

00365

4



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**NEURONAS DE INTEGRACIÓN Y
DISPARO CON ACUMULACIÓN LINEAL**

295495

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

matemáticas
PRESENTA

MIGUEL ANGEL MENDOZA REYES

DIRECTOR DE TESIS: DR. HUMBERTO ANDRÉS CARRILLO CALVET

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis papás Martha Hilda y José Carlos

Con cariño, a Myrna

A mis hermanas Hypatia y Laódice

A Ricardo y a mis sobrinos Gustavo y Devyani

Prólogo

En este trabajo se hace una recopilación de resultados recientes sobre osciladores de integración y disparo modelados por ecuaciones diferenciales y sometidos a un forzamiento periódico. Con excepción de los resultados presentados por S. Coombes y P.C. Bressloff en [6] y [7], los teoremas que se presentan en este trabajo son originales. Todos ellos han sido obtenidos en los últimos tres años por el autor de esta tesis o algún otro miembro del Laboratorio de Dinámica no Lineal de la Facultad de Ciencias.

En el primer capítulo se describe la morfología de las neuronas y las características del impulso nervioso. Se destaca el problema de estudiar las respuestas que presentan las neuronas al ser sometidas a un forzamiento externo periódico y se hace ver la conveniencia de representarlas mediante osciladores de integración y disparo. Se presentan algunos modelos matemáticos de estos osciladores de integración y disparo y se muestran gráficas de secuencias de tiempos de disparos generadas por estos. Finalmente, en este capítulo, se discuten conceptos y resultados de la teoría de las funciones en la circunferencia, que son de utilidad para analizar el comportamiento de los osciladores de integración y disparo.

En el segundo capítulo se presentan y se demuestran una serie de teoremas que constituyen la contribución principal de esta tesis al estudio de los osciladores de integración y disparo con acumulación lineal. De algunos de estos teoremas se deriva una metodología para la determinación de las propiedades de regularidad de las funciones de disparo. Los otros teoremas de este capítulo proveen una caracterización de las propiedades topológicas de los dominios de las funciones de disparo del oscilador. Esta caracterización utiliza una técnica novedosa que se basa en el análisis de las propiedades del atractor periódico de la ecuación diferencial.

En el tercer capítulo se aplican los resultados del segundo capítulo para analizar dos modelos clásicos: el modelo de Keener, Hoppensteadt y Rinzel (KHR) [15] y una variante de él con forzamiento sináptico, recientemente propuesto por Coombes [6].

En el cuarto capítulo se incluyen algunas de las rutinas utilizadas para calcular los diagramas de bifurcación (lenguas de Arnold). Estos programas fueron hechos en lenguaje C para la PC, pero es posible compilarlos en computadoras con sistemas Linux o UNIX, haciéndoles unas pocas modificaciones.

El trabajo termina con las conclusiones y la bibliografía.

Agradezco al **Dr. Humberto Carrillo Calvet**, director del Laboratorio de Dinámica no Lineal de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M. y muy especialmente al **Dr. Fernando Ongay Larios**, investigador de la Facultad de Ciencias de la U.A.E.M, por las ideas que me comunicaron para este trabajo, y por el apoyo que me dieron durante su elaboración. También le agradezco a **Antonio Carrillo Ledesma** por su valiosa ayuda. Y a los demás amigos del Laboratorio, de la Facultad de Ciencias, vecindades y anexos: **Heriberto, Carolina, Miguel, Liz, Hugo, Carlos, Elio, Liv, Maybel, Oscar, Arturo Nieva, Ana Guzmán, Lourdes Esteva, Guillermo Sienra, Josefina, Gabriel, Tere, José Ramón, Paco.**

Índice General

1	Neuronas de Integración y Disparo	5
1.1	Neuronas	5
1.1.1	Características del impulso nervioso	6
1.1.2	Marcapasos Neuronales	7
1.2	Modelos de Neuronas	8
1.2.1	Modelos con dos o más ecuaciones diferenciales	8
1.2.2	Modelos Geométricos	9
1.2.3	La Neurona Mecánica	11
1.2.4	Modelos Diferenciales de Neuronas de Integración y Disparo	14
1.2.5	El Modelo de Keener, Hoppensteadt y Rinzel	14
1.3	Sistemas Dinámicos en la Circunferencia	16
2	Sistemas de Acumulación Lineal	20
2.1	Funciones de Disparo	20
2.2	Topología del Dominio de la Función de Disparos	23
2.2.1	Dominio de la Función de Disparos	23
2.2.2	$D_a = \mathbb{R}$	26
2.2.3	$D_a \neq \mathbb{R}$	26
2.2.4	Muerte del Oscilador	29
2.2.5	Demostración del Teorema 12	31
2.3	Regularidad de la Función de Disparos	35
2.3.1	Demostración de los Teoremas 32 y 33	37
3	Sincronización y Teoría de Rotación	44
3.1	Secuencias Sincronizadas	44
3.2	Regiones de Sincronización en Sistemas con Parámetros	46
3.3	Cálculo de Regiones de Sincronización.	47
3.3.1	Método de Carrillo y Guzmán	47
3.3.2	Método de Coombes y Bressloff	49
4	Modelos de Acumulación Lineal	55
4.1	Modelo de Keener - Hoppensteadt - Rinzel	55
4.1.1	Solución analítica de la ecuación diferencial del Modelo	55
4.1.2	Condición de Disparos	57
4.1.3	Condición de Continuidad	58

4.1.4	Condición de Inyectividad	60
4.1.5	Análisis Cualitativo en el Espacio de Parámetros	61
4.1.6	Lenguas de Arnold de los Modelos de Acumulación Lineal con una Estimulación Constante	62
4.1.7	Lenguas de Arnold	64
4.1.8	Discusión y Corrección al Método de Coombes y Bressloff 64	
4.2	Modelo de Coombes y Bressloff	66
4.2.1	Solución Analítica de la Ecuación Diferencial del Modelo	69
4.2.2	Regiones de Continuidad y de Inyectividad	71
4.2.3	Corrección al Estudio de las Regiones de Sincronización 73	
5	Discusión y Conclusiones	74
6	Apéndice. Rutinas y Programas Utilizados	77
6.1	Rutinas del Modelo con Forzamiento Sinusoidal	77
6.1.1	Cálculo de sincronizaciones resolviendo el sistema de ecuaciones (26)	77
6.1.2	Implementación de un Algoritmo para Calcular Sincronizaciones Basado en la Proposición 49	90

Introducción (1)

Los sistemas que presentan oscilaciones autosostenidas son comunes en la naturaleza, en Economía y Ciencias Sociales. Entre estos encontramos los que tienden asintóticamente a algún tipo de equilibrio, los que presentan oscilaciones y los más o menos impredecibles, entre los que se encuentran los llamados sistemas caóticos. La modelación de las dinámicas oscilatorias ha sido un reto desde los inicios del desarrollo del Cálculo Diferencial y el Análisis Matemático.

