



FACULTAD DE MATEMÁTICAS

DEPARTAMENTO DE ECUACIONES DIFERENCIALES Y ANÁLISIS
NUMÉRICO

Trabajo Fin de Grado

Ecuaciones de fase para osciladores no lineales con ciclo límite estable.

Alejandra Sánchez Cañas

Dirigido por:

Soledad Fernández García

Índice general

Resumen	I
Abstract	III
Introducción	v
1. Modelos Matemáticos Básicos en Neurociencia	1
1.1. Conceptos Previos	1
1.2. Modelo matemático para una Neurona: Integrate-and-Fire	2
1.2.1. Modelo de Neurona Integrate-and-Fire (IF)	3
1.2.2. Modelo de Neurona Leaky IF (LIF)	4
2. Herramientas básicas	5
2.1. Funciones lipschitzianas	5
2.2. Existencia y unicidad de solución	6
2.3. Órbitas	8
2.4. Estabilidad	9
3. Bifurcaciones	15
3.1. Bifurcación Silla Nodo sobre una Órbita Periódica (SNIPER)	16
3.2. Bifurcaciones de Hopf Supercrítica y Subcrítica	17
3.3. Bifurcación Homoclina	20
4. Curvas de respuesta de fase (PRC)	23
4.1. Isócronas	23
4.1.1. Definición	23
4.1.2. Ejemplos	24
4.1.3. Aplicaciones	26
4.2. Curvas de Respuesta de Fase (PRC)	26
4.2.1. Definición y metodología	26
4.3. Ecuaciones de fase	28
4.3.1. Reducciones de fase	28
4.3.2. Cálculo de la PRC.	29
4.4. PRCs para modelos específicos	30
4.4.1. Curvas de respuesta de fase en un entorno de bifurcaciones de codimensión uno con impulsos periódicos	30
4.4.2. Modelos neuronales de dimensión uno	42
4.4.3. Precisión de las PRCs analíticas	45

Resumen

La comprensión del funcionamiento del sistema nervioso es uno de los grandes retos de la comunidad científica actual. En este trabajo, trataremos problemas clásicos en neurociencia desde el punto de vista de la matemática aplicada. En particular, utilizaremos las ecuaciones de fase para osciladores no lineales con ciclo límite estable para el análisis de modelos de tipo Integrate-and-Fire. Así, estudiaremos cómo los intervalos de reacción de las poblaciones de osciladores neuronales responden a los estímulos sensoriales, y conectaremos esto con los mecanismos de computación y modulación neuronal. Las simulaciones numéricas que aparecen en el trabajo, se han realizado con el programa MATLAB, y las gráficas cualitativas, con el programa de representación vectorial InkScape.

Abstract

Understanding how the nervous system works, is one of the greatest challenges of nowadays scientific community. In this work, we will address classical problems in neuroscience from the point of view of applied mathematics. In particular, we will use the phase equations for non-linear oscillators with a stable limit cycle for the analysis of Integrate-and-Fire models. Thus, we will study how the reaction intervals of neural oscillator populations respond to sensory stimuli and we will connect this to the mechanisms of neural computation and modulation. The numerical simulations in this work have been carried out using MATLAB program, and the qualitative graphs, with the vector representation program InkScape.

Introducción

La biomatemática (o matemática biológica) es una rama de la ciencia encargada de modelar los procesos biológicos mediante técnicas propias de las matemáticas.

La neurociencia es el estudio del sistema nervioso, el cual está compuesto por el cerebro, la médula espinal y las redes de células nerviosas sensitivas o motoras, llamadas neuronas, en todo el cuerpo. El objetivo de la neurociencia es comprender cómo funciona el sistema nervioso para producir y regular emociones, pensamientos, conductas y funciones corporales básicas, incluidas la respiración y mantener el latido del corazón. La comprensión del funcionamiento del sistema nervioso es uno de los grandes retos de la comunidad científica actual. En este trabajo, trataremos la neurociencia desde el punto de vista de la matemática aplicada. En particular, utilizaremos las ecuaciones de fase para osciladores no lineales con ciclo límite estable para el análisis de modelos de tipo Integrate-and-Fire. Así, estudiaremos cómo los intervalos de reacción de las poblaciones de osciladores neuronales responden a los estímulos sensoriales, y conectaremos esto con los mecanismos de computación y modulación neuronal. Para la mayoría de los modelos neuronales, observamos que la respuesta a un estímulo fijo es inversamente proporcional a la frecuencia de impulsos antes del estímulo. Las simulaciones numéricas que aparecen en el trabajo, se han realizado con el programa MATLAB, y las gráficas cualitativas, con el programa de representación vectorial InkScape.

Este trabajo se organiza como explicamos a continuación.

Para comenzar el trabajo, debemos introducir algunos conceptos básicos sobre neurociencia, como el concepto de neurona, su constitución y el proceso de la sinapsis neuronal. También presentaremos la conducta de un modelo general básico de una única neurona, el modelo de Integrate-and-Fire. Esto lo haremos en el Capítulo 1.

A continuación, en el Capítulo 2, enunciaremos los resultados teóricos necesarios para llevar a cabo el estudio de las bifurcaciones y las curvas de respuesta de fase. Comenzaremos recordando el concepto y los resultados más destacados sobre ecuaciones diferenciales, como son las funciones lipschitzianas, que serán necesarias para el estudio de existencia y unicidad del Problema de Cauchy, el cual se desarrollará en la segunda sección de este capítulo. Además, veremos algunos resultados sobre órbitas y su estabilidad, como, por ejemplo la aplicación de Poincaré.

Después, en el Capítulo 3, vamos a presentar algunas de las distintas bifurcaciones de codimensión 1 más relevantes que aparecen en modelos neuronales. Para ello, comenzaremos introduciendo el concepto de bifurcación y, posteriormente, estudiaremos la dinámica algunos sistemas dependientes de parámetros. Nos centraremos en las bifurcaciones Silla-Nodo, de Hopf supercrítica y subcrítica, y homoclina.

Finalmente, en el Capítulo 4, nos centramos en el estudio de las Curvas de Respuesta de Fase (PRC, por sus siglas en inglés). Para su elaboración, se ha seguido principalmente la referencia [2]. Comenzaremos introduciendo el concepto de curvas isócronas, acompañado de un ejemplo. Este concepto será de interés para la comprensión del tema principal en este capítulo y del trabajo. Además, describiremos el método directo para el cálculo de la PRC, que pondremos en práctica para calcular las PRCs para modelos específicos. Nos centraremos en las aproximaciones analíticas a las PRCs para sistemas bidimensionales con ciclos límite que surgen en las cuatro bifurcaciones de codimensión uno estudiadas en el Capítulo 3. A continuación, proporcionaremos las PRCs para los modelos unidimensionales de Integrate-and-Fire, introducidos en el Capítulo 1.

Terminaremos presentando algunas conclusiones sobre el trabajo elaborado.

Capítulo 1

Modelos Matemáticos Básicos en Neurociencia

En este capítulo se presentan modelos matemáticos básicos del campo de la neurociencia, que analizaremos en los siguientes capítulos estudiando las ecuaciones de fase de los mismos. Previamente, veremos algunos conceptos imprescindibles para la comprensión de los modelos.

Para la elaboración de este capítulo, se han seguido principalmente las referencias [2] y [12].

1.1. Conceptos Previos

Para entender correctamente los modelos matemático que vamos a analizar, es importante introducir algunos conceptos básicos. Comenzamos introduciendo el concepto de neurona.

Se conoce como neurona (del griego *neûron*, “nervio”) a un tipo altamente especializado de célula, que compone el sistema nervioso, encargado de controlar las funciones voluntarias e involuntarias del organismo.

Las neuronas son capaces de transmitir impulsos nerviosos a otras células del cuerpo, como las musculares, y generar el movimiento; de percibir y comunicar estímulos externos y convertirlos en una reacción, como ante el frío, el calor, el peligro, etc.; o de mantener un mensaje que se propaga en una red neuronal, permitiendo así el almacenamiento de información en la memoria.

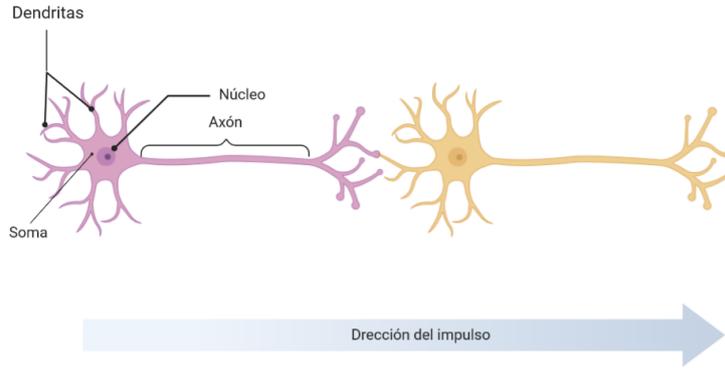


Figura 1.1: Sinapsis neuronal. (Figura creada con BioRender).

Las neuronas se constituyen de cuatro partes: núcleo, soma, axón y dendritas, como podemos ver en la Figura 1.1. La sinapsis neuronal es el proceso mediante el cual una neurona recibe, a través de contactos entre sus dendritas, señales eléctricas transmitidas por otras neuronas. La neurona que libera las señales se llama célula presináptica, la célula que tiene los receptores, se llama célula postsináptica y el espacio entre ambas es el espacio sináptico (o espacio intersináptico). La célula postsináptica habrá sufrido un cambio de potencial de membrana con respecto al de la célula presináptica. A este cambio se le denomina Potencial Postsináptico (PSP, por sus siglas en inglés). Pequeñas señales producen pequeños PSP y grandes señales producen importantes PSP, que pueden amplificarse por los canales sensibles al voltaje de la membrana neuronal y producir lo que se conoce como *spike*, un cambio abrupto y transitorio del voltaje de la membrana que se propaga a otras neuronas a través del axón; cuando esto ocurre decimos que la neurona se dispara. Los *spike* son los principales medios de comunicación entre neuronas. Se ha considerado que existe un cierto valor de voltaje, umbral, que al ser alcanzado en la membrana neuronal produce un spike y, a continuación, restablece su estado de inactividad, es decir, el potencial de membrana vuelve a su origen.

1.2. Modelo matemático para una Neurona: Integrate-and-Fire

Nuestro punto de partida es un modelo general basado en la conducta de una sola neurona:

$$\begin{cases} C\dot{V} = I^g(V, n) + I^b + I(V, t), \\ \dot{n} = N(V, n); \quad (V, n)^T \in \mathbb{R}^N, \end{cases} \quad (1.1)$$

donde, V es la diferencia de voltaje a través de la membrana y n es un vector de dimensión $N-1$, con $N \in \mathbb{N}$. Además, la función $I^g(V, n)$ es la corriente de membrana asociada al vector n , y C la capacidad de la membrana. Además, la constante I^b establece la frecuencia del oscilador y corresponderá, a continuación, a un parámetro de bifurcación. La función $I(V, t)$ representa las corrientes sinápticas procedentes de otras áreas cerebrales debido a la presentación de estímulos; a continuación,

consideraremos $I(V, t) = I(t)$. Escribiremos estas ecuaciones en la forma general,

$$\begin{cases} \dot{x} = F(x) + G(x, t); \\ x = (V, n)^T \in \mathbb{R}^N, \end{cases} \quad (1.2)$$

donde $F(x)$ es el campo vectorial de base y $G(x, t)$ representa el efecto del estímulo externo. Tomamos $G(x, t) = I(I(t), 0)^T$.

A continuación, introducimos uno de los modelos matemáticos más conocido en neurociencia, el llamado Integrate-and-Fire. Presentaremos dos versiones del mismo, que será posteriormente analizado en el trabajo.

Neurona Integrate-and-Fire

El modelo neuronal Integrate-and-Fire (integra y dispara) es uno de los más utilizados para analizar el comportamiento de los sistemas neuronales. El mismo describe el potencial de membrana de una neurona en función de las estímulos sinápticos y la corriente que recibe. En dicho modelo, se genera un potencial de acción (spike) cuando el potencial de membrana alcanza cierto umbral, pero los cambios reales asociados al voltaje a través de la membrana y las conductancias que conducen al potencial de acción no forman parte del modelo.

El modelo Integrate-and-Fire se ha establecido como un modelo canónico para la descripción de las neuronas con “spikes” porque es capaz de ser analizado matemáticamente y al mismo tiempo es lo suficientemente complejo para capturar muchas de las características esenciales del procesamiento neuronal.

Los modelos *integrate-and-fire* generalizados son de la forma

$$\dot{V} = F(V) + G(V, t),$$

donde $V(t)$ está limitado entre un voltaje de inicialización V_r y un umbral V_{th} .

En la última parte de nuestro trabajo, nos centraremos en calcular las PRCs para dos de los modelos más sencillos de tipo Integrate-and-Fire, los cuales presentamos a continuación.

1.2.1. Modelo de Neurona Integrate-and-Fire (IF)

En primer lugar, consideremos el caso más simple de modelo Integrate-and-Fire:

$$\begin{cases} C\dot{V} = I_b + I(t), \\ V_r = 0, \\ V_{th} = 1, \end{cases}$$

donde I_b es la corriente base, C es la capacidad de la membrana. En este modelo $G(V, t) = I(t)$.

1.2.2. Modelo de Neurona Leaky IF (LIF)

Ahora, consideramos el modelo LIF:

$$\begin{cases} C\dot{V} = I_b + g_L(V_L - V) + I(t), \\ V_r = 0, \\ V_{th} = 1 < V_L + V \frac{I_b}{g_L}, \end{cases}$$

donde I_b es la corriente base, $g_L > 0$ y V_L son la conductancia de fuga y el potencial de reacción y C es la capacidad de la membrana. Notemos que en este modelo $G(V, t) = I(t)$.

Tras haber presentado en este capítulo el modelo Integrate-and-Fire, pasamos a introducir en el siguiente capítulo algunas herramientas básicas de ecuaciones diferenciales.

Capítulo 2

Herramientas básicas

En este capítulo recordaremos algunos resultados básicos de ecuaciones diferenciales, que nos serán de utilidad para la correcta comprensión de los capítulos posteriores. Para el desarrollo de este capítulo, se han seguido principalmente las referencias [3], [4], [5] y [8], donde se pueden encontrar las demostraciones de los resultados que no han sido aquí incluidas.

El capítulo se ha dividido en cuatro secciones. En la primera, recordaremos el concepto y los resultados más relevantes sobre las funciones lipschitzianas, las cuales serán necesarias para el estudio de existencia y unicidad del Problema de Cauchy:

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(t, x(t)), & (t, x(t)) \in \Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}, \\ x(t_0) = x_0, \end{cases} \quad (2.1)$$

donde $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$, $x_0 \in \mathbb{R}^n$ y el punto denota la derivada con respecto de la variable t .

2.1. Funciones lipschitzianas

Consideremos $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$ un conjunto no vacío, cuyos puntos se designarán (t, x) con $t \in \mathbb{R}$ y $x \in \mathbb{R}^n$.

