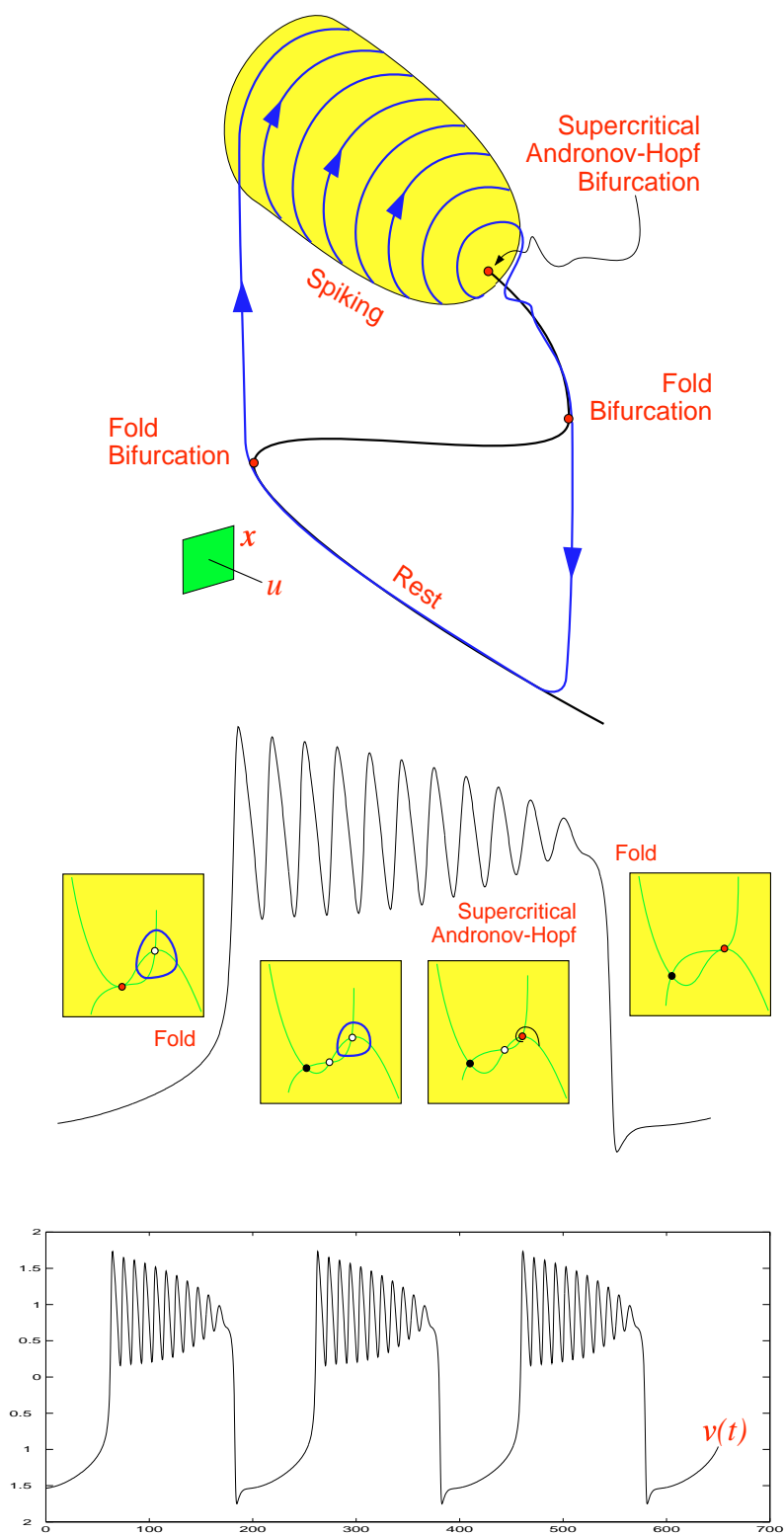


Figura 3.3: Fold-Hopf bursting.

En los gráficos de la parte izquierda de la Figura 3.4, tenemos dos imágenes que representan un caso real. En negro observamos una órbita real y podemos ver que efectivamente se cumple el teorema de Fenichel; en ambos casos (fold-Hopf (en la parte superior) y fold-homoclínica (en la parte inferior)), aunque la dinámica lenta se aleja un poco de la variedad de equilibrios, al producirse la bifurcación y saltar a la fase activa podemos apreciar lo que hemos explicado anteriormente para ambas bifurcaciones, pues la región tubular gris de esta figura totalmente similar a la región amarilla de las Figuras 3.3 y 3.2. Por otro lado, en los gráficos de la parte de la derecha de la Figura 3.4 aparece representada en azul y rojo la variedad de equilibrios, donde se marcan las bifurcaciones silla-nodo (SN) y Andronov-Hopf (AH). Y la curva de color verde simboliza los valores máximos y mínimos del sistema rápido.