La gama de comportamientos que se observan en estos sistemas es muy grande. Esta es la razón por la que, para muchos sistemas importantes, todavía no sea posible tener modelos científicamente satisfactorios. Algunos sistemas presentan el tipo de oscilaciones llamadas por Van der Pol *de relajación*. Mucha de la modelación hecha ocurre en escenarios muy simplificados —modelos lineales, por ejemplo—, o su aplicabilidad está restringida a casos muy especiales.

En la modelación de las oscilaciones, esencialmente se presentan dos problemas: por un lado, modelar sistemas que presentan oscilaciones autosostenidas (autónomas), y por el otro determinar lo que sucede cuando estos sistemas son sometidos a perturbaciones o estimulaciones (forzamientos). Por ejemplo, si un sistema oscilatorio recibe un estímulo periódico, resulta de interés determinar condiciones para que la respuesta del sistema esté sincronizada con el estímulo. Desde el punto de vista del análisis matemático, los problemas que se presentan son complicados, pues los modelos que son satisfactorios para las aplicaciones, suelen ser no lineales y de dimensión mayor que uno.

Comúnmente, los sistemas que presentan oscilaciones autosostenidas (osciladores) se modelan en términos de un sistema de ecuaciones diferenciales autónomo de la forma

$$\dot{x} = F(x),$$

con $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$. Como los sistemas unidimensionales no son capaces de presentar oscilaciones autónomas (todas sus soluciones son monótonas), las oscilaciones autosostenidas ocurren en sistemas con al menos dos variables de estado interactuando ($n \geq 2$).

En la estructura del modelo, el forzamiento se traduce en una dependencia temporal del sistema de ecuaciones diferenciales. De donde un modelo

minimal de oscilador forzado tendrá la forma

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

La estructura de los modelos de osciladores forzados que nos interesan tienen un grado de complejidad matemática menor y son especialmente apropiados para modelar y analizar los procesos de forzamiento de las llamadas "oscilaciones diente de sierra". Un oscilador de diente de sierra es uno en el que alguna variable de estado tiene un curso temporal que semeja el perfil de una sierra (ver figura 1).

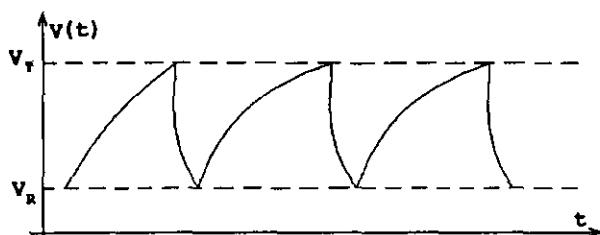


Figura 1: Oscilaciones de diente de sierra.

La dinámica de este "oscilador matemático" es análoga a la de un sistema dinámico físico en el cual una variable de estado $v(t)$ se acumula a una tasa constante I a partir del valor de reposo (v_R) hasta que un valor umbral (v_T) es alcanzado y el sistema se relaja siguiendo un proceso lineal. De estos sistemas nos interesa una subclase de osciladores conocidos como de *integración y disparo*, en los cuales se considera que el proceso de relajación ocurre casi instantáneamente (ver figura 2).

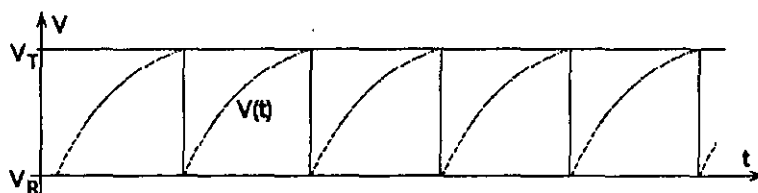


Figura 2: Curso temporal de un oscilador de integración y disparo.

1 Neuronas de Integración y Disparo

1.1 Neuronas

Un cerebro humano tiene unas 10^{12} células nerviosas o **neuronas**. Aunque no existen dos neuronas idénticas, suelen categorizarse según su forma, y sus características comunes determinan una morfología típica. Se distinguen tres partes principales: el **cuerpo de la neurona** o **soma**, las **dendritas** y el **axón** (ver figura 3). Usualmente el soma tiene una forma más o menos esférica o piramidal que contiene al núcleo de la célula, en cuyo interior actúan los mecanismos bioquímicos sintetizadores de enzimas y ocurren los demás procesos esenciales para la vida de la célula. Las dendritas son los delgados brazos que se ramifican profusamente, formando una red que rodea a la célula. Constituyen los canales físicos principales por los cuales la neurona puede recibir señales provenientes de otras células. El axón es una fibra cuya longitud puede variar entre milímetros y metros y cuyo diámetro tiene entre una y veinte micras ($1\mu m = 10^{-6}m$) y es el camino por el cual viajan las señales que la neurona envía a otras partes del sistema nervioso.



Figura 3: Imagen de una neurona.

Una neurona puede interactuar con otra en puntos llamados *sinapsis*. En un gran número de estas conexiones, de miles a decenas de miles, recibe señales de otras miles de células. En las sinapsis las neuronas no se tocan físicamente, sino que dejan un pequeño espacio, llamado *espacio intersináptico*

(figura 4). La información es transmitida a lo largo de los axones en forma de pulsos eléctricos. Cuando la señal llega a una sinapsis se liberan agentes químicos, llamados *neurotransmisores*, que se difunden a través del espacio intersináptico. El *disparo* de un *impulso nervioso* depende de la actividad simultánea de cientos de sinapsis en la neurona receptora. Algunas sinapsis son excitatorias, promueven que se dispare un impulso; otras son inhibitorias, cancelan las señales que de otra manera excitarían a la célula.

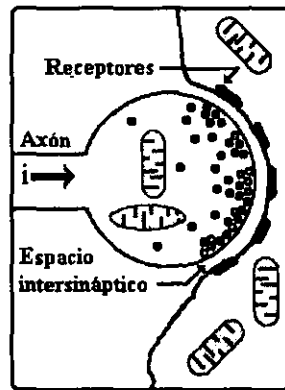


Figura 4: Sinapsis.

1.1.1 Características del impulso nervioso

El impulso nervioso puede desarrollarse como respuesta a una estimulación eléctrica, al almacenar una carga de cierta magnitud mínima, llamada *umbral*. También se le conoce como *potencial de acción*. Suele originarse en el cuerpo celular en respuesta a la actividad de las sinapsis dendríticas. Al iniciarse, el voltaje a través de la membrana del axón aumenta localmente (en la base del axón).

El fundamento físico-químico del impulso nervioso está en las diferencias de concentración de sodio y potasio a ambos lados de la membrana. Esta situación crea una diferencia de potencial de aproximadamente -70 mv (mili-volts), negativos con respecto al exterior de la célula, que se conoce como *potencial de reposo*. El fenómeno se observa midiendo la actividad eléctrica en un punto específico del axón, utilizando un osciloscopio. El paso de un impulso nervioso se manifiesta como un pico de voltaje: de -70 mv crece bruscamente hasta aproximadamente +30 mv, luego decrece hasta unos -75 mv

y después recupera más lentamente el nivel original de -70 mv. Esta última etapa en la cual se recupera más lentamente es llamada *período refractario* y mientras dura no es posible que se registre otro pico de voltaje, sin importar la amplitud de la estimulación eléctrica. Todo el proceso dura de 6 a 7 milisegundos y está ilustrado en la figura 5.