Definición 2.1. *Se dice que $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función globalmente lipschitziana respecto de la variable x en Ω , si existe una constante $L > 0$, dependiente de f , tal que:*

$$|f(t, x_1) - f(t, x_2)| \leq L|x_1 - x_2|, \quad \forall (t, x_1), (t, x_2) \in \Omega.$$

A L se le denomina constante de Lipschitz respecto de la variable x para f en Ω .

Se denota $Lip(x, \Omega)$ al conjunto de todas las funciones $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ que son globalmente lipschitzianas respecto a la variable x en Ω . $Lip(x, \Omega)$ con las operaciones usuales de suma de funciones y producto de un número real por una función, es un

espacio vectorial sobre \mathbb{R} . En particular, todas las funciones constantes pertenecen a $Lip(x, \Omega)$.

Definición 2.2. *Supongamos que Ω es abierto. Se dice que $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ es una función localmente lipschitziana respecto de la variable x en Ω , si para cada punto $(t_0, x_0) \in \Omega$ existe una bola abierta de centro dicho punto, contenida en Ω , y tal que la restricción de f a dicha bola es globalmente lipschitziana respecto de la variable x . Es decir, f es localmente lipschitziana respecto de la variable x en Ω , si para cada punto $(t_0, x_0) \in \Omega$ existen $\epsilon(t_0, x_0)$, y una constante $L(t_0, x_0) > 0$, tales que:*

$$B((t_0, x_0), \epsilon(t_0, x_0)) \subset \Omega,$$

y para todo $(t, x_1), (t, x_2) \in B((t_0, x_0), \epsilon(t_0, x_0))$,

$$|f(t, x_1) - f(t, x_2)| \leq L(t_0, x_0)|x_1 - x_2|.$$

Si Ω es abierto, se denota $Lip_{loc}(x, \Omega)$ al conjunto de todas las funciones $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ que son localmente lipschitzianas respecto de la variable x en Ω . Se comprueba de manera inmediata que $Lip_{loc}(x, \Omega)$, con las operaciones usuales de suma de funciones y producto de un número real por una función, es un espacio vectorial sobre \mathbb{R} , y $Lip(x, \Omega) \subset Lip_{loc}(x, \Omega)$ de forma estricta.

En general, no es sencillo comprobar si una función es o no Lipschitziana. Por ello, es útil la siguiente observación:

Observación 2.1. *Si $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ es tal que existen todas las derivadas parciales de todas las componentes de f respecto de x_j , $j = 1, \dots, n$ y son continuas en Ω , entonces $f \in Lip_{loc}(x, \Omega)$.*

Todos los problemas que consideramos a lo largo de este trabajo, en los problemas de Cauchy asociados hay existencia y unicidad local de solución porque las funciones son C^∞ , luego se cumple la Observación 2.1 y el Teorema de Picard, el cual enunciaremos en la siguiente sección.

2.2. Existencia y unicidad de solución

Sea $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$. Consideremos el Problema de Cauchy, (2.1). El estudio de la existencia y unicidad de solución local, resulta del Teorema de Picard:

Teorema 2.1 (de Picard). *Sean $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$ un conjunto abierto no vacío, y $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ tal que:*

$$f \in C(\Omega; \mathbb{R}^n) \cap Lip_{loc}(x, \Omega).$$

Con estas condiciones, para cada $(x_0, t_0) \in \Omega$, existe un $\delta > 0$, tal que si denotamos

$$I_\delta = [t_0 - \delta, t_0 + \delta],$$

existe una y solo una solución del (PC) en I_δ .

Bajo las mismas condiciones, se tienen resultados de existencia y unidad de solución maximal.

Definición 2.3. Sean $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$ un conjunto abierto no vacío y $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ tal que:

$$f \in C(\Omega; \mathbb{R}^n) \cap Lip_{loc}(x, \Omega).$$

Para cada $(t_0, x_0) \in \Omega$ denotemos por $(I(t_0, x_0), \varphi(\cdot; t_0, x_0))$ a la solución maximal del (PC). Se define el conjunto

$$\Theta = \{(t, t_0, x_0) \in \mathbb{R}^{n+2}; (t_0, x_0) \in \Omega, t \in I(t_0, x_0)\}$$

y la función

$$\varphi : (t, t_0, x_0) \in \Theta \mapsto \varphi(t, t_0, x_0) \in \mathbb{R}^n.$$

A la función φ así definida se la denomina solución (maximal) del (PC) expresada en función de los datos iniciales.

Para establecer el resultado de existencia y unicidad de solución global, se hace uso del siguiente resultado:

Teorema 2.2 (Lema de Gronwall). *Se tienen los siguientes resultados: Supongamos dados $-\infty < x_0 < x_1 < +\infty$, dos funciones $u, k \in C([x_0, x_1])$, y una constante $h \in \mathbb{R}$, tales que $k(x) \geq 0$, y*

1.

$$u(x) \leq h + \int_{x_0}^x k(s)u(s)ds, \quad \forall x \in [x_0, x_1].$$

En este caso, se satisface

$$u(x) \leq he^{\int_{x_0}^x k(s)ds}, \quad \forall x \in [x_0, x_1].$$

2.

$$u(x) \leq h + \int_x^{x_0} k(s)u(s)ds, \quad \forall x \in [x_1, x_0].$$

En este caso, se satisface

$$u(x) \leq he^{\int_x^{x_0} k(s)ds}, \quad \forall x \in [x_1, x_0].$$

Con una aplicación sencilla del Lema de Gronwall, obtenemos el siguiente resultado de unicidad global para el Problema de Cauchy.

Teorema 2.3 (de unicidad Global). *Sean $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$ un conjunto abierto no vacío y $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ tal que:*

$$f \in C(\Omega; \mathbb{R}^n) \cap Lip_{loc}(x, \Omega),$$

y consideremos fijado un punto $(t_0, x_0) \in \Omega$. En estas condiciones, (I_1, φ_1) e (I_2, φ_2) son dos soluciones del problema de Cauchy, entonces,

$$\varphi_1(t) = \varphi_2(t), \quad \forall t \in I_1 \cap I_2.$$

Finalmente, presentamos el resultado principal de existencia y unicidad de solución global:

Teorema 2.4 (de existencia y unicidad de solución global). *Sean $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$ un conjunto abierto no vacío y $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ tal que:*

$$f \in C(\Omega; \mathbb{R}^n) \cap Lip_{loc}(x, \Omega).$$

En estas condiciones, para cada $(t_0, x_0) \in \Omega$ dado, existe una única solución maximal o global del problema de Cauchy (PC) que denotamos $(I(t_0, x_0), \varphi(\cdot; t_0, x_0))$. Además, el intervalo $I(t_0, x_0)$ de definición de solución global es abierto.

Para introducir la teoría de las Curvas de Respueta de fase (PRCs, por sus siglas en inglés), objeto principal de este trabajo, nos basta con estudiar sistemas autónomos, es decir, la función f no depende explícitamente del tiempo, por lo que nos restringiremos a ese caso. Además, necesitamos conocer el concepto de órbita, que presentamos a continuación.

2.3. Órbitas

Sean $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+1}$ un conjunto abierto no vacío y $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ tal que:

$$f \in C^0(\Omega; \mathbb{R}^n) \cap Lip_{loc}(x, \Omega).$$

Consideremos el sistema autónomo:

$$\dot{x} = f(x) = \begin{pmatrix} f_1(x) \\ f_2(x) \\ \vdots \\ f_n(x) \end{pmatrix}. \quad (2.2)$$

Analizaremos las propiedades cualitativas de las soluciones del sistema autónomo (2.2). Comenzaremos definiendo el concepto de órbita que pasa por un punto $x_0 \in \Omega$:

Definición 2.4. *Sea $x_0 \in \Omega$ y denotemos $I(x_0) = I(0, x_0)$. Se llama órbita del sistema autónomo (2.2) asociada (o, que pasa por) x_0 al conjunto $\gamma(x_0)$ dado por:*

$$\gamma(x_0) = \{\varphi(t; 0, x_0) : t \in I(x_0)\} \subset \Omega.$$

De la definición se deduce que $x_0 \in \gamma(x_0)$, y que, en general, $\gamma(x_0)$ es una curva en \mathbb{R}^n .

Las órbitas más sencillas son los puntos de equilibrio, que definimos a continuación, y que se corresponden con las soluciones constantes.

Definición 2.5. *Sea $x_0 \in \Omega$. Se dice que x_0 es un punto crítico o punto de equilibrio para el sistema (2.2) si se tiene $f(x_0) = 0$.*

Los puntos de equilibrio se pueden calcular como la intersección de las curvas de tangencia horizontal y vertical, también llamadas nulclinas o isoclinas cero.

Definición 2.6. El conjunto $\Gamma = \{x \in \Omega : f_i(x) = 0\}$ se denomina *nulclina* de la variable x_i .

Observación 2.1. Un punto es crítico si y sólo si pertenece a la intersección de todas las nulclinas.

Tras los puntos críticos, el siguiente tipo de órbita más interesante es la órbita periódica, que definimos a continuación.

Definición 2.7. Sea $x_0 \in \Omega$, se dice que la órbita $\gamma(x_0)$ del sistema (2.2) es *cíclica*, *periódica* o *cerrada* si $I(x_0) = \mathbb{R}$ y existe $T > 0$ tal que

$$\varphi(t + T; 0, x_0) = \varphi(t; 0, x_0), \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

En este caso se dice que T es un periodo de la órbita. Además, si una órbita periódica se reduce a un punto, se llamará *degenerada*.

A las órbitas periódicas aisladas las denominamos *ciclos límite*.

En un sistema dinámico puede haber dos o más puntos de equilibrio y, por tanto, también es posible que haya órbitas conectando dichos equilibrios.

Definición 2.8. A las órbitas que conectan puntos de equilibrio se les llama *separatrices*, y pueden darse dos casos:

1. Si una órbita conecta dos puntos de equilibrio diferentes, es denominada *órbita heteroclina*.
2. Si una órbita conecta un punto de equilibrio consigo mismo, se la denomina *órbita homoclina*.

Los equilibrios y las órbitas periódicas son elementos organizadores de la dinámica del sistema. Así, una vez identificados, es importante conocer su estabilidad. Intuitivamente, el concepto de estabilidad nos dice si el resto de órbitas del sistema permanecen cerca o se alejan de ellos, a medida que evoluciona el tiempo. En la siguiente sección, nos centraremos en introducir el concepto de estabilidad.

2.4. Estabilidad

Definición 2.9. Un punto de equilibrio del sistema (2.2) se dice *estable* si para todo $\epsilon > 0$, existe $\delta > 0$ tal que, para cualquier x con $\|x - x_0\| < \delta$, la solución $\varphi(t, x)$ del sistema (2.2) que pasa por x en $t = 0$ satisface la desigualdad $\|\varphi(t, x) - x_0\| < \epsilon$, para todo $t \geq 0$. El punto de equilibrio x se dirá *inestable* si no es estable.

Definición 2.10. Un punto de equilibrio x_0 se dice que es *asintóticamente estable* si es estable y, además, existe $r > 0$ tal que $\|\varphi(t, x) - x_0\| \rightarrow 0$, cuando $t \rightarrow +\infty$, para todo x satisfaciendo $\|x - x_0\| < r$.

A continuación, nos centramos en la estabilidad de los puntos de equilibrio en el caso más sencillo, los sistemas lineales. Consideremos el sistema lineal

$$\dot{x} = Ax, \quad (2.3)$$

donde

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & a_{n2} & \cdots & a_{nn} \end{pmatrix},$$

con $a_{ij} \in \mathbb{R}$.

Teorema 2.5. *Si todos los autovalores de la matriz de coeficientes A en el sistema lineal (2.3) tienen parte real negativa, entonces el punto de equilibrio $x_0 = 0$ es asintóticamente estable. Más aún, existen constantes positivas K y α tales que*

$$\|e^{At}x_0\| \leq Ke^{-\alpha t}\|x_0\|, \quad \forall t \geq 0, x_0 \in \mathbb{R}^n.$$

Si algún autovalor de la matriz A tiene parte real positiva, entonces el punto de equilibrio $x_0 = 0$ es inestable.

Es evidente en las definiciones anteriores que el tipo de estabilidad de un punto de equilibrio es una propiedad local. Por consiguiente, es de esperar que bajo ciertas condiciones el tipo de estabilidad de x_0 se pueda aproximar por el campo vectorial f y sus derivadas, el cual es un campo vectorial lineal. Para ello, supongamos $f = (f_1, f_2, \dots, f_n)^T \in C^1(\Omega)$ y sea la matriz

$$Df(x) = \begin{pmatrix} \frac{df_1}{dx_1}(x) & \frac{df_1}{dx_2}(x) & \cdots & \frac{df_1}{dx_n}(x) \\ \frac{df_2}{dx_1}(x) & \frac{df_2}{dx_2}(x) & \cdots & \frac{df_2}{dx_n}(x) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{df_n}{dx_1}(x) & \frac{df_n}{dx_2}(x) & \cdots & \frac{df_n}{dx_n}(x) \end{pmatrix},$$

la matriz Jacobiana de f en el punto x .

Definición 2.11. *Si x_0 es un punto de equilibrio del sistema (2.2) y $f \in C^1$, entonces la ecuación diferencial lineal*

$$\dot{x} = Df(x_0)x,$$

se denomina ecuación lineal variacional o linealización del campo vectorial f en el punto de equilibrio x_0 .

Ahora enunciamos un resultado fundamental sobre la estabilidad asintótica de un punto de equilibrio a partir de la linealización del campo vectorial.

Teorema 2.6. *Sea $f \in C^1(\Omega)$. Si todos los autovalores de la matriz Jacobiana $Df(x_0)$ tienen parte real negativa, entonces el punto de equilibrio x_0 de la ecuación diferencial (2.2) es asintóticamente estable.*

Teorema 2.7. *Sea $f \in C^1(\Omega)$. Si algún autovalor de la matriz Jacobiana $Df(x_0)$ tienen parte real positiva, entonces el punto de equilibrio x_0 de la ecuación diferencial (2.2) es inestable.*

En la siguiente definición, señalamos ciertos equilibrios sobre los que podemos esperar capturar la dinámica local de los sistemas no lineales a partir de la linealización.

Definición 2.12. *Un punto de equilibrio x_0 del sistema (2.2) se dice hiperbólico si todos los autovalores de la matriz Jacobiana $Df(x_0)$ tienen parte real no nula.*

El siguiente resultado es un resultado central en el estudio de los sistemas dinámicos, que nos permite conocer el comportamiento del sistema en un entorno de los puntos de equilibrio a partir de su linealización, siempre que el equilibrio sea hiperbólico.

Teorema 2.8 (Grobman-Hartman). *Si x_0 es un punto de equilibrio hiperbólico de $\dot{x} = f(x)$, entonces existe un entorno de x_0 en el cual f es topológicamente equivalente al campo vectorial $\dot{x} = Df(x_0)x$.*

Para el estudio de las curvas de respuesta de fase, vamos a considerar sistemas de dos variables. Por ello, nos restringimos, a continuación, al estudio de sistemas planos lineales.

Consideremos el sistema lineal (2.3), en el que $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$. En concreto, consideremos los sistemas de la forma:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = a_{11}x_1 + a_{12}x_2, \\ \dot{x}_2 = a_{21}x_1 + a_{22}x_2, \end{cases} \quad (2.4)$$

o equivalentemente, $\dot{x} = Ax$, donde

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$$

con $a_{ij} \in \mathbb{R}$, $1 \leq i, j \leq 2$.