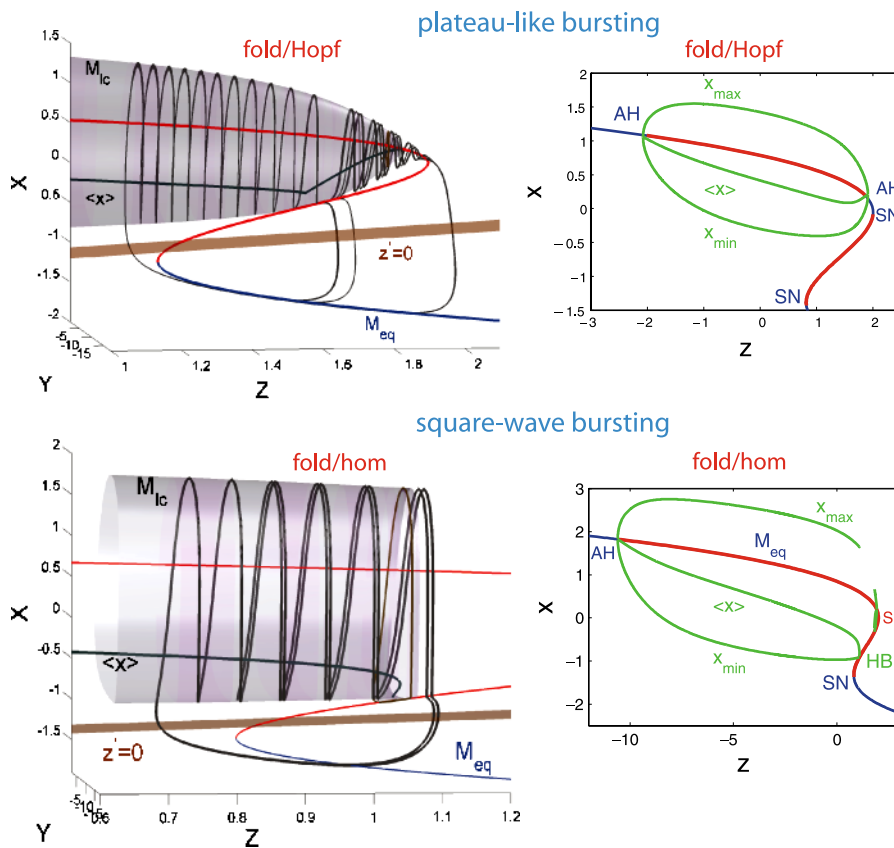


Figura 3.4: [1] En la parte superior podemos ver un bursting tipo Fold-Hopf o plateau like, que empieza después de que la variedad M_{lc} se vuelva tangente a la rama central de M_{eq} y termina a través de una bifurcación inversa Andronov-Hopf supercrítica en la rama despolarizada superior de M_{eq} .

En la parte inferior tenemos un bursting tipo square-wave, también llamada Fold-homoclínica, cuya característica principal según el modelo HR es la terminación de la variedad spiking M_{lc} en una bifurcación homoclínica en el espacio de fase del subsistema rápido.

En ambos casos, Fold representa una bifurcación tipo silla-nodo en el punto de inflexión (SN) en la rama inferior hiperpolarizada M_{eq} .

Bibliografía

- [1] R. BARRIO Y A. SHILNIKOV, *Parameter-sweeping techniques for temporal dynamics of neuronal systems: case study of Hindmarsh-Rose model*, Journal of Mathematical Neuroscience, (2011) 1:6.
- [2] N. FENICHEL, *Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations*, Journal of Differential Equations 31 (1979), no. 1, 53 - 98.
- [3] D. GARCÍA SELFA, *Estudio numérico del modelo de neurona de Hindmarsh-Rose bajo estimulación magnética*, Trabajo de Fin de Máster en Física de Sistemas Complejos, Facultad de Ciencias UNED (2017), http://e-spacio.uned.es/fez/eserv/bibliuned:master-Ciencias-FSC-Dgarcia/Garcia_Selfa_David_TFM.pdf.
- [4] J. GUCKENHEIMER, *Bifurcation*, Scholarpedia, <http://www.scholarpedia.org/article/Bifurcation>.
- [5] A. L. HODGKIN Y A. F. HUXLEY, *A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve*, Journal of Physiology (1952) 117, 500-544.
- [6] R. HUERTA GARCÍA, *Un método para predecir el número de potenciales de acción producidos por el modelo clásico de Hodgkin Huxley cuando la corriente aplicada es constante*, Tesis de Licenciatura en Ciencias Matemáticas, Universidad Nacional Autónoma de México (2004), <http://www.red-mat.unam.mx/foro/volumenes/vol024/TesisRicardalast-f.pdf>.
- [7] E. M. IZHIKEVICH, *Bursting*, Scholarpedia, <http://www.scholarpedia.org/article/Bursting>.
- [8] E. M. IZHIKEVICH, *Neural excitability, spiking and bursting*, International Journal of Bifurcation and Chaos, Vol. 10, No. 6 (2000) 1171-1266.
- [9] KHAN ACADEMY, *El potencial de membrana*, <https://es.khanacademy.org/science/biology/human-biology/neuron-nervous-system/a/the-membrane-potential>.
- [10] Y. A. KUZNETSOV, *Andronov Hopf Bifurcation*, Scholarpedia, http://www.scholarpedia.org/article/Andronov-Hopf_bifurcation.
- [11] Y. A. KUZNETSOV, *Elements of applied bifurcation theory*, Volume 112 of Applied Mathematical Sciences, Springer, Second edition, 1998.
- [12] Y. A. KUZNETSOV, *Saddle-node bifurcation*, Scholarpedia, http://www.scholarpedia.org/article/Saddle-node_bifurcation.
- [13] KOLOMIETS Y A. SHILNIKOV, *Methods of the qualitative theory for the Hindmarsh-Rose model: A case study. A tutorial*, International Journal of Bifurcation and Chaos, Vol. 18, No. 8 (2008) 2141-2168
- [14] P. W. LAMBERTI Y V. RODRÍGUEZ, *Desarrollo del modelo matemático de Hodgkin y Huxley en neurociencias*, Electroneurobiología (2007); 15 (4), pp. 31-60

- [15] J. W. RILEY, *Fenichel's theorems with applications in dynamical systems*, (2012), Electronic Theses and Dissertations, University of Louisville. Paper 1208.
- [16] WIKIPEDIA, *Neurona*, https://es.wikipedia.org/wiki/Neurona#Funci%C3%B3n_de_las_neuronas.