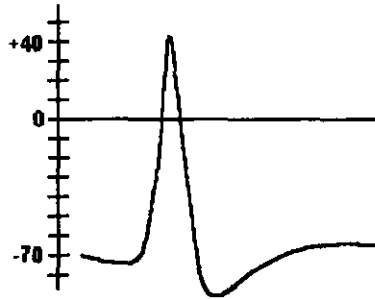


Figura 5: Gráfica del potencial de reposo.

El potencial de acción es un mecanismo eficiente en términos de la transmisión de información ya que no permite que la señal se deforme o se amortigüe, pues viaja con amplitud y forma fijas. Por otro lado, el tamaño de la señal (~ 130 mv) suprime los efectos del ruido, presente en forma de pequeñas fluctuaciones de los voltajes.

1.1.2 Marcapasos Neuronales

Algunas neuronas son capaces de generar potenciales de acción con frecuencias muy diversas, desde menos de uno hasta varios cientos de disparos por segundo. Esto es muy relevante porque todos los impulsos tienen la misma amplitud, y por lo tanto, la información que transmite una neurona está representada por el número de señales por segundo que produce. Esta codificación por frecuencias implica que, por lo menos en algunos casos, un estímulo de mayor intensidad es traducido en una mayor frecuencia de disparo. El proceso de producción de estos impulsos nerviosos está muy bien comprendido en términos de los fenómenos biofísicos subyacentes.

Espontáneamente (*marcapasos neuronales*), o en respuesta a una corriente constante aplicada, algunas células nerviosas pueden responder con un tren de potenciales de acción que se repite periódicamente (figura 6). Se

observa experimentalmente que la frecuencia de la respuesta es una función creciente de la intensidad del estímulo aplicado. La neurona actúa como un transductor, convirtiendo la señal continua de corriente en una señal oscilatoria (codificación en frecuencia).

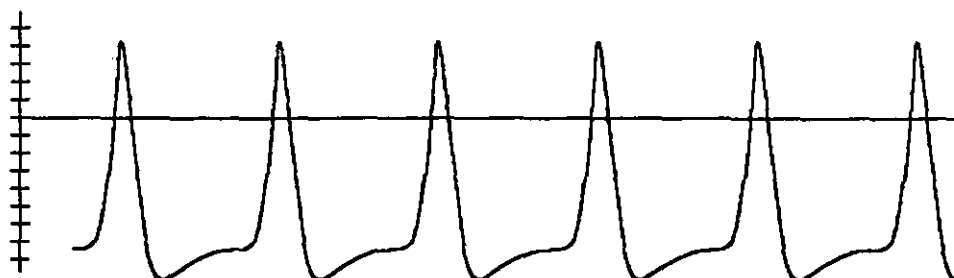


Figura 6: Tren de potenciales de acción.

Este fenómeno puede ser modelado (y comprendido) con mucha facilidad. En cambio otro problema de interés fisiológico, para comprender función de estas células, es estudiar la forma en que éstas responden a un estímulo, que ya no es constante, pero varía de una forma regular predeterminada (e.g. periódica). Esto implica conocer la secuencia de tiempos en que la célula producirá los trenes de potenciales de acción en respuesta al estímulo externo.

1.2 Modelos de Neuronas

1.2.1 Modelos con dos o más ecuaciones diferenciales

Comprender la forma en que la neurona responde a una corriente periódica aplicada no es posible sin un cuidadoso análisis matemático. Los modelos matemáticos de estos procesos involucran sistemas de ecuaciones diferenciales cuyo análisis es no trivial. Un esfuerzo importante para comprender estos procesos ha sido la búsqueda de modelos sencillos que puedan simular este tipo de fenómeno de una manera realista, pero que al mismo tiempo sea susceptible de un tratamiento y análisis convincente.

El modelo de Hodgkin y Huxley (HH) es el resultado de una rica combinación de experimentación y análisis teórico [13]. Los datos fisiológicos en los que fundamentaron su teoría fueron recolectados durante un breve intervalo de tiempo en 1949. Por este trabajo Hodgkin y Huxley obtuvieron el premio

Nobel de fisiología en 1963, y abrieron un gran horizonte de investigación en el que todavía se trabaja intensamente. Si bien el modelo HH tiene limitaciones, ha contribuido de manera fundamental a la modelación matemática en neurobiología. Interesados en modelar los cambios de permeabilidad de la membrana, estos autores concibieron la existencia de poros o canales iónicos, constituidos a su vez por ciertas partículas hipotéticas. La dinámica de las corrientes iónicas a través de estos canales y del voltaje a través de la membrana es modelada por un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales no lineales. Una fuerte limitación de este modelo es que no permite dar cuenta de los importantes fenómenos de ráfagas de potenciales de acción, que requieren tomar en cuenta elementos adicionales ([2], [24]).

Intentando construir un modelo más simple (mínimo) que reflejara las características básicas del impulso nervioso, Richard FitzHugh (1968) formuló un sistema con sólo dos ecuaciones diferenciales (una lineal y otra no lineal) que ha resultado muy útil para comprender los aspectos esenciales del fenómeno de excitabilidad. Aunque FitzHugh originalmente derivó su modelo a partir del oscilador de Van der Pol, es posible también deducir sus ecuaciones haciendo simplificaciones y límites biofísicos a partir del modelo de Hodgkin-Huxley ([1], [23], [25]). Usando este modelo, FitzHugh logró interpretar el potencial de acción, el período refractario, el estado de reposo y otras características que son fácilmente identificables en términos de la geometría del espacio de fases, [9]. El sistema constituye un modelo genérico del fenómeno de la excitabilidad de utilidad en diversos contextos de la ciencia y la ingeniería. Al modelo con ecuaciones propuesto por FitzHugh se conoce como el sistema de FitzHugh-Nagumo (FHN), porque este último autor también construyó y estudió, independientemente, un análogo electrónico de una neurona cuya dinámica obedece el mismo sistema de ecuaciones [10].

1.2.2 Modelos Geométricos

Debido a su complejidad, los sistemas no lineales, tanto de Hodgkin y Huxley, como de FitzHugh-Nagumo, no son adecuados para analizar procesos complicados como la acción de un estímulo externo cuya intensidad varía periódicamente. Es posible analizar más fácilmente este tipo de procesos mediante oscilaciones de diente de sierra con procesos de acumulación y relajación lineales. El oscilador autónomo básicamente puede representarse como un punto que se mueve entre dos líneas paralelas, L_1 , L_2 , y se refleja de acuerdo a la siguiente regla: el punto deja la línea L_1 con un ángulo α y

se dirige hacia la línea L_2 . Una vez que la alcanza, se refleja con un ángulo β , respecto a L_2 , alcanzando nuevamente la línea L_1 y así repetir el proceso (ver figura 7.A). Este oscilador será de integración y disparo cuando $\beta = \pi/2$, (ver figura 7.B). En analogía con la dinámica de las membranas excitables, llamamos *umbral* y *reposo* a las líneas L_2 y L_1 , respectivamente.