Antes de enunciar un resultado a partir del cual podemos clasificar topológicamente los puntos de equilibrio del sistema (2.4), recordemos algunos conceptos básicos de álgebra:

Definición 2.13. *Un número (real o complejo) λ se denomina autovalor de la matriz A si existe un vector no nulo (real o complejo) v tal que $Av = \lambda v$. El vector v se denomina autovector de A asociado al autovalor λ .*

En esta definición es necesario que el sistema lineal $(A - \lambda I) = \mathcal{O}$ sea homogéneo con solución no nula. Esto es equivalente, por el teorema de Rouché Frobenius, a que

$$\det(A - \lambda I) = 0.$$

Desarrollando esta expresión, nos queda el polinomio cuadrático en λ ,

$$\lambda^2 - \tau\lambda + \Delta = 0. \quad (2.5)$$

Por tanto, los autovalores de A son las raíces de este polinomio, que se denomina polinomio característico de A .

Los autovalores son:

$$\lambda_1 = \frac{\tau + \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}, \quad \lambda_2 = \frac{\tau - \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}.$$

La naturaleza y la estabilidad de los puntos de equilibrio de un sistema autónomo lineal se pueden describir a partir de la traza (τ) y el determinante (Δ), de la matriz A :

Lema 2.1. *Dados Δ y τ , determinante y traza, respectivamente, de la matriz A del sistema (2.4), tenemos que:*

- Si $\Delta < 0$, los autovalores son reales y tienen signos opuestos; los puntos de equilibrio se denominan puntos de silla, y son inestables.
- Si $\Delta > 0$ y:
 - Si $\tau^2 - 4\Delta > 0$, los autovalores son reales y tienen el mismo signo; en este caso los puntos de equilibrio se denominan nodos y son:
 - Estables si $\tau < 0$.
 - Inestables si $\tau > 0$.
 - Si $\tau^2 - 4\Delta < 0$, los autovalores son complejos conjugados; en este caso los puntos de equilibrio se denominan focos o espirales y son:
 - Estables si $\tau < 0$.
 - Inestables si $\tau > 0$.
 - Centros si $\tau = 0$.
 - Si $\tau^2 - 4\Delta < 0$ y los autovalores son:
 - Iguales y negativos, el punto de equilibrio es un nodo impropio asintóticamente estable.
 - Iguales y positivos, el punto de equilibrio es un nodo impropio inestable.
- Si $\Delta = 0$, al menos un autovalor es cero. Entonces el punto de equilibrio no es un punto de equilibrio aislado. Hay una recta de puntos fijos, o un plano de puntos fijos, si $A = 0$.

Para terminar esta sección, realizaremos un estudio de las órbitas cercanas a una órbita periódica de un sistema autónomo plano y utilizaremos la aplicación de Poincaré para determinar su estabilidad.

Sea $\varphi(t, p)$ una solución periódica con periodo mínimo T de la ecuación diferencial (2.2) y denotemos la órbita periódica correspondiente por Γ . Escogemos ahora un vector $v \in \mathbb{R}^2$ tal que, v y el vector tangente $f(p)$ de Γ en p sean linealmente independientes. De esta forma, podemos definir un segmento:

$$L_\epsilon = \{x \in \mathbb{R}, x = p + av, \quad 0 \leq |a| \leq \epsilon\}$$

que se denomina sección transversal de la órbita periódica Γ en el punto p .

A continuación, se define una aplicación en un subconjunto de L_ϵ inducida por el flujo. Se elige un ϵ tan pequeño que L_ϵ intersecta a la curva Γ en un solo punto p , y que todas las órbitas que crucen L_ϵ lo hagan en la misma dirección. Como $\varphi(T, p) = p$ y sus soluciones dependen de forma continua del valor inicial, hay un $\delta > 0$ tal que, si $x_0 \in L_\delta$, entonces hay un primer instante $T(x_0) > 0$ en el que $\varphi(T(x_0), x_0) \in L_\epsilon$.

Definición 2.14. *La aplicación de Poincaré en un entorno de una órbita periódica Γ se define como:*

$$\begin{aligned} \Pi : L_\delta &\longrightarrow L_\epsilon \\ x_0 &\longmapsto \varphi(T(x_0), x_0) \end{aligned}$$

Los puntos de la sección transversal L_ϵ tienen un orden natural: dos puntos $x_0 = p + a_0v$ y $x_1 = p + a_1v$ cumplen que $x_0 \geq x_1$ en L_δ , si y solo si, $a_0 \geq a_1$. Por tanto, una aplicación de Poincaré Π se dice que es monótona si $x_0 \geq x_1$ en L_δ implica que $\Pi(x_0) \geq \Pi(x_1)$.

Teorema 2.9. *La aplicación de Poincaré tiene las siguientes propiedades:*

- *La aplicación de Poincaré Π cerca de la órbita periódica Γ es una aplicación monótona C^1 .*
- *La órbita $\gamma(x_0)$ de un punto $x_0 \in L_\delta$ es una órbita periódica si y solo si es un punto fijo de la aplicación de Poincaré, es decir, $\Pi(x_0) = x_0$.*
- *La órbita periódica Γ , con $p \in \Gamma$, es asintóticamente estable si $\Pi'(p) < 1$, e inestable si $\Pi'(p) > 1$.*

Concluimos aquí este capítulo en el que hemos introducido herramientas básicas del estudio de las ecuaciones diferenciales.

A continuación, nos centraremos en los cambios cualitativos que pueden darse en ecuaciones dependientes de parámetros, llamadas bifurcaciones.

Capítulo 3

Bifurcaciones

Antes de estudiar las curvas de respuesta de fase, necesitamos introducir el concepto de bifurcación. Al considerar sistemas dependientes de parámetros, la dinámica de los sistemas puede cambiar a medida que modificamos los valores de los parámetros. Por ejemplo, el sistema puede pasar de tener un equilibrio estable, a uno inestable y un ciclo límite estable. Decimos que esos cambios en la dinámica del sistema son una bifurcación. En este capítulo nos centramos en su estudio. Para este estudio nos hemos apoyado principalmente en las referencias [6], [10] y [15].

Comencemos considerando el sistema dinámico,

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad (3.1)$$

donde $x \in \mathbb{R}^n$ y $\alpha \in \mathbb{R}^m$ representan las variables, que denominaremos de fase, y los parámetros, respectivamente. Cuando los parámetros varían, la fase también varía. Existen dos posibilidades: o bien el sistema permanece topológicamente equivalente al original, o bien su topología cambia.

Definición 3.1. *Una bifurcación es un cambio topológico del sistema al pasar sus parámetros por un cierto valor, llamado punto de bifurcación (crítico).*

Definición 3.2. *Llamamos codimensión al número de condiciones independientes que determinan la bifurcación.*

Nos centraremos en algunas de las bifurcaciones más relevantes de codimensión 1.

Consideremos el sistema continuo dependiente de un parámetro:

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

Sea $x = x_0$ un equilibrio hiperbólico del sistema para $\alpha = \alpha_0$.

La teoría de bifurcaciones identifica cuatro bifurcaciones de codimensión uno, que pueden dar lugar a un ciclo límite estable para familias genéricas de campos vectoriales: bifurcación Silla Nodo sobre una órbita periódica (SNIPER), bifurcación de Hopf supercrítica, bifurcación de Hopf subcrítica y bifurcación homoclina. A continuación, estudiaremos cada una de ellas.

3.1. Bifurcación Silla Nodo sobre una Órbita Periódica (SNIPER)

La bifurcación SNIPER ocurre cuando tiene lugar una bifurcación silla-nodo de puntos de equilibrio en una órbita periódica, que supondremos estable. Siguiendo el método de [6], ignoraremos las direcciones transversales a la órbita periódica y consideraremos la forma normal 1-dimensional para una bifurcación de silla-nodo de puntos de equilibrio,

$$\dot{x} = \eta + x^2, \quad (3.2)$$

donde denotamos x a la longitud del arco local a lo largo de la órbita periódica y $\eta \in \mathbb{R}$ es el parámetro de bifurcación.

Sea $f(x) = \eta + x^2$, calculando los puntos de equilibrio de (3.2), es decir, las soluciones de $f(x) = 0$, se obtiene que $x_0 = \pm\sqrt{-\eta}$.

Distinguimos los siguientes casos, como podemos ver en la Figura 3.1.

- Si $\eta < 0$, tenemos dos equilibrios:

$$x_- = -\sqrt{-\eta}, \quad x_+ = \sqrt{-\eta},$$

sustituyendo estos valores en la derivada de $f(x)$ ($f'(x) = 2x$):

- $f'(x_-) = -2\sqrt{-\eta} < 0$, por tanto, el equilibrio es estable.
- $f'(x_+) = 2\sqrt{-\eta} > 0$, por tanto, el equilibrio es inestable.
- Si $\eta = 0$, tenemos un único equilibrio $x_0 = 0$ el cual es inestable.
- Si $\eta > 0$ no hay equilibrios.

Así, la ecuación tiene dos puntos de equilibrio cuando $\eta < 0$, que se aproximan y desaparecen en una bifurcación silla-nodo en $\eta = 0$ (ver Figura 3.1). Volviendo a la ecuación original, donde la dinámica está definida sobre una órbita periódica, tenemos la situación que se representa en la Figura 3.2

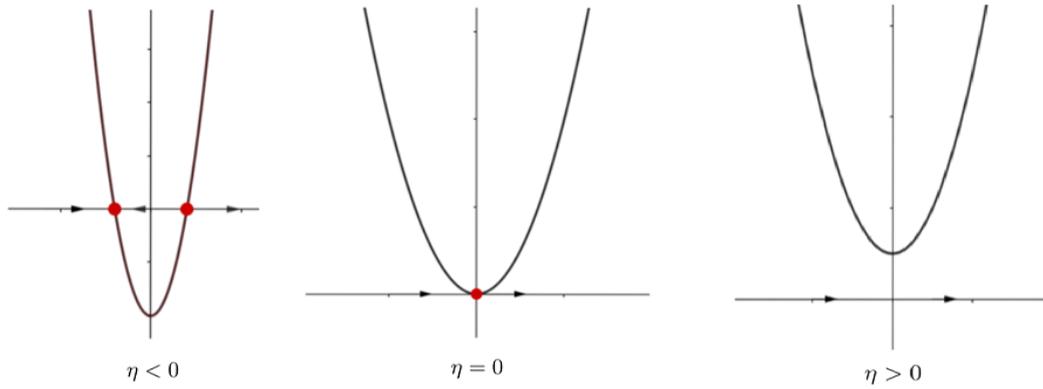


Figura 3.1: Bifurcación silla-nodo.

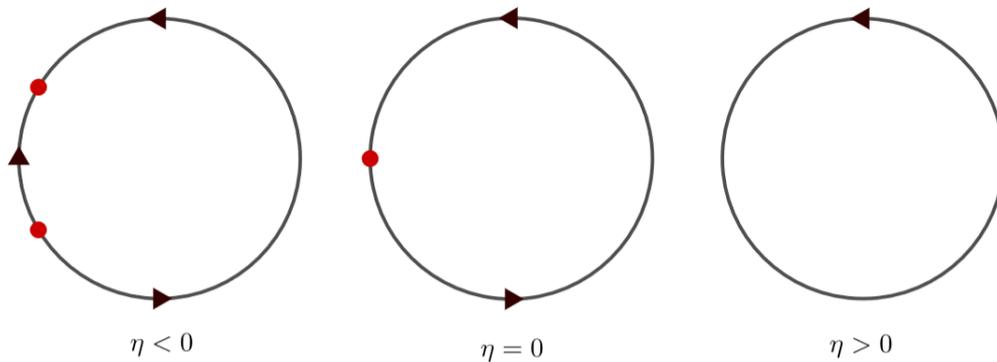


Figura 3.2: Bifurcación SNIPER.

Siguiendo el estudio de las bifurcaciones de codimensión uno, procedemos a desarrollar la bifurcación de Hopf.

3.2. Bifurcaciones de Hopf Supercrítica y Subcrítica

Definición 3.3. Una bifurcación de un equilibrio del sistema bidimensional dependiente de un parámetro $\dot{x} = f(x, \alpha)$, para el cual sus autovalores son puramente imaginarios, es decir, $\lambda = \pm i\beta$, con $\beta > 0$, se denomina bifurcación de Poincaré-Andronov-Hopf, o bifurcación del nacimiento de un ciclo límite.

Consideremos el siguiente sistema:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 - x_1(x_1^2 + x_2^2), \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 - x_2(x_1^2 + x_2^2). \end{cases} \quad (3.3)$$

Este sistema tiene el equilibrio $x_1 = x_2 = 0$ para toda α con la matriz Jacobiana

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

cuyos autovalores son $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i$. Consideremos ahora la variable compleja

$$\begin{aligned} z &= x_1 + ix_2, \\ \bar{z} &= x_1 - ix_2, \\ |z|^2 &= z\bar{z} = x_1^2 + x_2^2. \end{aligned}$$

Esta variable satisface:

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

Así, podemos reescribir el sistema (3.3) en forma compleja:

$$\dot{z} = (\alpha + i)z - z|z|^2. \quad (3.4)$$

Finalmente, tomando $z = \rho e^{i\varphi}$, con $\rho \geq 0$ y $\varphi \in [0, 2\pi)$, obtenemos que:

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

ó bien, de la ecuación (3.4),

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

Multiplicando por $e^{-i\varphi}$ obtenemos:

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

con $\dot{\varphi} = 1$, lo que nos proporciona la versión del sistema (3.3) en coordenadas polares:

$$\begin{cases} \dot{\rho} = \rho(\alpha - \rho^2) = f(\rho), \\ \dot{\varphi} = 1. \end{cases} \quad (3.5)$$

La primera ecuación del sistema (3.5) (que debe ser considerada, obviamente, solo para $\rho \geq 0$) tiene un punto de equilibrio en $\rho = 0$ para todos los valores de α . Para $\alpha < 0$, como $f'(0) = \alpha$, el equilibrio es estable; cuando $\alpha > 0$, el equilibrio se vuelve inestable. El equilibrio, se convierte en estable cuando $\alpha = 0$. La convergencia de la solución a cero no es exponencial, sin embargo, sí lo es cuando $\alpha < 0$. Además, hay otro punto de equilibrio estable $\rho_0(\alpha) = \sqrt{\alpha}$ para $\alpha > 0$. La segunda ecuación describe una rotación con una velocidad constante.

Por tanto, el sistema siempre tiene un equilibrio en el origen. Este equilibrio es un foco estable para $\alpha < 0$ y un foco inestable para $\alpha > 0$. Para $\alpha = 0$ el equilibrio es no linealmente estable es topológicamente equivalente al foco. A veces se denomina *foco de atracción débil*. 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 fuera o dentro del ciclo excepto en el origen tienden al ciclo cuando $t \rightarrow +\infty$. Es decir, el sistema (3.3) tiene una

bifurcación de Hopf supercrítica. Podemos verlo representado en la Figura 3.3. En la misma, vemos a la izquierda el caso $\alpha > 0$, y a la derecha el caso $\alpha < 0$.

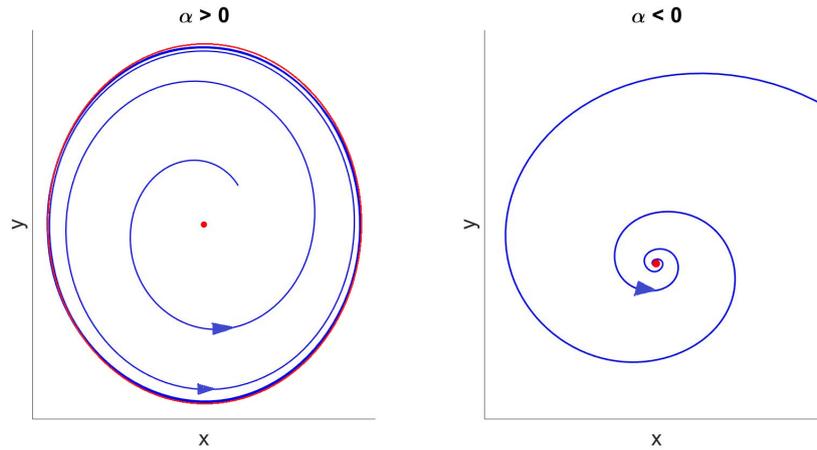


Figura 3.3: Bifurcación de Hopf supercrítica. Representamos en rojo el ciclo límite y el equilibrio, y en azul la órbita, con condición inicial cercana al origen.

Consideremos, ahora, el siguiente sistema:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 + x_1(x_1^2 + x_2^2), \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 + x_2(x_1^2 + x_2^2), \end{cases} \quad (3.6)$$

que se diferencia de (3.3) en el signo de los términos lineales.

La forma compleja del sistema (3.6) es:

$$\dot{z} = (\alpha + i)z + z|z|^2,$$

el cual se puede analizar de forma análoga al anterior. El sistema presenta la bifurcación de Andronov-Hopf en $\alpha = 0$. Al contrario que en el sistema (3.3), hay un ciclo límite inestable para (3.6), el cual desaparece cuando α pasa de negativo a positivo. En el origen, el equilibrio tiene la misma estabilidad para $\alpha \leq 0$ que en sistema (3.3): es estable para $\alpha < 0$ e inestable para $\alpha > 0$. La estabilidad en el parámetro crítico es opuesta a la del sistema (3.3): es (no linealmente) inestable en $\alpha = 0$. Este tipo de bifurcación de Hopf se denomina subcrítica. Podemos verla representada en la Figura 3.4.

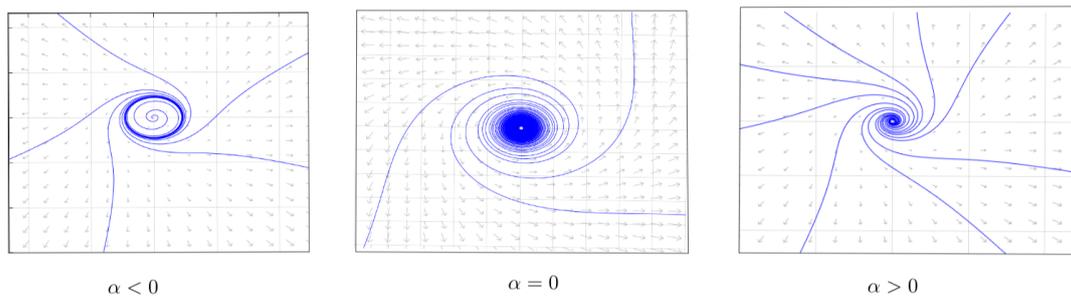


Figura 3.4: Bifurcación de Hopf subcrítica.

Observaciones 3.1. *A continuación veamos algunos datos interesantes de los sistemas (3.3) y (3.6):*

1. *Acabamos de ver que existen dos tipos de bifurcaciones de Hopf. La bifurcación en el sistema (3.3) se denomina supercrítica porque el ciclo existe para valores positivos del parámetro α (“después” de la bifurcación). La bifurcación en el sistema (3.6) se llama subcrítica ya que el ciclo está presente “antes” de la bifurcación. Esta terminología es en cierto modo engañosa, ya que el “después” y el “antes” dependen de la dirección elegida para la variación de los parámetros.*
2. *En ambos casos tenemos pérdida de estabilidad del equilibrio en $\alpha = 0$ al aumentar el parámetro. En el primer caso (con el signo negativo delante de los términos cúbicos), el equilibrio estable es sustituido por un ciclo límite estable de pequeña amplitud. Por lo tanto, el sistema “se queda” en una región cercana al equilibrio y tenemos una pérdida de estabilidad suave o no catastrófica. En el segundo caso (con el signo positivo delante de los términos cúbicos) la región de atracción del punto de equilibrio está limitada por el ciclo inestable, que se “encoge” a medida que el parámetro se acerca a su valor crítico y desaparece. Así, el sistema es “expulsado” de una vecindad del equilibrio, lo que nos da una pérdida brusca o catastrófica de la estabilidad. Si el sistema pierde la estabilidad suavemente, es “controlable”: si volvemos a hacer negativo el parámetro, el sistema vuelve al equilibrio estable. Por el contrario, si el sistema pierde bruscamente su estabilidad, el reajuste a un valor negativo del parámetro puede no devolver el sistema al equilibrio estable, ya que puede haber salido de su región de atracción. Obsérvese que el tipo de bifurcación de Hopf viene determinado por la estabilidad del equilibrio en el valor del parámetro crítico.*
3. *Finalmente, consideremos un sistema sin términos no lineales:*

$$\dot{z} = (\alpha + i)z.$$

Este sistema también tiene una familia de órbitas periódicas de amplitud decreciente, pero todas ellas están presentes en $\alpha = 0$ cuando el sistema tiene un centro en el origen.

Para terminar este capítulo, nos centramos en el estudio de la bifurcación homoclina.

3.3. Bifurcación Homoclina

Consideremos el siguiente sistema bidimensional

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x \in \mathbb{R}^2, \quad \alpha \in \mathbb{R}, \quad (3.7)$$

y sean x_0 y x_1 equilibrios del sistema.

Recordemos que una órbita se dice homoclina, si dicha órbita conecta un punto

de equilibrio consigo mismo, como vimos en la Definición 2.8.

Se tiene el siguiente resultado:

Lema 3.1. *Una órbita homoclina a un equilibrio hiperbólico de (3.7) es estructuralmente inestable.*

En el caso plano, la bifurcación homoclina está completamente caracterizada por el siguiente teorema, cuya demostración se encuentra en la referencia [10].

Teorema 3.1 (Andronov & Leontovich (1939)). *Consideremos el sistema (3.7) el cual tiene en $\alpha = 0$ un punto de equilibrio de tipo silla $x_0 = 0$ con autovalores $\lambda_1(0) < 0 < \lambda_2(0)$ y una órbita homoclina Γ_0 . Si se cumplen las siguientes condiciones:*

1. $\sigma_0 = \lambda_1(0) + \lambda_2(0) \neq 0$;
2. $\beta'(0) \neq 0$, donde $\beta(\alpha)$ es la función split;

entonces, para todo $|\alpha|$ suficientemente pequeño, existe una región U_0 de $\Gamma_0 \cup x_0$ en la cual un único ciclo límite bifurca de Γ_0 . Además, el ciclo es estable y existe para $\beta < 0$ si $\sigma_0 < 0$, y es inestable y existe para $\beta < 0$ si $\sigma_0 > 0$.

Veamos un ejemplo de bifurcación homoclina. Consideremos el sistema:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = x_2, \\ \dot{x}_2 = \mu x_2 + x_1 - x_1^2 + x_1 x_2, \end{cases}$$

con μ un parámetro. Tomemos $\mu_c = -0,8645$.

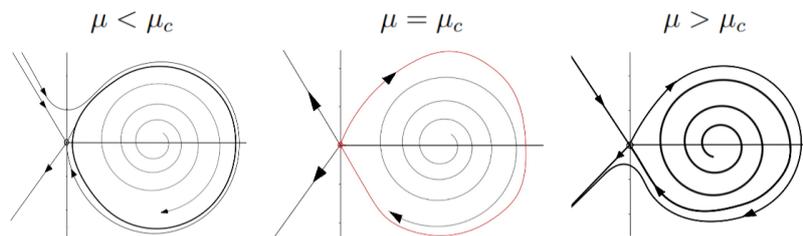


Figura 3.5: Bifurcación homoclina.

Para $\mu < \mu_c$ existe un ciclo límite estable representado con la curva en negrita de la Figura 3.5. A medida que μ aumenta hasta $\mu = \mu_c$ el ciclo límite se expande y colisiona con el punto de silla, lo que da lugar a la fusión de ambos, creando una órbita homoclina. La órbita homoclina presente en el punto de bifurcación $\mu = \mu_c$ se muestra con la trayectoria roja. Una vez que $\mu > \mu_c$ la órbita homoclina se destruye.

Ahora que ya hemos introducido la bifurcaciones más relevantes, en el siguiente capítulo llegamos al objetivo principal del trabajo, y hablaremos sobre las curvas de respuesta de fase.

Capítulo 4

Curvas de respuesta de fase (PRC)

En este capítulo, comenzaremos introduciendo los conceptos de curva isócrona y de respuesta de fase, los cuales son necesarios para el estudio de las curvas de respuesta de fase para modelos específicos que realizaremos a continuación. En particular, se considerarán los modelos de tipo Integrate-and-Fire que se presentan en el Capítulo 1. Para la elaboración de este capítulo se han consultado las siguientes referencias [2], [6], [17], [18], [19] y [20].

4.1. Isócronas

A lo largo de esta sección daremos la definición de isócrona, así como un ejemplo y algunas aplicaciones. Este concepto resulta de interés, ya que será necesario para entender correctamente la definición de curva de respuesta de fase que estudiaremos a continuación.

4.1.1. Definición

Consideremos un sistema autónomo de ecuaciones diferenciales ordinarias

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

teniendo una órbita periódica hiperbólica $\varphi(t)$ con periodo T . Para cada punto x cerca de la atracción de la órbita periódica existe un único $\theta(x)$ tal que,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} |x(t) - \varphi(t + \theta(x))| = 0,$$

donde $x(t)$ es la solución del sistema dinámico anterior, con punto inicial x . Al valor $\theta(x)$ se le denomina fase asintótica de x . Esta noción nos permitirá asignar una fase a cada punto en la base de atracción de una órbita periódica, por tanto, $\theta(x)$ es una función que toma valores en $[0, T)$.

Definición 4.1. *La colección de todos los puntos en la cuenca de atracción de φ con la misma fase asintótica se denomina isócrona.*

Se puede probar que existen isócronas para cualquier órbita periódica hiperbólica estable. En este caso las isócronas son variedades de codimensión uno, transversales a la órbita periódica φ .

4.1.2. Ejemplos

Este ejemplo, tomado de [17], ilustra algunas propiedades de las isócronas. Supongamos el siguiente sistema, en coordenadas polares:

$$\begin{cases} \dot{R} = (1 - R)R^2, \\ \dot{\phi} = R. \end{cases} \quad (4.1)$$

Este sistema tiene una órbita periódica atractiva $\varphi = \{R = 1\}$. Llamemos $\theta(\phi, R)$ a la función que define la fase asintótica. Las isócronas son conjuntos de curvas unidimensionales con la misma fase asintótica. A continuación vamos a deducir la expresión de la función θ . Como el campo vectorial es simétrico bajo rotaciones alrededor del origen, la familia de isócronas debe ser invariante bajo esa simetría. Así, asumimos que $\theta(\phi, R)$ es de la forma

$$\theta(\phi, R) = \phi - f(R), \quad (4.2)$$

para alguna función f a determinar. Entonces cada isócrona es una curva en coordenadas polares. En particular, la isócrona correspondiente a la fase asintótica c es el conjunto de puntos $\{\phi, R\}$ que satisface

$$c = \phi - f(R).$$

Sustituyendo el valor para el que se tiene la órbita periódica, $R = 1$, en la segunda ecuación de (4.1), vemos que sobre el ciclo límite, $\dot{\phi} = 1$. Además, todos los puntos de una isócrona comparten la misma fase, y por tanto,

$$\dot{\theta}(x) = 1.$$

Teniendo esto en cuenta, de la expresión (4.2), deducimos

$$\frac{d\theta}{dt} = 1 = \frac{d\phi}{dt} - \frac{df}{dR} \frac{dR}{dt}.$$

Y despejando de esta expresión obtenemos,

$$\frac{df}{dR} = \frac{\dot{\phi} - 1}{\dot{R}}.$$

Utilizando las expresiones del sistema (4.1) e integrando, obtenemos:

$$f(R) = \int \frac{R - 1}{(1 - R)R^2} dR = - \int \frac{1}{R^2} dR = \frac{1}{R} + C.$$

Así,

$$f(R) = \frac{1}{R} + C,$$

con C una constante. Como la órbita periódica se tiene para $R = 1$, tomamos $C = -1$, y obtenemos que cada isócrona esta definida por

$$\phi = c + \frac{1}{R} - 1.$$

En la Figura 4.1, podemos ver ilustradas varias isócronas representativas de la órbita periódica, distinguida por el color rojo.

En este ejemplo, las isócronas se definen en todo el plano, excepto en el origen, que es el único elemento del conjunto sin fases.

Ahora, definamos una nueva coordenada lejos del origen,

$$\Psi = \phi - f(R),$$

la cual coincide con la fase asintótica. Derivando con respecto a t y sustituyendo las expresiones de (4.1), tenemos que:

$$\begin{aligned} \frac{d\Psi}{dt} &= \frac{d\phi}{dt} - \frac{df(R)}{dR} \cdot \frac{dR}{dt} \\ &= R - \frac{\dot{\phi} - 1}{\dot{R}} \cdot (1 - R) \cdot R^2 \\ &= R - \frac{R - 1}{(1 - R)R^2} \cdot (1 - R) \cdot R^2 = 1. \end{aligned}$$

Luego nuestro sistema tendrá la siguiente forma:

$$\begin{cases} \frac{dR}{dt} = (1 - R)R^2, \\ \frac{d\Psi}{dt} = 1. \end{cases}$$

Esto ilustra cómo se puede usar la fase asintótica para encontrar un cambio de coordenadas en el que la dinámica de la coordenada de fase se desacopla de las coordenadas restantes.

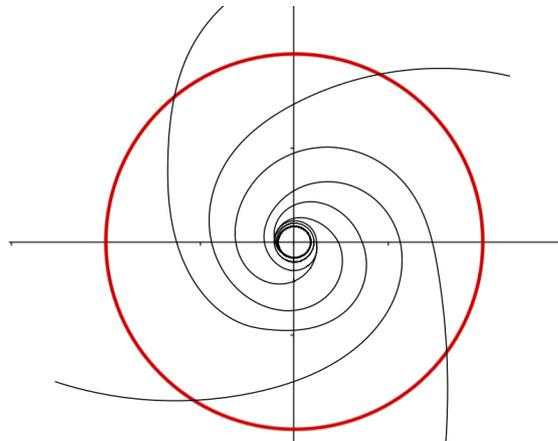


Figura 4.1: Cuatro isócronas representativas de la órbita periódica (en rojo) considerada en el ejemplo.