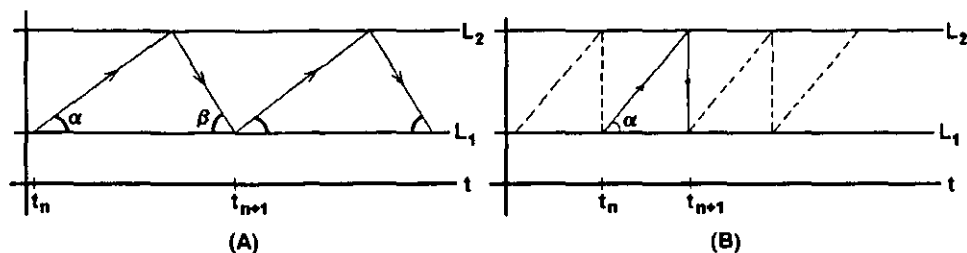


Figura 7: A) Gráfica de un modelo geométrico. B) Modelo de integración y disparo.

El forzamiento de un oscilador autónomo de este tipo puede modelarse cambiando las líneas L_1 y L_2 por las gráficas de dos *funciones de forzamiento*, f y g , que de manera natural son llamadas *función umbral* y *función de reposo*, respectivamente (ver figura 8).

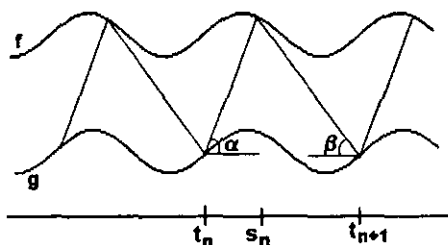


Figura 8: Oscilador de integración y disparo con umbral de disparos y piso variables.

Nos referiremos a los tiempos en que el punto del modelo alcanza el reposo como los *tiempos de disparo* del oscilador; con ellos se construye, a partir de un tiempo inicial t_0 , la secuencia de tiempos de disparo. Si f y g son continuas y acotadas, para todo número natural n dos tiempos consecutivos de disparo

están relacionados por la ecuación

$$t_{n+1} = t_n + \frac{f(s_n) - g(t_n)}{\tan \alpha} + \frac{f(s_n) - g(t_{n+1})}{\tan \beta}, \quad (1)$$

donde s_n es el tiempo, entre t_n y t_{n+1} , en el que el punto alcanza el umbral (ver figura 8). En el caso de integración y disparo con umbral constante ($\beta = \frac{\pi}{2}$ y $f(t) \equiv k$, similar a la figura 12), t_{n+1} está dado por una fórmula explícita en términos de t_n :

$$t_{n+1} = t_n + \frac{k - g(t_n)}{\tan \alpha}. \quad (2)$$

En este caso, la condición de que el proceso de descarga se considere instantáneo simplifica el estudio del modelo. Llamaremos a este tipo de procesos *neuronas de integración y disparo*.

1.2.3 La Neurona Mecánica

Existen modelos que reproducen comportamientos de las neuronas biológicas tales como la respuesta “todo o nada”, el umbral de disparos y el período refractario y en los que, debido a su simplicidad, se pueden analizar procesos más complicados. Uno de estos modelos es la *Neurona Mecánica* [5].

Su funcionamiento es el siguiente: en un extremo de una balanza se coloca un peso fijo; del otro lado se coloca un recipiente en el cual se está vertiendo agua a un ritmo constante. Cuando el peso del agua es mayor que el peso fijo en el extremo contrario, el brazo de la balanza que contiene el recipiente con el agua desciende hasta el piso; el agua se vacía en un instante, luego, el brazo con el peso vuelve a bajar y todo el proceso se inicia de nuevo (ver figura 9).

Si trazamos el volumen del agua contenido en el recipiente en función del tiempo, obtenemos la gráfica de la figura 10.

De acuerdo a la analogía de la neurona mecánica, las variaciones del potencial de membrana de la célula queda simulado por las variaciones de la cantidad de agua en el recipiente del sube y baja. Los potenciales de acción quedan representados por las descargas del recipiente.

La neurona mecánica puede ser “forzada” de una manera muy simple y conveniente: basta poner un elevador debajo del sube y baja, cuya altura esté expresada en función del tiempo por una función periódica $-A \sin(2\pi t)$,

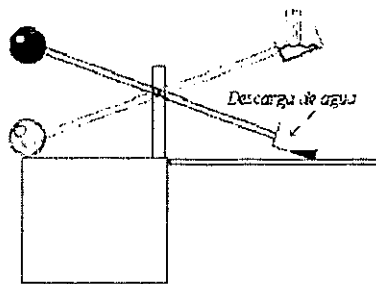


Figura 9: Neurona mecánica.

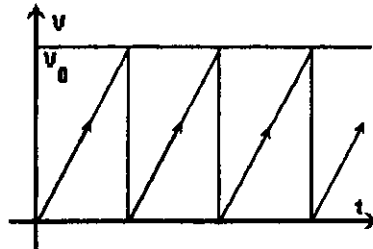


Figura 10: Disparos de la neurona mecánica. Se grafican tiempo contra cantidad de agua.

como indica la figura 11, para hacer que ahora las descargas del recipiente ocurran a diferentes niveles que posiblemente variarán periódicamente.

Suponiendo que el agua cae a una razón constante m , la gráfica del volumen de agua en el recipiente contra el tiempo podría ser como la que muestra la figura 12.

Es posible obtener la secuencia de tiempos en los que se vacía el recipiente, a partir de cualquier tiempo inicial. Para el caso de la neurona mecánica, con

$$g(t) = -A \sin(2\pi t), \quad (3)$$

de (2), resulta que tenemos

$$t_{n+1} = t_n + a + b \sin(2\pi t_n).$$

Es un hecho sobresaliente que si a este sistema mecánico se le aplica el forzamiento (3), las funciones de disparo resultan ser la familia clásica de funciones de la circunferencia (familia de Arnold).

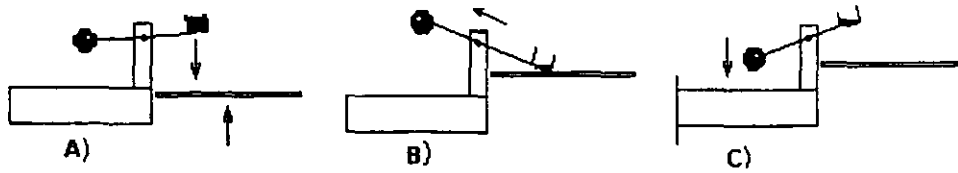


Figura 11: Neurona mecánica con umbral de disparos variable. A) La neurona ha alcanzado el umbral de disparos y comienza el proceso de descarga. B) La neurona se descarga instantáneamente al alcanzar el elevador. La carga que quede de la neurona dependerá de la altura a la que haya encontrado el elevador. C) Comienza nuevamente el proceso de carga.