A continuación, enumeraremos algunas aplicaciones del estudio de las isócronas.

4.1.3. Aplicaciones

Las isócronas tienen diversas aplicaciones. Como se ha señalado en el ejemplo anterior, pueden utilizarse para reducir eficazmente la dimensión de la ecuación en la proximidad de una órbita periódica. También son útiles para:

- Extender la noción de fase de una órbita periódica en un entorno de la órbita periódica. Es habitual tomar la fase como un avance lineal en el tiempo, con valores en el intervalo $[0, T)$, $[0, 2\pi)$, o en $[0, 1)$.
- Definición de las curvas de respuesta de fase de los osciladores.
- Estudio del tiempo que pasa una trayectoria en diferentes regiones del espacio de fases.

Con estas aplicaciones finalizamos el estudio de las isócronas. En la siguiente sección, introduciremos las curvas de respuesta de fase, con el objetivo de desarrollar, posteriormente, las curvas de respuesta de fase para modelos específicos. Entre otros, consideraremos los modelos de tipo Integrate-and-Fire presentados en el Capítulo 1.

4.2. Curvas de Respuesta de Fase (PRC)

Para comenzar esta sección empezaremos introduciendo el concepto de las Curvas de Respuesta de Fase (PRC, por sus siglas en inglés) y posteriormente las clasificaremos.

4.2.1. Definición y metodología

Las PRC describen cómo las neuronas responden a un estímulo. Es decir, una PRC es una curva que describe la relación entre un estímulo, como la exposición a la luz, y una respuesta, como un cambio en el ritmo cardíaco. Estimulando la neurona en diferentes fases, podemos medir la PRC, de la siguiente forma,

$$PRC(\theta) = \theta_n - \theta, \quad (4.3)$$

siendo θ_n la nueva fase después del estímulo y θ la fase inicial. Lo podemos ver representado en la Figura 4.2. Suponemos que el período de funcionamiento libre y sin perturbaciones del oscilador es T_0 . El período de la oscilación se puede normalizar a 2π . Por lo tanto, cada punto de la oscilación se puede describir de forma única con una fase $\theta \in (0, 2\pi]$. Elegiendo un punto de referencia arbitrario en un momento t , podemos aplicar una perturbación arbitraria en una fase

$$\theta = t_s/T_0,$$

donde t_s es el tiempo transcurrido desde la fase de referencia. El ciclo que contiene la perturbación tiene una longitud T_1 (véase Figura 4.2).

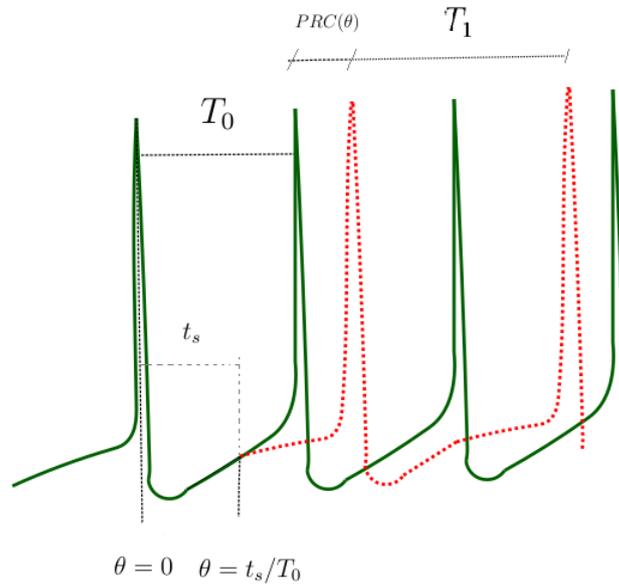


Figura 4.2: Voltaje de una neurona que se dispara periódicamente (en verde). Voltaje perturbado (en rojo).

Definimos el *reinicio de fase* como,

$$\Delta\theta = (T_0 - T_1)/T_0.$$

Si se acorta el período, se supone que la trayectoria se ha desplazado en la dirección del movimiento, provocando un incremento en la fase llamado *avance de fase*. Por otro lado, si el período se alarga, se supone que la trayectoria se ha desplazado en una dirección opuesta a la dirección del movimiento, lo que provoca una disminución en la fase, llamada *retraso de fase*.

La teoría de los osciladores neuronales débilmente acoplados requiere el concepto de PRC infinitesimal (iPRC), que es matemáticamente equivalente a la derivada parcial de la fase con respecto al voltaje ($d\theta/dV$), ya que generalmente solo se consideran perturbaciones en el voltaje.

A continuación, clasificaremos dos tipos de PRCs, los cuales los utilizaremos para calcular las PRC para modelos específicos.

4.3. Ecuaciones de fase para osciladores no lineales con ciclos límite atractivos

4.3.1. Reducciones de fase

En primer lugar describimos un cambio de coordenadas a las variables de fase que simplificará el análisis que desarrollaremos. Nuestro punto de partida es un modelo general basado en la conducta de una sola neurona, descrito por las ecuaciones (1.1) en el Capítulo 1. Recordemos que, V es la diferencia de voltaje a través de la membrana y n es un vector de dimensión $N - 1$. Además $I^g(V, n)$ es la corriente de membrana asociada al vector n , y C la capacidad de la membrana. Por otro lado, I^b establece la frecuencia del oscilador y corresponderá, a continuación, a un parámetro de bifurcación. La función $I(V, t)$ representa las corrientes sinápticas procedentes de otras áreas cerebrales debido a la presentación de estímulos; a continuación, consideraremos $I(V, t) = I(t)$. Como vimos, estas ecuaciones en la forma general venían dadas por la ecuación (1.2), donde $F(x)$ es el campo vectorial de base y $G(x, t)$ es el efecto del estímulo. Finalmente, recordemos que habíamos tomado, $G(x, t) = I(I(t), 0)^T$.

Asumamos ahora que el oscilador neuronal de referencia ($G \equiv 0$) tiene un ciclo límite normalmente hiperbólico y atractivo, que denotaremos por γ . Esta configuración se mantiene bajo pequeñas perturbaciones, y a partir de ahora supondremos que dicho ciclo límite siempre existe para cada neurona.

El objetivo que nos planteamos es simplificar la ecuación (1.2) definiendo una variable escalar de fase $\theta(x) \in [0, 2\pi)$ para todo x en alguna región U del plano, cercana a γ , tal que

$$\frac{d\theta(x)}{dt} = \omega$$

para todo $x \in U$ cuando $G \equiv 0$. Aquí, tomaremos

$$\omega = 2\pi/T, \quad (4.4)$$

donde T es el periodo de la ecuación (1.2) con $G \equiv 0$. Aplicando la regla de la cadena a la ecuación (1.2), se sigue que,

$$\frac{d\theta(x)}{dt} = \frac{\partial\theta}{\partial x}(x) \cdot F(x) + \frac{\partial\theta}{\partial x}(x) \cdot G(x, t) = \omega + \frac{\partial\theta}{\partial x}(x) \cdot G(x, t). \quad (4.5)$$

Esta ecuación define una ecuación en derivadas parciales de primer orden que debe satisfacer $\theta(\cdot)$.

Evaluando el campo vectorial en el campo base $x^\gamma(\theta)$, que definimos como la intersección de γ y las curvas de nivel $\theta(x)$, a partir de (4.5) tenemos que,

$$\frac{d\theta(x)}{dt} = \omega + \frac{\partial\theta}{\partial x}(x^\gamma(\theta)) \cdot G(x^\gamma(\theta, t)) + E, \quad (4.6)$$

donde E es un error de $O(|G|^2)$, y donde el escalar $|G|$ acota $G(x, t)$ sobre todas las componentes, así como sobre x y t .

Excluyendo este término de error, podemos reescribir la ecuación (4.6) como la ecuación de fase en dimensión uno,

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega + \frac{\partial\theta}{\partial x}(\theta) \cdot G(\theta, t), \quad (4.7)$$

la cual es válida en toda región U cercana a γ .

4.3.2. Cálculo de la PRC.

En el caso de las ecuaciones del sistema (1.1), la única derivada parcial que debemos calcular para definir completamente la ecuación (4.7) es con respecto al voltaje, y definimos la curva de respuesta de fase como,

$$\frac{\partial\theta}{\partial V}(\theta) \equiv z(\theta). \quad (4.8)$$

Así, obtenemos,

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega + z(\theta)I(t) \equiv v(\theta, t). \quad (4.9)$$

A continuación, describimos el método directo para calcular la función $z(\theta)$, el cual usaremos en la siguiente sección para calcular las PRCs de las formas normales de las bifurcaciones que suelen aparecer en los modelos neuronales, y que hemos analizado en el Capítulo 3.

Método directo:

Este método es una forma sencilla y clásica de calcular $z(\theta)$ que es útil en estudios experimentales, numéricos y analíticos. Por definición,

$$z(\theta) = \lim_{\Delta V \rightarrow 0} \frac{\Delta\theta}{\Delta V}, \quad (4.10)$$

donde

$$\Delta\theta = [\theta(x^\gamma + (\Delta V, 0)^T) - \theta(x^\gamma)],$$

es el cambio en $\theta(x)$ resultante de la perturbación

$$V \rightarrow V + \Delta V$$

del punto base x^γ en γ (ver Figura 4.3). Ya que $\dot{\theta} = \omega$ en toda vecindad de $\Delta\gamma$, la diferencia $\Delta\theta$ se preserva bajo el flujo de la fase base ($G \equiv 0$); por lo tanto, se puede medir en el límite cuando $t \rightarrow \infty$, cuando la trayectoria perturbada ha regresado al ciclo límite γ . Es decir, $z(\theta)$ se puede encontrar comparando las fases de las soluciones en el límite infinito de tiempo, partiendo de puntos que están a una distancia infinitesimal de los puntos base en el ciclo límite.

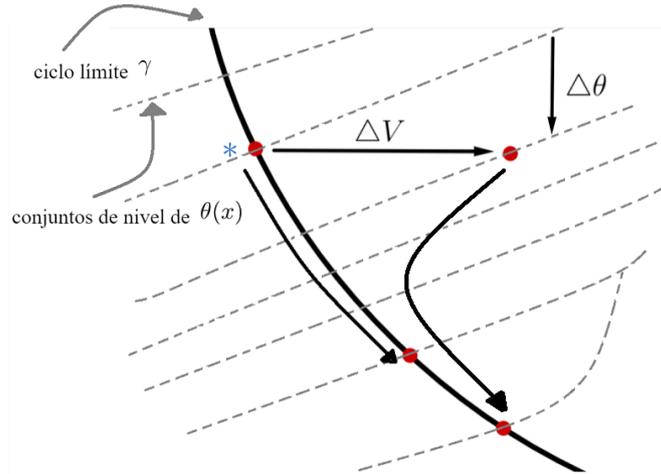


Figura 4.3: El método directo para calcular $\frac{\partial \theta}{\partial V}$ en el punto indicado por *, es tomar el límite de $\Delta \theta / \Delta V$ para perturbaciones pequeñas en el voltaje, ΔV .

4.4. PRCs para modelos específicos

En esta última sección del capítulo y del trabajo proporcionaremos aproximaciones analíticas a las PRCs para sistemas multidimensionales con ciclos límite que surgen de las cuatro bifurcaciones de codimensión uno descritas en el Capítulo 2, las cuales son apropiadas para los modelos basados en la conductancia, como las ecuaciones (1.1).

4.4.1. Curvas de respuesta de fase en un entorno de bifurcaciones de codimensión uno con impulsos periódicos

Tal y como vimos en el Capítulo 2, la teoría de bifurcaciones identifica cuatro bifurcaciones de codimensión uno, las cuales han sido estudiadas en dicho capítulo, en las cuales está involucrado un ciclo límite. Los cuatro tipos de bifurcación han sido identificados en modelos neuronales específicos con un parámetro. Aquí, la corriente de entrada de base es I^b .

En esta sección, calculamos las PRC para los ciclos límite que surgen de las cuatro bifurcaciones. Esto se logra, cuando es posible, mediante el uso de ecuaciones en forma normal de una y dos dimensiones. Las formas normales se obtienen a través de cambios de variable, con el objetivo de eliminar tantos términos como sea posible, en un proceso que preserva la dinámica cualitativa del sistema. Para obtener la PRC en términos de las variables originales, es decir, $\frac{\partial \theta}{\partial V}$, en lugar de en términos de las variables de la forma normal con las PRCs asociadas $\frac{\partial \theta}{\partial x}$ y $\frac{\partial \theta}{\partial y}$, es necesario deshacer estas transformaciones de coordenadas. Sin embargo, como las transformaciones de coordenadas de la forma normal sólo afectan a los términos no lineales, obtenemos

la sencilla relación,

$$\frac{\partial \theta}{\partial V} = \nu_x \frac{\partial \theta}{\partial x} + \nu_y \frac{\partial \theta}{\partial y} + O(x, y), \quad (4.11)$$

donde

$$\nu_x = \left. \frac{\partial x}{\partial V} \right|_{x=y=0}, \quad \nu_y = \left. \frac{\partial y}{\partial V} \right|_{x=y=0}.$$

El término restante en la ecuación (4.11) se supone que es pequeño cerca de la bifurcación de relevancia y se desprecia a continuación.

Utilizamos el método directo para calcular los PRCs a partir de las ecuaciones en forma normal. Esto implica linealizar sobre la órbita periódica estable, lo cual es apropiado porque las perturbaciones ΔV a considerar son pequeñas. La solución explícita de las ecuaciones en forma normal arroja $\Delta \theta$, y tomando límites, obtenemos la PRC.

Sin pérdida de generalidad, la fase del voltaje (spike) se fija en $\theta_s = 0$, y se definen las coordenadas para que la fase aumente a un ritmo constante ω en ausencia de estímulos externos. Aquí calculamos explícitamente cómo varían los PRCs con la frecuencia del oscilador.

Comenzamos con el caso de la bifurcación SNIPER.

Bifurcación silla-nodo en una órbita periódica (SNIPER)

Como comentamos en el Capítulo 2, la bifurcación SNIPER ocurre cuando tiene lugar una bifurcación silla-nodo de puntos de equilibrio sobre una órbita periódica. Al igual que en ese capítulo, consideremos el sistema:

$$\dot{x} = \eta + x^2. \quad (4.12)$$

Para $\eta > 0$ la solución de la ecuación recorre un intervalo cualquiera en un tiempo finito; el período T de la órbita puede aproximarse calculando el tiempo total necesario para que la solución de la ecuación (4.12) pase de $x = -\infty$ a $x = +\infty$ y haciendo que la solución sea periódica restableciendo x a $-\infty$ cada vez que se dispara en $x = \infty$. Esto nos proporciona

$$T = \frac{\pi}{\sqrt{\eta}},$$

por lo tanto, sustituyendo esta expresión en la ecuación (4.4), obtenemos que

$$\omega = 2\sqrt{\eta}.$$

Teniendo en cuenta la expresión (4.7) y recordando que habíamos supuesto $G \equiv 0$, se obtiene:

$$\frac{\partial \theta}{\partial x} = \omega \frac{\partial t}{\partial x} = \frac{\omega}{\frac{\partial x}{\partial t}}, \quad (4.13)$$

donde $\frac{\partial x}{\partial t}$ se evalúa en la trayectoria de la solución de la ecuación (4.12). Esto da como resultado

$$\frac{\partial \theta}{\partial x} = \frac{2}{\omega} [1 - \cos \theta]. \quad (4.14)$$

Considerando la variación en el voltaje ΔV , tenemos

$$\frac{\partial \theta}{\partial V} = \frac{\partial \theta}{\partial x} \cdot \frac{\partial x}{\partial V} = \frac{2}{\omega} [1 - \cos \theta] \nu_x. \quad (4.15)$$

Así, de (4.8) obtenemos la PRC como,

$$z_{SN} = \frac{c_{sn}}{\omega} [1 - \cos \theta],$$

donde $c_{sn} = 2\nu_x$ es una constante que depende del modelo (véase la expresión (4.11)). Notemos que el signo de $\frac{\partial \theta}{\partial V}$ depende del signo de c_{sn} . Podemos ver representada esta PRC en la Figura 4.4.