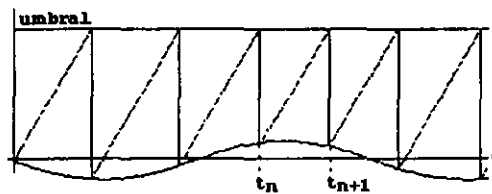


Figura 12: Disparos de la neurona mecánica sometida a un forzamiento sinusoidal.

Teniendo en cuenta que el modelo de la neurona mecánica es el más sencillo que ha podido ser concebido, la investigación actual persigue el diseño y análisis de modelos más ricos y apegados a la realidad biofísica de la neurona pero que todavía sean tratables matemáticamente. En este sentido los modelos diferenciales de integración y disparo, que estudiaremos en un capítulo próximo, constituyen un paso adelante en el estudio de estos fenómenos por medio de modelos más complejos y realistas. Como veremos, de acuerdo a éste modelo, el potencial de la neurona crece de acuerdo a una ecuación diferencial y no linealmente siguiendo un procedimiento geométrico como ocurre en la neurona mecánica.

1.2.4 Modelos Diferenciales de Neuronas de Integración y Disparo

Otra clase importante de modelos para estudiar neuronas de integración y disparo, usan una ecuación diferencial de la forma

$$\frac{dv}{dt} = F(t, v), \quad (4)$$

en lugar de un proceso geométrico. Estos modelos son particularmente útiles para estudiar los procesos de estimulación o forzamiento periódico de la neurona.

La ecuación (4) es usada para modelar el proceso de integración (o acumulación) de una variable de estado, $v(t)$, hasta que el valor umbral v_T es alcanzado y el sistema dispara una respuesta que relaja el valor de $v(t)$ a su valor de reposo, v_R , por medio de la *condición de disparo (o salto)*

$$\lim_{t \rightarrow \eta^+} v(t) = v_R \text{ en cada tiempo } \eta, \text{ para el cual } v(\eta) = v_T.$$

El sistema dispara desde el tiempo inicial η , si η es tal que la solución $v(t, \eta, 0)$ alcanza el valor umbral v_T , para alguna t mayor que η . Obsérvese que pueden existir tiempos η para los cuales el sistema nunca dispara: $v(t, \eta, 0) \neq v_T$, para toda $t > \eta$ (ver figura 18, por ejemplo). La repetición sucesiva del proceso de acumulación y relajación mediante la condición de disparo, genera la secuencia de tiempos de disparo $\{t_n\}$ (véase la figura 17).

De acuerdo al modelo de integración y disparo la variable de estado $v(t)$, en lugar de crecer a una razón constante, como en el modelo geométrico, evoluciona de acuerdo a la ecuación diferencial (4).

1.2.5 El Modelo de Keener, Hoppensteadt y Rinzel

Los modelos de neuronas de integración y disparo con acumulación lineal describen en forma aproximada la dinámica de las células nerviosas haciendo que la variable de estado, $v(t)$, evolucione siguiendo las soluciones de una ecuación diferencial lineal sujeta a un forzamiento periódico, la cual tiene como parámetros una constante de disipación γ que relaja la diferencia de potenciales a su nivel de reposo, y un estímulo externo (por ejemplo, corriente aplicada). Esto lo tratan en [15] y en [22] con el modelo matemático:

$$\frac{dv}{dt} = -\gamma v + S_0 + S_m \cos(\omega t + \phi), \quad (5)$$

$$v(t^+) = 0 \text{ si } v(t) = V_T, \quad (6)$$

donde S_0 , S_m , ω y ϕ son el promedio, la amplitud, la frecuencia y la fase, respectivamente, del estímulo periódico aplicado.

Haciendo el cambio de variables en la ecuación (5)

$$u = \frac{v}{V_T}, \quad \sigma = \frac{2\pi\gamma}{\omega}, \quad S = \frac{2\pi S_0}{\omega V_T}, \quad H = \frac{2\pi S_m}{\omega V_T}, \quad \tau = \frac{\omega t + \phi}{2\pi},$$

se tiene:

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\tau} &= \frac{du}{dt} \frac{dt}{d\tau} = \left(\frac{1}{V_T} \frac{dv}{dt} \right) \left(\frac{2\pi}{\omega} \right) \\ &= \frac{-\gamma v 2\pi}{\omega V_T} + \frac{2\pi S_0}{\omega V_T} + \frac{2\pi S_m}{\omega V_T} \cos(\omega t + \phi) \\ &= -\sigma u + S + H \cos(2\pi\tau). \end{aligned}$$

Si $v(t) = V_T$, entonces $u(\tau) = 1$. Por lo tanto, la dinámica del modelo (5) sujeto a la condición de salto (6), puede ser analizada por medio del modelo simplificado, pero dinámicamente equivalente, que llamamos *el modelo KHR*:

$$\dot{u} = -\sigma u + S + H \cos(2\pi\tau), \quad (7)$$

$$u(\tau^+) = 0, \text{ si } u(\tau) = 1, \quad (8)$$

donde σ es la nueva constante de disipación, S es el valor promedio del estímulo aplicado, y H su amplitud. El comportamiento de este modelo se caracteriza por la presencia de *oscilaciones de diente de sierra* (ver figura 13).

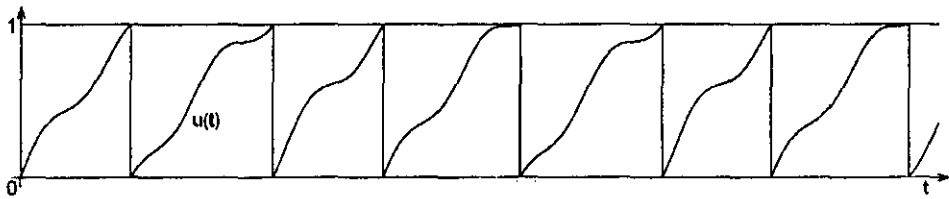


Figura 13: Oscilaciones de diente de sierra producidas por un modelo diferencial de acumulación y disparo.

En este trabajo estudiaremos la dinámica de una clase general de modelos, de la cual este modelo KHR es un caso particular.

1.3 Sistemas Dinámicos en la Circunferencia

Una vez comprendido el proceso mediante el cual una neurona representada con un modelo diferencial realiza un disparo, nos interesa conocer las características de las sucesiones de disparos generadas por ésta. Por ejemplo, es de interés detectar si a largo plazo la neurona, al recibir un forzamiento periódico externo, tiende a mostrar algún tipo de comportamiento periódico. Para esto, en lugar de considerar las sucesiones de tiempos de disparos, es de utilidad considerar las fases del forzamiento en los que la neurona realiza los disparos. De esta forma, si la neurona tiende a disparar siempre en las mismas fases del forzamiento, decimos que se ha *sincronizado* con respecto al forzamiento. Este tipo de comportamientos indican una dinámica periódica de la neurona.