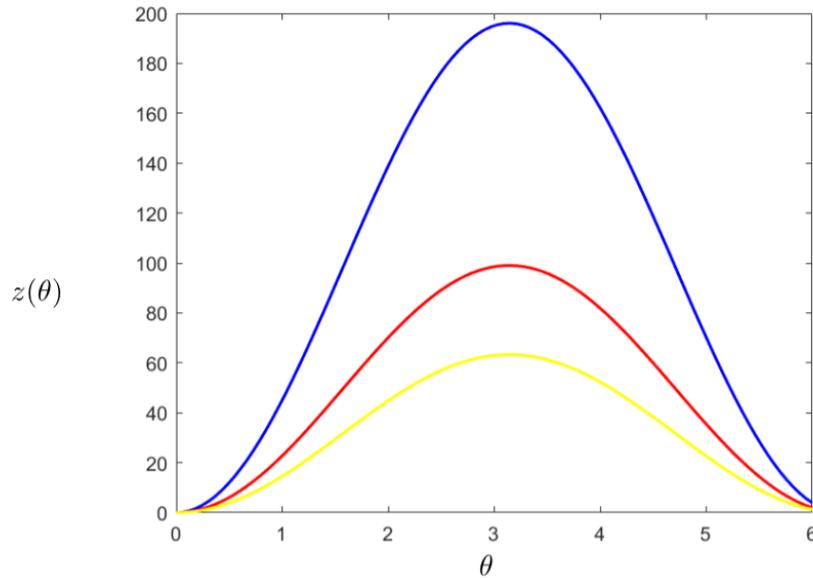


Figura 4.4: Aproximación analítica de la PRC, z_{SN} . Las curvas azul, roja y amarilla, son las PRCs resultantes de incrementar la frecuencia ω , respectivamente $\omega = 0,0102, 0,0202, 0,0316$.

En lo que sigue, supondremos generalmente que c_{sn} es positivo.

A continuación, nos centraremos en la bifurcación de Hopf. Consideraremos tanto el caso subcrítico como supercrítico.

Bifurcación de Hopf

Como ya hemos visto, la forma normal para la bifurcación de Hopf (generalizada) es

$$\dot{z} = (\alpha + i\beta)z + (c + id)|z|^2z + (f + ig)|z|^4z, \quad (4.16)$$

y en coordenadas polares, esto es,

$$\begin{cases} \dot{r} = \alpha r + cr^3 + fr^5, \\ \dot{\phi} = \beta + dr^2 + gr^4. \end{cases} \quad (4.17)$$

Como pudimos ver en el Capítulo 2, estudiamos dos casos, siempre considerando α como el parámetro de bifurcación:

1. Cuando $c < 0$ obtenemos la bifurcación de Hopf supercrítica.
2. Cuando $c > 0$ obtenemos la bifurcación de Hopf subcrítica.

En primer lugar, suponemos $c < 0$, correspondiente a la bifurcación de Hopf supercrítica.

Para $\alpha < 0$, hay un punto fijo estable en el origen que pierde estabilidad a medida que α aumenta hasta cero, dando lugar a una órbita periódica estable cuando $\alpha > 0$ de radio

$$r_{p0,H} = \sqrt{-\alpha/c}, \quad (4.18)$$

como vimos en el Capítulo 3, (Figura 3.3). Fundamentalmente, $r_{p0,H} = 0$ cuando $\alpha = 0$, de modo que sólo se requieren términos de orden cúbico en las ecuaciones de (4.17) para obtener la dinámica supercrítica de Hopf. Así, podemos establecer $g = f = 0$ para un análisis local.

Para el segundo caso, suponemos $c > 0$, en el que las ecuaciones de (4.17) tienen una bifurcación de Hopf subcrítica en $\alpha = 0$, y no existe ninguna órbita periódica estable para ningún valor de α cuando $g = f = 0$. Por tanto, debemos reintroducir estos términos para obtener dinámica más relevante en la que exista una órbita periódica estable.

Asumiendo $f < 0$ para $\alpha < 0$, existe un punto fijo estable en el origen que pierde la estabilidad en $\alpha = 0$, donde se da la bifurcación de Hopf subcrítica, dando lugar a una órbita periódica inestable a medida que α disminuye, véase Figura 4.5. La rama de órbitas periódicas inestables crece en amplitud. Además, como podemos observar en la Figura 4.5, para $\alpha > \frac{c^2}{4f}$ existen órbitas periódicas estables con radio

$$r_{p0,B} = \left[\frac{1}{2f} \left(-c - \sqrt{c^2 - 4\alpha f} \right) \right]^{1/2}. \quad (4.19)$$

Esta es la bifurcación de Hopf generalizada, o de Bautin, (la identificaremos por el subíndice B). Esa rama, choca con la de órbitas periódicas inestables en una bifurcación de puntos de silla de órbitas periódicas para $\alpha = \frac{c^2}{4f}$, como podemos ver en la Figura 4.5.

En cualquier caso, la velocidad angular es constante en la órbita periódica estable. Por tanto, fijamos la fase asintótica θ igual al ángulo polar ϕ en la propia órbita periódica.

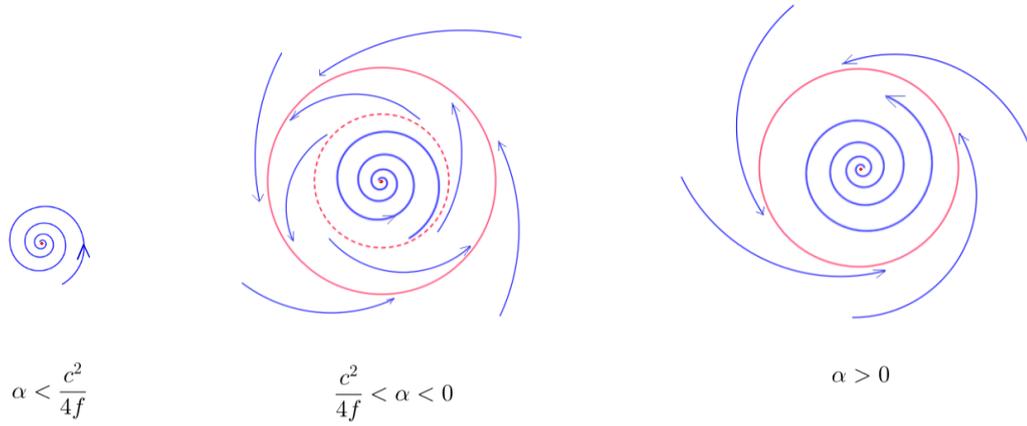


Figura 4.5: Bifurcación de Hopf subcrítica junto con bifurcación Silla-Nodo de órbitas periódicas: Bifurcación de Bautin.

Calcularemos la PRC linealizando sobre la órbita periódica atractiva r_{p_0} en cada caso. Tomando

$$r = r_{p_0} + r', \quad (4.20)$$

obtenemos,

$$\dot{r}' = \lambda r' + O(r'^2),$$

donde λ es el autovalor para la órbita periódica estable.

En el caso de la bifurcación de Hopf supercrítica,

$$\lambda = \lambda_H = -2\alpha < 0 \quad (4.21)$$

y

$$r_{p_0} = r_{p_0,H},$$

dado en la expresión (4.18); en la de Bautin

$$\lambda = \lambda_B = \frac{1}{f}(c^2 - 4\alpha f + c\sqrt{c^2 - 4\alpha f}) < 0 \quad (4.22)$$

y

$$r_{p_0} = r_{p_0,B}, \quad (4.23)$$

dado en la expresión (4.19). De aquí en adelante, omitiremos los términos de $O(r'^2)$ porque nos centramos en perturbaciones arbitrariamente pequeñas. Resolviendo la ecuación radial linealizada con condición inicial $r'(0) = r'_0$,

$$\begin{cases} \dot{r}' = \lambda_j r', \\ r'(0) = r'_0, \end{cases}$$

obtenemos,

$$r' = r'_0 e^{\lambda_j t}. \quad (4.24)$$

Por tanto, de (4.20) y tomando $r(0) = r_0$, obtenemos

$$r - r_{p_0} = (r_0 - r_{p_0}) e^{\lambda_j t}$$

de donde concluimos que,

$$r(t) = r_{p_0} + (r_0 - r_{p_0})e^{\lambda_j t}, \quad (4.25)$$

con $j = H$ o B . A continuación, integrando la segunda ecuación de (4.17), se tiene que

$$\phi(t) = \int_0^t d\phi = \int_0^t [\beta + d(r(s))^2 + g(r(s))^4] ds, \quad (4.26)$$

sustituyendo la expresión (4.25) en (4.26),

$$\begin{aligned} \phi(t) = & \beta t + \frac{1}{12\lambda} g \left[-3r_0^4 + 3e^{4\lambda t} (r_0 - r_{p_0})^4 - 4r_0^3 r_{p_0} + 16e^{3\lambda t} (r_0 - r_{p_0})^3 r_{p_0} \right. \\ & - 6r_0^2 r_{p_0}^2 + 36e^{2\lambda t} (r_0 - r_{p_0})^2 r_{p_0}^2 - 12r_0 r_{p_0}^3 + 48e^{\lambda t} (r_0 - r_{p_0}) r_{p_0}^3 \\ & \left. + 25r_{p_0}^4 + 12\lambda r_{p_0}^4 t \right] + \frac{1}{2\lambda} d \left[(-1 + e^{2\lambda t}) r_0^2 - 2(-1 + e^{\lambda t})^2 r_0 r_{p_0} \right. \\ & \left. + r_{p_0}^3 (3 - 4e^{\lambda t} + e^{2\lambda t} + 2\lambda t) \right]. \end{aligned} \quad (4.27)$$

Evaluando esta función en $t = 0$ obtenemos que,

$$\begin{aligned} \phi_0 = \phi(0) = & \frac{1}{12\lambda} g \left[-3r_0^4 + 3(r_0 - r_{p_0})^4 - 4r_0^3 r_{p_0} + 16(r_0 - r_{p_0})^3 r_{p_0} \right. \\ & \left. - 6r_0^2 r_{p_0}^2 + 36(r_0 - r_{p_0})^2 r_{p_0}^2 - 12r_0 r_{p_0}^3 + 48(r_0 - r_{p_0}) r_{p_0}^3 + 25r_{p_0}^4 \right] \end{aligned}$$

Ahora, haciendo $t \rightarrow \infty$, en los términos exponenciales y eliminando los términos de $O(r'^2)$, obtenemos la fase θ asociada, con condición inicial (r_0, ϕ_0) :

$$\theta(t) = \phi_0 + (\beta + dr_{p_0}^2 + gr_{p_0}^4)t - \frac{2r_{p_0}(d + 2gr_{p_0}^2)(r_0 - r_{p_0})}{\lambda_B}. \quad (4.28)$$

Aquí, hemos vuelto a tener en cuenta que el ángulo polar ϕ y la fase θ son idénticos sobre la órbita periódica.

Supongamos que empezamos con la condición inicial (x_i, y_i) en la órbita periódica, con coordenadas polares (r_{p_0}, ϕ_i) . Cuando $t \rightarrow \infty$, la trayectoria con esta condición inicial tiene fase asintótica

$$\phi_i + (\beta + dr_{p_0}^2 + gr_{p_0}^4)t.$$

Ahora, consideramos la variación Δx , en la dirección x , llegando a

$$(x_f, y_f) = (r_{p_0} \cos \phi_i + \Delta x, r_{p_0} \sen \phi_i).$$

Para el menor orden en Δx , esto corresponde, en coordenadas polares, a

$$(r_f, \phi_f) = \left(r_{p_0} + \cos \phi_i \Delta x, \phi_i - \frac{\sen \phi_i}{r_{p_0}} \Delta x \right).$$

Estableciendo $(r_0, \phi_0) = (r_f, \phi_f)$ en la expresión (4.28), y denotando esta expresión como θ_1 , obtenemos,

$$\theta_1(t) = \frac{2\Delta x r_{p_0} (d + 2gr_{p_0}^2 \cos(\theta_i))}{\lambda} - \frac{\Delta x \sen(\theta_i)}{r_{p_0}}.$$

De nuevo, estableciendo $(r_0, \phi_0) = (r_{p_0,j}, \phi_i)$ con $j = H$ o B en (4.28) denotando esta expresión como θ_2 , obtenemos,

$$\theta_2(t) = -\frac{2(r_{0,j} - r_{p_0})r_{p_0}(d + 2fr_{p_0}^2)}{\lambda} + (\beta + dr_{p_0}^2 + gr_{p_0}^4)t + \theta_i.$$

Ahora, restando ambas expresiones, y tomando $\theta_i = \theta$, se sigue que

$$\begin{aligned} h(t) &= \theta_1(t) - \theta_2(t) \\ &= \frac{2(r_{0,j} - r_{p_0})r_{p_0}(d + 2fr_{p_0}^2)}{\lambda} - \frac{1}{\lambda}2\Delta x r_{p_0}(d + 2gr_{p_0}^2)\cos(\theta) - \frac{\Delta x \sin(\theta)}{r_{p_0}}. \end{aligned}$$

Simplificamos esta función tomando $r_{0,j} = r_{p_0}$, y hacemos,

$$h'(t) = -\frac{1}{\lambda}2\Delta x r_{p_0}(d + 2gr_{p_0}^2)\cos(\theta) - \frac{\Delta x \sin(\theta)}{r_{p_0}}.$$

Finalmente, calculamos el cambio de fase asintótica debido a esta perturbación,

$$\frac{\partial \theta}{\partial x} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} = -\frac{2dr_{p_0,j} + 4gr_{p_0,j}^3}{\lambda_j}\cos\theta - \frac{1}{r_{p_0,j}}\sin\theta, \quad (4.29)$$

donde hemos sustituido θ por el ángulo polar ϕ_i , de nuevo teniendo en cuenta que ambas variables toman valores idénticos en la órbita periódica. De manera similar, obtenemos:

$$\frac{\partial \theta}{\partial y} = -\frac{2dr_{p_0,j} + 4gr_{p_0,j}^3}{\lambda_j}\sin\theta + \frac{1}{r_{p_0,j}}\cos\theta. \quad (4.30)$$

Ahora expresaremos $r_{p_0,j}$ y λ_j en términos de la frecuencia de la órbita periódica. En el caso de la bifurcación de Hopf supercrítica, en el punto de bifurcación, la frecuencia de fase ω es

$$\dot{\phi} = \omega_H = \beta,$$

y de la segunda ecuación de (4.17), tenemos

$$\omega - \omega_H = dr_{p_0,H}^2,$$

resultando

$$r_{p_0,H} = \frac{\sqrt{|\omega - \omega_H|}}{\sqrt{|d|}}. \quad (4.31)$$

Sustituyendo para $r_{p_0,H}$, tenemos $\omega - \omega_H = -\alpha d/c$, que junto con la expresión para λ_H , dada en (4.21), obtenemos

$$\lambda_H = \frac{2c}{d}(\omega - \omega_H). \quad (4.32)$$

En el caso de la bifurcación Bautin, se tiene que,

$$\omega - \omega_{SN} = \left[-\frac{d}{2c} + \frac{gc}{2f^2} \right] \sqrt{c^2 - 4\alpha f} + \frac{g}{4f^2}(c^2 - 4\alpha f), \quad (4.33)$$

donde ω_{SN} es la frecuencia de la órbita periódica en la bifurcación silla-nodo ($\alpha = \frac{c^2}{4f}$). Así, de la ecuación (4.33),

$$\sqrt{c^2 - 4\alpha f} = k |\omega - \omega_{SN}| + O(|\omega - \omega_{SN}|^2), \quad (4.34)$$

donde $k = \left| \frac{2f^2}{fd-gc} \right|$, y podemos usar las expresiones para $r_{p_0,B}$ y λ_B dadas en (4.19) y en (4.22), respectivamente, para calcular,

$$r_{p_0,B} = \sqrt{\frac{-c}{2f}} + O(|\omega - \omega_{SN}|^2) \quad (4.35)$$

y

$$\lambda_B = \frac{ck}{f} |\omega - \omega_{SN}| + O(|\omega - \omega_{SN}|^2). \quad (4.36)$$

A continuación, sustituimos las expresiones (4.31), (4.32), y (4.35), (4.36), para r_{p_0} y λ en las ecuaciones (4.29) y (4.30). Para el caso de la bifurcación de Hopf supercrítica, obtenemos

$$\frac{d\theta}{dx} = \frac{1}{\sqrt{|\omega - \omega_{SN}|} |c|} \frac{\sqrt{|d|}}{|c|} [d \cos(\theta) + c \sin(\theta)], \quad (4.37)$$

$$\frac{d\theta}{dy} = \frac{1}{\sqrt{|\omega - \omega_{SN}|} |c|} \frac{\sqrt{|d|}}{|c|} [d \sin(\theta) - c \cos(\theta)]. \quad (4.38)$$

En el caso de bifurcación de Bautin:

$$\frac{d\theta}{dx} = \frac{1}{\sqrt{|\omega - \omega_{SN}|}} \left[-2d\sqrt{\frac{-c}{2f}} - 4g \left(\frac{-c}{2f} \right)^{3/2} \right] \frac{f}{ck} \cos(\theta) + O(1), \quad (4.39)$$

$$\frac{d\theta}{dy} = \frac{1}{\sqrt{|\omega - \omega_{SN}|}} \left[-2d\sqrt{\frac{-c}{2f}} - 4g \left(\frac{-c}{2f} \right)^{3/2} \right] \frac{f}{ck} \sin(\theta) + O(1). \quad (4.40)$$

Nótese que el único término que implica el parámetro de bifurcación α es el prefactor, de modo que al variar este parámetro, todos los demás términos de la ecuación (4.39) y (4.40) permanecen constantes.

A partir de las expresiones (4.37) y (4.38), y de (4.11), la PRC para una perturbación en la dirección V cerca de la bifurcación supercrítica de Hopf es

$$z_H(\theta) = \frac{d\theta}{dV} = \nu_x \frac{\partial \theta}{\partial x} + \nu_y \frac{\partial \theta}{\partial y} = \frac{c_H}{\sqrt{|\omega - \omega_H|}} \sin(\omega - \phi_H), \quad (4.41)$$

donde la constante

$$c_H = \frac{\sqrt{|d|}}{|c|} \sqrt{(\nu_x c + \nu_y d)^2 + (\nu_x c - \nu_y d)^2},$$

y

$$\omega_H = \tan^{-1} \left(\frac{\nu_x c - \nu_y d}{\nu_x c + \nu_y d} \right).$$

Podemos ver representada la PRC, $z_H(\theta)$, en la Figura 4.6.

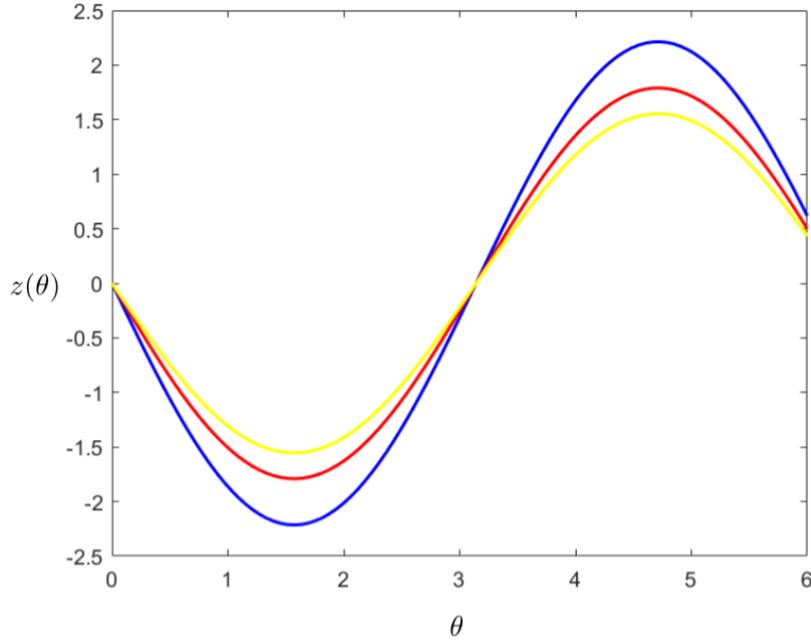


Figura 4.6: Aproximación analítica de la PRC, $z_H(\theta)$. Las curvas azul, roja y amarilla, son las PRCs correspondientes resultantes de incrementar la frecuencia ω , respectivamente: $\omega = 0,204, 0,312, 0,414$.

Para el caso de la bifurcación Bautin, obtenemos de manera similar que

$$z_B(\theta) = \frac{d\theta}{dV} = \frac{c_B}{|\omega - \omega_{SN}|} \text{sen}(\omega - \phi_B), \quad (4.42)$$

donde

$$c_B = \left[-2d\sqrt{\frac{-c}{2f}} - 4g\left(\frac{-c}{2f}\right)^{3/2} \right] \frac{f}{ck} \sqrt{\nu_x^2 + \nu_y^2}$$

es una constante cuyo signo dependerá de f y g , y

$$\phi_B = \tan^{-1}\left(\frac{\nu_x}{\nu_y}\right).$$

Podemos ver representada la PRC, $z_B(\theta)$, en la Figura 4.7

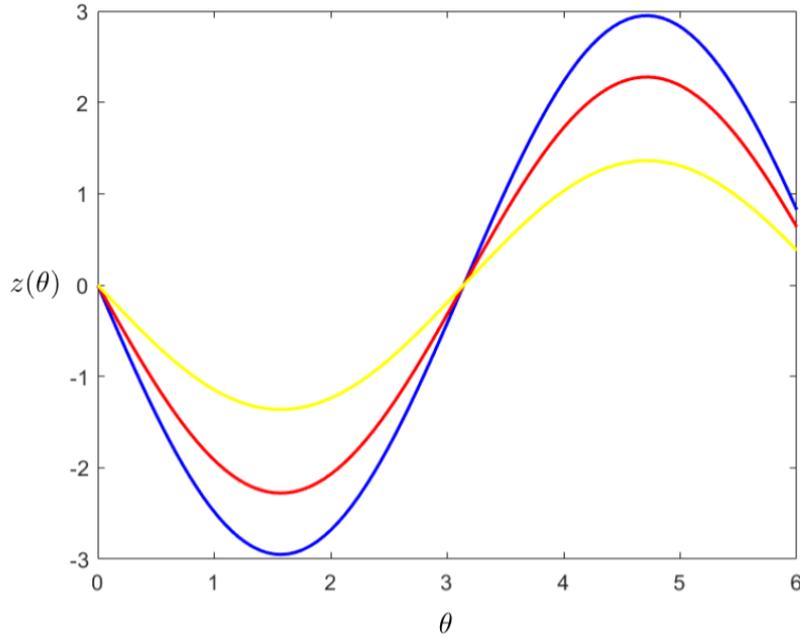


Figura 4.7: Aproximación analítica de la PRC, $z_B(\theta)$. Las curvas azul, roja y amarilla, son las PRCs resultantes de incrementar la frecuencia ω , respectivamente: $\omega = 0,339, 0,439, 0,539$.

Así, se concluye el estudio para el caso de Hopf en los casos subcrítico y supercrítico. A continuación procedemos al caso de la bifurcación homoclínica.

Bifurcación homoclínica

Por último, supongamos que el modelo neuronal tiene un parámetro μ tal que existe una órbita homoclínica a un punto de silla hiperbólico p con autovalores reales en $\mu = 0$. Entonces habrá una órbita periódica γ para $\mu > 0$, pero no para $\mu < 0$. Específicamente, asumimos un único autovalor inestable λ_u de magnitud menor que el de todos los valores propios estables, $\lambda_u < |\lambda_{s,j}|$, para que la órbita periódica bifurcada sea estable.

Si los parámetros se eligen cerca de la bifurcación homoclínica, las soluciones cerca de la órbita periódica pasan la mayor parte del tiempo cerca de p , donde el campo vectorial está dominado por su linealización. Esto puede escribirse genéricamente en la forma diagonal:

$$\begin{cases} \dot{x} = \lambda_u x, \\ \dot{y}_j = \lambda_{s,j} y_j, \quad j = 1, \dots, N-1, \end{cases} \quad (4.43)$$

donde los ejes x e y_j son tangentes a la región inestable y a la estable de p , respectivamente, y $\lambda_{s,j} < 0 < \lambda_u$ son los valores propios correspondientes. Para simplificar, suponemos aquí que los segmentos de los ejes mostrados en la Figura 4.8 están realmente contenidos en las respectivas regiones; esto siempre se puede conseguir localmente mediante un cambio de coordenadas regular.

Definamos la caja $B = [0, \Delta] \times \cdots \times [0, \Delta]$ que encierra a γ durante la parte dominante de su período, pero dentro de la cual las expresiones de (4.43) siguen siendo una buena aproximación. No modelamos explícitamente γ fuera de B , pero observamos que la trayectoria se reinyecta después de un tiempo despreciable (comparado con el transcurrido en B) a distancia ϵ del conjunto, donde X varía con el parámetro de bifurcación μ (véase Figura 4.8). Así, las órbitas periódicas que se producen más cerca del punto de bifurcación corresponden a valores menores de ϵ y tienen periodos mayores.

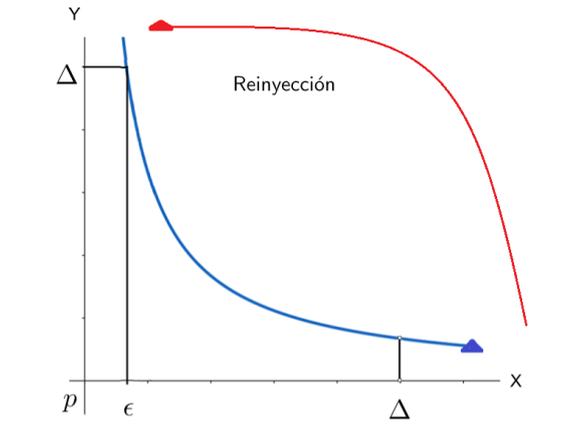


Figura 4.8: Configuración para derivar el PRC para las oscilaciones cerca de una bifurcación homoclínica, mostrada con $N = 2$. Representamos con el color azul la órbita periódica γ .

Aproximamos el periodo $T(\epsilon)$ como el tiempo que la coordenada x de γ tarda en viajar desde ϵ hasta Δ según la primera expresión de (4.43):

$$T(\epsilon) = \frac{1}{\lambda_u} \ln \left(\frac{\Delta}{\epsilon} \right). \quad (4.44)$$

Obsérvese que la coordenada x de γ determina por sí sola $T(\epsilon)$. Fijamos $\theta = 0$ en $x = \epsilon$, y suponemos una reinyección instantánea, $\theta = 2\pi$ en $x = \Delta$. Entonces $\omega = \frac{2\pi}{T(\epsilon)}$, y como en la ecuación (4.13),

$$\frac{\partial \theta}{\partial x} = \frac{\omega}{\frac{dx}{dt}} = \frac{\omega}{\lambda_u x(\theta)} = \frac{\omega}{\lambda_u \epsilon} \exp(-\lambda \theta / \omega). \quad (4.45)$$

En la última igualdad, hemos usado la solución de la primera expresión del sistema (4.43), $x(t) = \epsilon \exp(\lambda_u t)$, con $t = \frac{\theta}{\omega}$. Dado que, como se ha comentado anteriormente, el movimiento en las direcciones y_j no afecta a la fase de γ , sólo los componentes de una perturbación ΔV a lo largo del eje x contribuyen a la curva de respuesta de fase; así, el PRC viene dado por

$$z_{HC} = \frac{\partial \theta}{\partial V} = \nu_x \frac{\partial \theta}{\partial x}, \quad (4.46)$$

donde ν_x es tal y como se ha definido en la ecuación (4.11). Usando la expresión (4.44), y teniendo en cuenta que

$$T(\epsilon) = \frac{2\pi}{\omega},$$

se obtiene, fácilmente,

$$\epsilon = \Delta \exp(-2\pi\lambda_u/\omega).$$

Sustituyendo el valor de ϵ en la ecuación (4.45), obtenemos,

$$\frac{\partial\theta}{\partial x} = \frac{\omega}{\lambda_u\Delta} \exp\left(\frac{2\pi\lambda_u}{\omega}\right) \exp\left(-\frac{\lambda\theta}{\omega}\right)$$

Finalmente, sustituyendo este valor en (4.46), concluimos que,

$$z_{HC}(\theta) = \frac{\partial\theta}{\partial V} = c_{hc}\omega \exp\left(\frac{2\pi\lambda_u}{\omega}\right) \exp\left(-\lambda_u\frac{\theta}{\omega}\right), \quad (4.47)$$

donde $c_{hc} = \frac{\nu_x}{\lambda_u\Delta}$ es una constante dependiente del modelo. Esta es una función exponencialmente decreciente de θ con su máximo en:

$$z_{\text{máx}} = c_{hc}\omega \exp\left(\frac{2\pi\lambda_u}{\omega}\right) \quad (4.48)$$

y mínimo en

$$z_{\text{mín}} = z_{\text{máx}} \exp\left(-\frac{2\pi\lambda_u}{\omega}\right) = c_{hc}\omega. \quad (4.49)$$

Podemos ver representada la PRC para este modelo en la figura 4.9.