Si las sucesiones de tiempos de disparos que genera la neurona son infinitas, entonces ésta define un semisistema dinámico en la recta. Al identificar cada tiempo de disparo con la fase del forzamiento en que fue realizado, la neurona genera un semisistema dinámico en una circunferencia S . El perímetro de S es igual al período del forzamiento. De esta forma, se ha definido una función de la circunferencia, que manda cada fase en su correspondiente fase de disparo.

En este trabajo y sin pérdida de generalidad, consideraremos que las neuronas son sometidas a un forzamiento periódico de período uno.

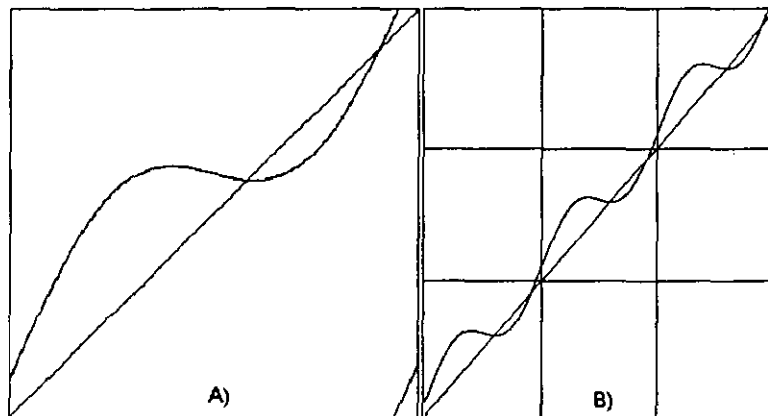


Figura 14: A) Gráfica en el toro de la función de la circunferencia $f(x) = x + 0.1 + 0.2 \sin(x) \text{ mod}(1)$. B) Un levantamiento de la misma función, en el plano.

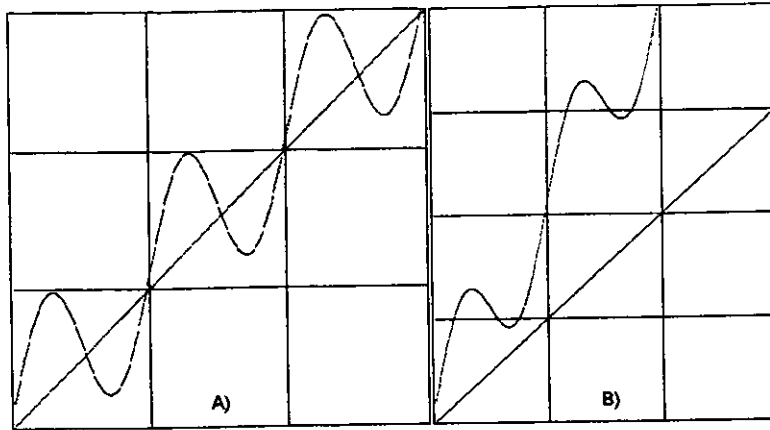


Figura 15: A. Gráfica del levantamiento de grado uno de una función de la circunferencia. B. Gráfica de un levantamiento de grado dos.

Es de interés dar algunos resultados acerca de las funciones de la circunferencia. Más formalmente:

Definición 1 Identificamos a S con el círculo de perímetro uno del plano complejo y definimos la **proyección canónica** de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} \pi : \mathbb{R} &\longrightarrow S, \\ \pi(x) &= e^{2\pi i x}. \end{aligned}$$

Las funciones de la circunferencia $f : S \rightarrow S$, cuyas iteraciones determinan el sistema dinámico en S , son representadas mediante funciones reales de variable real que reflejen las propiedades que f tiene en S . Estas funciones reales son llamadas *levantamientos*.

Definición 2 Sea f una función de la circunferencia. $F : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ es un *levantamiento* de f si satisface $\pi \circ F = f \circ \pi$. Esto es equivalente a que el diagrama

$$\begin{array}{ccc} & f & \\ S & \longrightarrow & S \\ \pi \uparrow & & \uparrow \pi \\ \mathbb{R} & \longrightarrow & \mathbb{R} \\ & F & \end{array}$$

conmute.

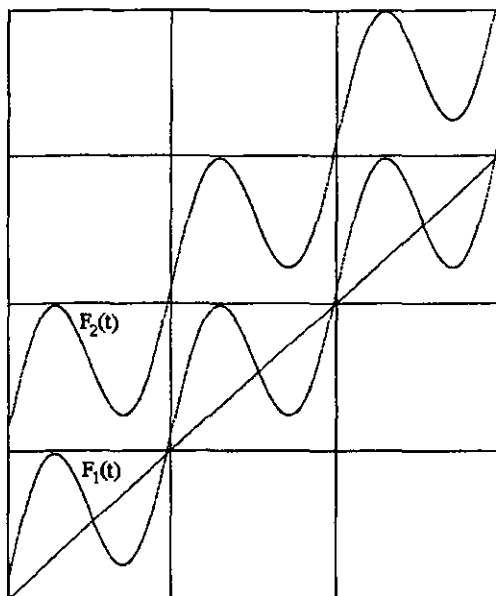


Figura 16: $F_1(t)$ y $F_2(t)$ son dos levantamientos continuos de una misma función de la circunferencia.

Notemos que si F es un levantamiento de f , la condición $\pi \circ F = f \circ \pi$ implica que para toda x , $F(x+1) = F(x) + k$, para alguna constante $k \in \mathbb{Z}$. La constante k es llamada el *grado* del levantamiento. En la figura 14 es ilustrada esta propiedad de los levantamientos. En la figura 15 se ilustran dos levantamientos de distintos grados. La figura 16 ilustra la proposición 3.

Proposición 3 *Todo levantamiento determina una única función de la circunferencia y todos los levantamientos continuos de una función f continua difieren entre sí por una constante entera. [8].*

Definición 4 *Sea f una función de la circunferencia, continua de grado uno y monótona creciente, y F un levantamiento de f . El límite*

$$\rho(f) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F^n(t)}{n} \pmod{1}. \quad (9)$$

es llamado el número de rotación de f .

Algunas propiedades básicas del número de rotación son enunciadas en el siguiente teorema [18]:

Teorema 5 Sea f una función de S continua, de grado uno y monótona creciente y F un levantamiento de f . Entonces:

i) $\rho(f)$ es independiente de x y del levantamiento F .

ii) $\rho(f)$ es racional si y sólo si f tiene puntos periódicos

iii) Si f_λ es una familia de funciones que dependen continuamente del parámetro λ , entonces $\rho(f_\lambda)$ depende continuamente de λ .

2 Sistemas de Acumulación Lineal

Generalizando el modelo sinusoidal de Keener, Hoppensteadt y Rinzel

$$\dot{u} = -\sigma u + S + H \cos(2\pi\tau)$$

presentado en la sección 1.2.5, en este capítulo consideramos el modelo de integración y disparo gobernado por una ecuación diferencial lineal de la forma

$$\dot{u} = -\sigma u + g(t, \lambda), \quad (10)$$

junto con la condición de salto

$$u(t^+) = 0 \text{ si } u(t) = 1, \quad (11)$$

donde supondremos que $\lambda = (\lambda_1, \dots, \lambda_n)$ es un vector de parámetros, $\sigma > 0$ y que la función g es analítica con respecto a t y $g(t+1, \lambda) = g(t, \lambda)$ para toda t y λ . Nos referiremos a éste como el *Modelo de Acumulación Lineal (MAL)*. Cuando no sea necesario enfatizar la dependencia de la función g respecto a los parámetros, escribiremos simplemente $g(t)$ para simplificar la notación.