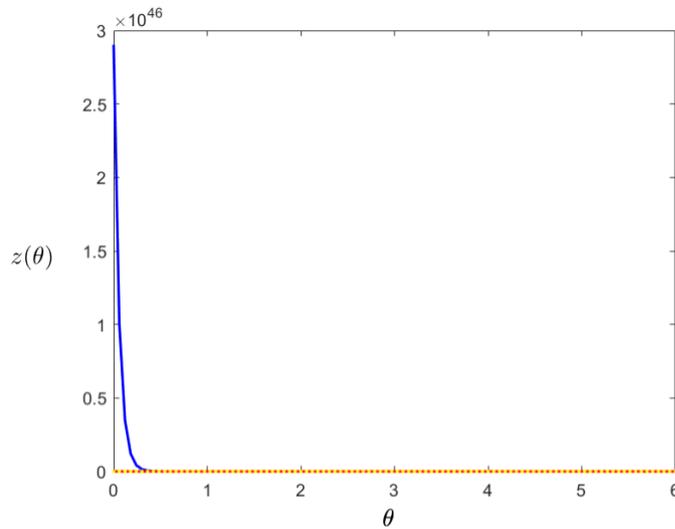


Figura 4.9: Aproximación analítica de la PRC, para el modelo homoclínico. Las curvas azul, roja y amarilla, son las PRCs correspondientes a este modelo resultantes de incrementar la frecuencia ω , respectivamente: $\omega = 0,0572, 0,0972, 0,0871$.

A partir de ahora tomaremos $c_{hc} > 0$. Nótese que z_{HC} es discontinua en el punto $\theta_s = 2\pi$, lo que nos obliga a tomar un límite en la definición de las tasas de disparo promediadas por la población a continuación, pero esto no afecta por lo demás al siguiente análisis.

4.4.2. Modelos neuronales de dimensión uno

Los modelos *integrate-and-fire* generalizados son de la forma

$$\dot{V} = F(V) + G(V, t), \quad (4.50)$$

donde $V(t)$ está limitado entre un voltaje de inicialización V_r y un umbral V_{th} . Imponemos la siguiente dinámica de reajuste: si $V(t)$ cruza V_{th} desde abajo, se produce un spike, y $V(t)$ se reajusta a V_r . Aquí no se pierde nada en la transformación de la ecuación (4.7). En particular, el término de error de la ecuación (4.6) no se aplica. De hecho, como se señala en [7], $\frac{\partial \theta}{\partial V}$ se puede obtener directamente de la ecuación (4.50) con $G(V, t) \equiv 0$:

$$z(\theta) = \frac{\partial \theta}{\partial V} = \omega \frac{\partial t}{\partial V} = \frac{\omega}{F(V(\theta))}, \quad (4.51)$$

donde θ está definido de modo que $\dot{\theta} = \omega$. A continuación, calculamos las PRCs para los dos modelos de Integrate-and-Fire que se presentaron en el Capítulo 1.

Neurona Integrate-and-Fire (IF)

En primer lugar, consideremos el caso más simple de modelo Integrate-and-Fire:

$$C\dot{V} = I_b + I(t), \quad (4.52)$$

con

$$V_r = 0,$$

y

$$V_{th} = 1,$$

donde I_b es la corriente base, C es la capacidad de la membrana, y $G(V, t) = I(t)$. En adelante, fijaremos $C = 1$ para el modelo IF. La frecuencia angular de $I(t) = 0$ es $\omega = 2\pi I_b$, y de la ecuación (4.51) se tiene:

$$z_{IF} = \frac{\omega}{F(V(\theta))} = \frac{\omega}{I_b} \equiv 2\pi. \quad (4.53)$$

Por lo tanto, la PRC para el modelo IF es constante en ω e independiente de la frecuencia. Podemos verla representada en la Figura 4.10.

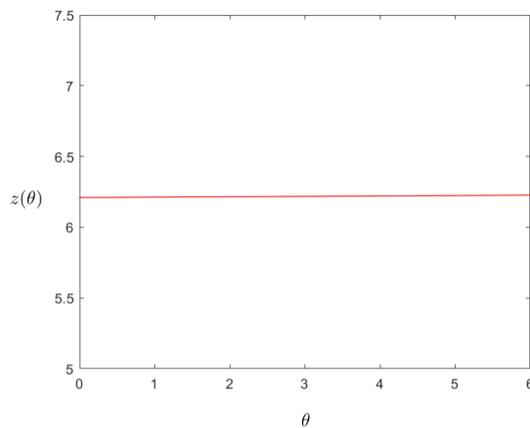


Figura 4.10: Aproximación analítica de la PRC para el modelo IF.

Neurona Leaky IF (LIF)

Ahora, consideramos el modelo LIF:

$$C\dot{V} = I_b + g_L(V_L - V) + I(t) \quad (4.54)$$

con

$$V_r = 0,$$

y

$$V_{th} = 1 < V_L + V \frac{I_b}{g_L},$$

donde I_b es la corriente base, $g_L > 0$ y V_L son la conducta de fuga y el potencial de reacción, C es la capacidad, y $G(V, t) = I(t)$. Al igual que antes, para este modelo fijamos $C = 1$. Suponemos $I_b \geq g_L(1 - V_L)$ y tomamos $I(t) = 0$, así

$$\dot{V} = \frac{dV}{dt} = I_b + g_L(V_L - V)$$

por tanto, separando las variables e integrando

$$\int \frac{1}{g_L(V_L - V) + I_b} dV = \int dt,$$

es decir,

$$-\frac{\log(g_L(V_L - V) + I_b)}{g_L} + c = t, \quad (4.55)$$

con c una constante de integración. Teniendo en cuenta que $V(0) = 0$, se obtiene que,

$$c = \frac{\ln(g_L V_L + I_b)}{g_L}.$$

Ahora, teniendo en cuenta que $V(T) = 1$

$$-\log(g_L(V_L - 1) + I_b) = \left(T - \frac{\ln(g_L V_L + I_b)}{g_L}\right) g_L,$$

obteniéndose así el periodo T :

$$T = \ln\left(\frac{I_b + g_L V_L}{I_b + g_L V_L - g_L}\right) g_L^{-1}.$$

De este modo cuando $I(t) = 0$, teniendo en cuenta que $\omega = \frac{2\pi}{T}$, la neurona se dispara periódicamente con frecuencia

$$\omega = 2\pi g_L \left[\ln\left(\frac{I_b + g_L V_L}{I_b + g_L V_L - g_L}\right) \right]^{-1}. \quad (4.56)$$

Esta expresión muestra cómo I_b interviene como parámetro de bifurcación, con $I_b = g_L(1 - V_L)$ correspondiente al punto de bifurcación en el que $\omega = 0$.

Resolviendo la ecuación (4.54) para $V(t)$ con la condición inicial

$$V(0) = V_r = 0,$$

y luego usando que $\theta = \omega t$ y la expresión (4.51), se obtiene:

$$z_{LIF}(\theta) = \frac{\omega}{g_L} \left(1 - \exp\left(-\frac{2\pi g_L}{\omega}\right) \right) \exp\left(\frac{g_L \theta}{\omega}\right). \quad (4.57)$$

Por lo tanto, la PRC para el modelo LIF es una función exponencialmente creciente de θ , con un máximo que disminuye con ω ,

$$z_{max}(\omega) = \frac{\omega}{g_L} \left(\exp\left(\frac{2\pi g_L}{\omega}\right) - 1 \right), \quad (4.58)$$

y mínimo

$$z_{min}(\omega) = z_{max} \exp\left(-\frac{2\pi g_L}{\omega}\right) = \frac{\omega}{g_L} \left(1 - \exp\left(-\frac{2\pi g_L}{\omega}\right) \right). \quad (4.59)$$

En la Figura 4.11 representamos $z_{LIF}(\theta)$.

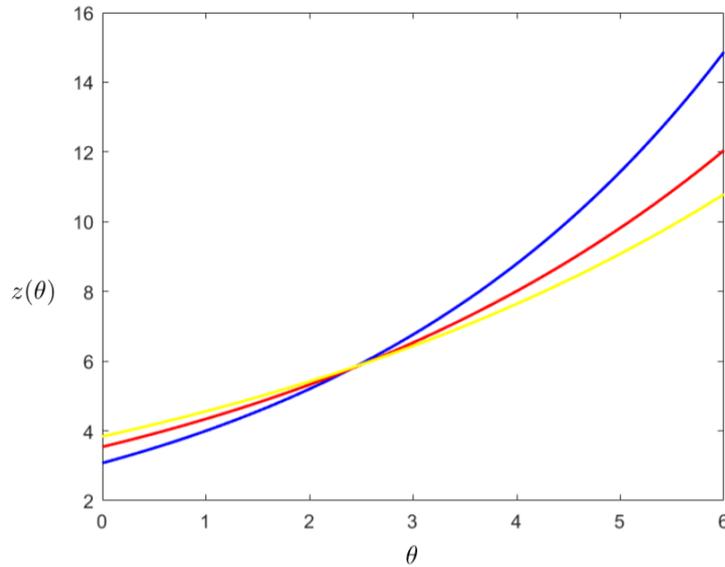


Figura 4.11: Aproximación analítica de la PRC, para el modelo LIF. Las curvas azul, roja y amarilla, son las PRCs resultantes de incrementar la frecuencia ω . LIF: $\omega = 0,419, 0,539, 0,639$. $g_L = 0,110$.

Recordemos que la PRC cerca de una bifurcación homoclínica es también una función exponencial pero con pendiente opuesta: esto se debe a que tanto la dinámica principal cerca de una bifurcación homoclina como la dinámica LIF son lineales, mientras que las trayectorias se aceleran en el caso homoclínico y se desaceleran en el LIF.

Este es nuestro cálculo analítico final de la PRC. Resumimos los resultados obtenidos anteriormente en la tabla.

Bifurcación	$z(\theta)$	z_{max}	z_{min}
SNIPER	$\frac{c_{sn}}{\omega} [1 - \cos(\theta)]$	$\frac{2c_{sn}}{\omega}$	0
Hopf	$\frac{c_H}{\sqrt{ \omega - \omega_H }} [\text{sen}(\theta - \phi_H)]$	$\frac{c_H}{\sqrt{ \omega - \omega_H }}$	$-\frac{c_H}{\sqrt{ \omega - \omega_H }}$
Bautin	$\frac{ c_B }{ \omega - \omega_{SN} } [\text{sen}(\theta - \phi_B)] + O(1)$	$\frac{ c_B }{ \omega - \omega_{SN} } + O(1)$	$-\frac{ c_B }{ \omega - \omega_{SN} } + O(1)$
Homoclina	$c_{hc}\omega \exp\left(\frac{2\pi\lambda_u}{\omega}\right) \exp(-\lambda_u\theta/\omega)$	$c_{hc}\omega \exp\left(\frac{2\pi\lambda_u}{\omega}\right)$	$c_{hc}\omega$
IF	2π	2π	2π
LIF	$\frac{\omega}{g_L} \left(1 - e^{-2\pi g_L/\omega}\right) e^{g_L\theta/\omega}$	$\frac{\omega}{g_L} \left(e^{-2\pi g_L/\omega} - 1\right)$	$\frac{\omega}{g_L} \left(1 - e^{-2\pi g_L/\omega}\right)$

4.4.3. Precisión de las PRCs analíticas

Las bifurcaciones SNIPER, Hopf, Bautin y Homoclina aparecen en modelos neuronales más complejos que los presentados en esta trabajo. En particular, la bifurcación SNIPER aparece en el modelo de Hindmarsch-Rose, la Hopf supercrítica en el modelo de FitzHugh-Nagumo, la Bautin en el de Hodgkin-Huxley, y la homoclina en el de Morris Lecar. Estos modelos neuronales se pueden encontrar en [9], [11], [13] y [14].

A modo de conclusión, debemos remarcar que el rango de parámetros en el que las PRCs de los modelos neuronales se aproximan bien mediante las expresiones analíticas, derivadas anteriormente, varía de un modelo a otro. Una limitación general es que los cálculos de la forma normal para la bifurcación de Bautin y Hopf supercrítica ignoran la naturaleza de relajación de la dinámica de los osciladores neuronales clásicos. Sin embargo, las PRC analíticas calculadas - ecuaciones (4.15), (4.41), (4.42) y (4.47) - son cualitativamente, correctas, y en muchos casos, cuantitativamente también (en las figuras 4.4, 4.6, 4.7, 4.9, 4.10 y 4.11, están representadas estas aproximaciones analíticas).

Finalmente, como se puede observar en el artículo [3], los PRCs analíticos derivados aquí predecirán correctamente aspectos cualitativos clave de las respuestas de la población neuronal a los estímulos.

Bibliografía

- [1] A. L. Hodgkin y A. F. Huxley, *Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo*. The Journal of physiology, 1952.
- [2] E. Brown, J. Moehlis, and P. Holmes, *On the Phase Reduction and Response Dynamics of Neural Oscillator Populations*, Neural Computation, 2004.
- [3] Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico, Apuntes de la Asignatura EDO, 2017/18, Universidad de Sevilla.
- [4] Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico, Apuntes de la Asignatura AED, 2019/2020, Universidad de Sevilla.
- [5] Departamento de Ecuaciones Diferenciales y Análisis Numérico, Apuntes de la Asignatura ANED, 2020/2021, Universidad de Sevilla.
- [6] Ermentrout, G. *Type I membranes, phase resetting curves, and synchrony*. Neural Computation, 1996.
- [7] Ermentrout, G., *Phase locking of weakly coupled oscillators*. J. Math. Biol., 1981.
- [8] J. Hale y H. Koçak, *Dynamics and Bifurcations*, New York: Springer-Verlag, 1996.
- [9] Hodgkin, A. L. y Huxley, A. F. *A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve*. J. Physiology, 1952.
- [10] Kuznetsov, Yuri A., *Elements of applied bifurcation theory*, New York: Springer-Verlag, 2004.
- [11] Murray, J. *Mathematical biology I: An introduction* (3rd ed). New York: Springer-Verlag, 2002.
- [12] E. Pérez Castilla, *Simulación numérica de modelos de ecuaciones diferenciales en Neurociencia.*, Trabajo de fin de Grado, Universidad de Sevilla, 2020.
- [13] Rinzel, J. and Ermentrout, G.B. *Analysis of Neural Excitability and Oscillations* MIT Press, Cambridge, 1989.
- [14] R. M. Rose and J. L. Hindmarsh *The Assembly of Ionic Currents in a Thalamic Neuron I. The Three-Dimensional Models* Royal Society, 1989.

- [15] Steven H. Strogatz, *Nonlinear Dynamics and Chaos with Applications to Physics, Biology, Chemistry and Engineering*, Addison Wesley, 2015.
- [16] Kathleen T. Alligood, Tim D. Sauer, James A. Yorke *Chaos: an introduction to dynamical systems*, New York : Springer-Verlag, 2000.
- [17] Arthur T. Winfree, *The Geometry of Biological Time*, New York: Springer-Verlag, 2001.

Webgrafia

- [18] <http://www.scholarpedia.org/article/Isochron>
- [19] http://www.scholarpedia.org/article/Phase_response_curve
- [20] http://www.scholarpedia.org/article/Phase_model