En las siguientes secciones, se hará el análisis de la dinámica de estos sistemas utilizando los sistemas dinámicos subyacentes en la circunferencia. En ellas se estudian con detalle la topología del dominio de las funciones de disparos y sus propiedades de regularidad.

2.1 Funciones de Disparo

Denotamos como $u(t; t_0, u_0)$ a la solución $u(t)$ de la ecuación (10) tal que $u(t_0) = u_0$. El valor $u \equiv 1$ es llamado *umbral de disparo* y está determinado por la condición (11). Decimos que el sistema *dispara* a partir de la condición inicial τ si existe un tiempo $t > \tau$ tal que $u(t; \tau, 0) = 1$ siendo $u(\cdot; \tau, 0)$ la solución de la ecuación (10) que en el tiempo τ vale 0. El mínimo t que cumple eso es llamado el *tiempo de disparo* del sistema a partir de la condición inicial τ . Las sucesiones de disparos del sistema (10) y (11) están dadas por las iteraciones de una función

$$a : D_a \subseteq \mathbb{R} \longrightarrow \mathbb{R},$$

donde

$$D_a = \{\tau \in \mathbb{R} : \exists t > \tau : u(t; \tau, 0) = 1\}$$

y la función a está dada por:

$$a(\tau) = \min \{t > \tau : u(t; \tau, 0) = 1\}. \quad (12)$$

Las sucesiones de tiempos de disparo están determinadas mediante la regla:

$$\begin{aligned} t_0 &= \tau, \\ t_n &= a^n(\tau), \end{aligned} \quad (13)$$

para toda $n \in \mathbb{N}$, tal que $a^{n-1}(\tau) \in D_a$. En la figura 17 se ilustra una sucesión de disparos.

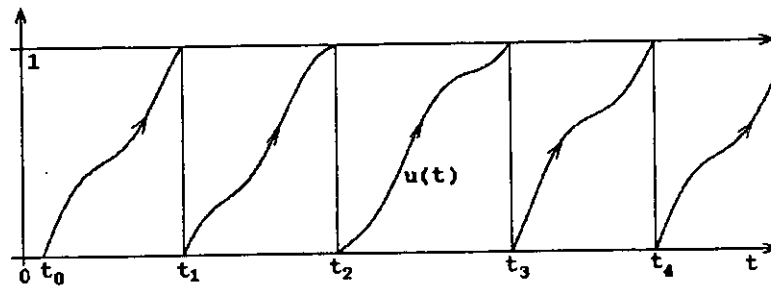


Figura 17: Sucesión de disparos. Modelo KHR con $\sigma = 0.375$, $S = 1$, $H = 0.5$.

Definición 6 La función $a(t)$, generadora de las sucesiones de disparos, es llamada la **función de disparos del sistema**.

Teorema 7 Si para todo tiempo inicial, τ , el sistema dispara, entonces

- i) Las sucesiones de disparo $\{t_n\}$ son las órbitas de un semi-sistema dinámico discreto en \mathbb{R} .
- ii) $t_n \rightarrow \infty$ cuando $n \rightarrow \infty$.

Cada condición inicial τ en \mathbb{R} , da lugar a una sucesión distinta $\{t_n\}$ de tiempos de disparo, la cual codifica la respuesta del sistema al forzamiento periódico.

Una importante simplificación en el análisis resulta al considerar, en lugar de la sucesión de tiempos de disparos, $\{t_n\}$, la sucesión de *fases* de disparos, $\{x_n\}$, donde $x_n = t_n \bmod 1$. Esta no contiene toda la información que da la sucesión $\{t_n\}$, pero nos permite conocer en qué fases del ciclo del forzamiento ocurren los disparos del sistema.

Teorema 8 *La función de disparos, a , satisface*

$$D_a = D_a + 1$$

donde D_a denota el dominio de la función a y

$$D_a + 1 = \{t : t = t' + 1, \text{ con } t' \in D_a\}.$$

Además,

$$a(t + 1) = a(t) + 1, \forall t \in D_a.$$

El caso en que $D_a = \mathbb{R}$ es el que interesa para el estudio del fenómeno de la sincronización, pues en caso contrario, las secuencias de disparos son finitas. Cuando $D_a = \mathbb{R}$, el teorema 8 garantiza que la función directa de disparo a , es un levantamiento de una función de la circunferencia S . Si

$$\alpha : S \rightarrow S$$

es la función de S de la cual a es levantamiento, entonces la sucesión de fases de disparo a partir de una fase inicial x_0 está dada por

$$x_n = \alpha^n(x_0).$$

Definición 9 *La función α es llamada la **función de fases de disparo**.*

Proposición 10 *Si para todo tiempo inicial τ , el sistema dispara, las sucesiones de fases de disparos son las órbitas de un semi-sistema dinámico en la circunferencia.*

2.2 Topología del Dominio de la Función de Disparos

2.2.1 Dominio de la Función de Disparos

En la sección anterior fue definido el dominio de la función de disparos, D_a . Una pregunta natural es: ¿Dado cualquier subconjunto de \mathbb{R} , éste será el D_a de algún MAL?. Por ejemplo, el dominio de la función de disparos $a(t)$ puede ser vacío, como se muestra en la figura 18, puesto que la neurona no dispara desde alguna condición inicial.

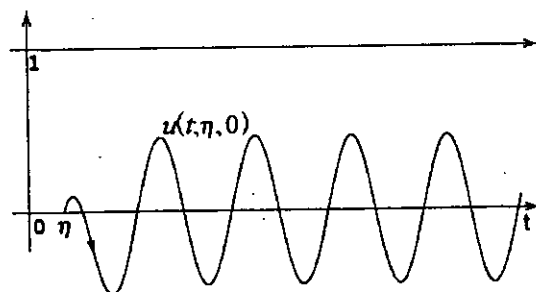


Figura 18: Para ninguna condición inicial el sistema dispara, pues las soluciones de la ecuación diferencial nunca alcanzan el umbral (por lo tanto, la sucesión de tiempos de disparos es vacía). Modelo KHR con $\sigma = 4$, $S = 0$ y $g(t) = 4\text{sen}(2\pi t)$.

Este ejemplo nos muestra la importancia que tiene el poder determinar si las soluciones de la ecuación diferencial que gobierna al MAL alcanzan en algún momento el umbral de disparos. Por esto, una herramienta indispensable para nuestro análisis futuro es la demostración de la existencia de una solución de la ecuación diferencial que resulta ser un atractor para las demás soluciones. Esto queda precisado en el siguiente teorema:

Teorema 11 *La ecuación diferencial 10*

$$\dot{u} = -\sigma u + g(t, \lambda)$$

tiene una solución $\varphi(t)$, periódica de período uno, que es globalmente asintóticamente estable y tiene promedio

$$\varphi_0 = \frac{g_0}{\sigma}, \quad (14)$$

donde $g_0 = \int_0^1 g(s) ds$. Además, las soluciones $u(t; 0, \eta)$ de la ecuación diferencial (10) convergen monótonamente al atractor periódico $\varphi(t)$.

Una vez conocida la existencia de la solución atractora periódica $\varphi(t)$, no es difícil imaginar más posibilidades para el dominio de la función de disparos D_a . Las figuras 19 y 20 muestran que el D_a también puede ser discreto.

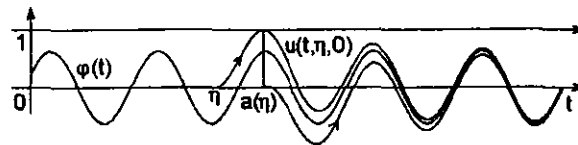


Figura 19: Modelo KHR con $\sigma = 1.62$, $S = 0.3$, $H = 4$. El dominio de la función a de disparos resulta ser discreto, pues la solución que determina el disparo es tangente en $u = 0$ y en $u = 1$.

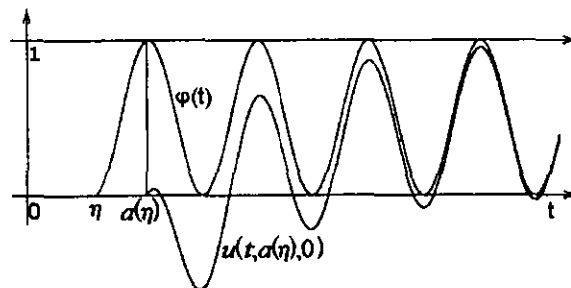


Figura 20: La solución periódica $\varphi(t)$ toca al eje t y al umbral ($u \equiv 1$) de forma tangente. Por la unicidad de las soluciones, D_a consiste únicamente de los puntos donde $\varphi(t) = 0$.

En la figura 21, el dominio de la función de disparos a está compuesto por la unión de intervalos cerrados.

Los ejemplos anteriores muestran que D_a puede ser vacío, discreto o unión de intervalos cerrados. Otra posibilidad es que el D_a sea todo \mathbb{R} y el sistema dispare desde cualquier condición inicial. En la figura 22 se muestra un ejemplo.

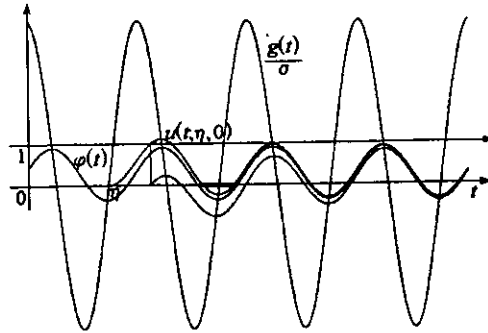


Figura 21: Modelo KHR con $\sigma = 1.0853$, $S = 0.3$, $H = 4$. El dominio de la función a está compuesto por la unión de intervalos cerrados. Uno de estos se muestra sombreado en el eje de t .

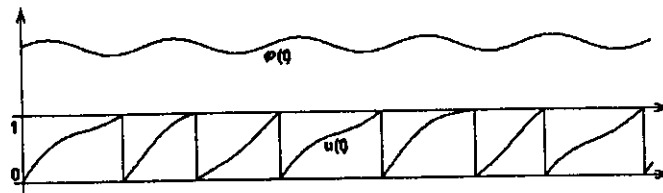


Figura 22: Como $\varphi(t) > 1 \forall t$, $D_a = \mathbb{R}$, pues las soluciones $u(t; \eta, 0)$ de la ecuación diferencial deben de converger al atractor periódico. Modelo KHR con parámetros $\sigma = 1$, $S = 2$, $H = 0.75$.

El siguiente teorema es fundamental y prueba la generalidad de las observaciones motivadas por los ejemplos exhibidos al inicio de esta sección. Este teorema provee una clasificación abstracta y general.

Teorema 12 D_a es cerrado y:

i) $D_a = \mathbb{R}$ ó

ii) $D_a = \emptyset$ ó

iii) $D_a = \bigcup_{n \in \mathbb{Z}} I + n$, donde I es unión finita de intervalos cerrados y $\bigcup_{n \in \mathbb{Z}} I + n = \{t : t = t' + n, \text{ con } t' \in I\}$.

Este teorema fue conjeturado originalmente en [16]. Su demostración se dará en la sección 2.2.5. En las siguientes dos secciones se darán condiciones para determinar cuándo el D_a de un MAL está en el caso i), ii) o iii).

2.2.2 $D_a = \mathbb{R}$

El siguiente teorema nos da condiciones suficientes y necesarias para garantizar que el oscilador dispare desde cualquier condición inicial.

Teorema 13 $\varphi(t_0) > 1$ para algún $t_0 \in \mathbb{R}$ si y sólo si $D_a = \mathbb{R}$.

Este último caso es de gran interés en las aplicaciones, pues cuando uno estudia sistemas con parámetros, un problema importante es determinar la región del espacio de parámetros donde $D_a = \mathbb{R}$ y por lo tanto el oscilador se mantiene con vida permanentemente. Como veremos más adelante (sección 2.2.4), si no se cumple la hipótesis del teorema 13, el oscilador no dispara o todas las sucesiones de disparos terminan en tiempo finito. De acuerdo con este último teorema y con el teorema 8, tenemos el siguiente corolario:

Corolario 14 a es el levantamiento de una función de la circunferencia si y sólo si $\max \varphi(t) > 1$.

2.2.3 $D_a \neq \mathbb{R}$

El teorema 13 es importante para estudiar sistemas que involucran parámetros. Más adelante lo aplicaremos al modelo KHR (7) para determinar las regiones del espacio de parámetros donde el sistema siempre dispara. Para ejemplificar esta situación, más adelante aplicaremos este teorema al modelo KHR, en la sección 4.1.2. Sería deseable tener condiciones necesarias en términos de la capacitancia σ y del forzamiento $g(t)$ del sistema para asegurar que $D_a = \emptyset$ o que $D_a = \bigcup_{n \in \mathbb{Z}} I + n$. Sin embargo, este es un problema difícil.

Equivalentemente al teorema 13 tenemos:

Proposición 15 $D_a \neq \emptyset$ implica que $\max \varphi(t) > 1$ o $\min \varphi(t) \leq 0$.

El recíproco de la proposición 15 es falso (ver figura 24).

Proposición 16 $\emptyset \neq D_a \neq \mathbb{R}$ implica que $\max \varphi(t) \leq 1$ y $\min \varphi(t) \leq 0$.

El contraejemplo de la figura 23 también prueba que el recíproco de esta proposición es falso.

Como hemos visto, puede ocurrir que para algunos tiempos iniciales $\tau \in \mathbb{R}$, el sistema no dispare (D_a es entonces un subconjunto propio de \mathbb{R}). En este caso, de acuerdo a los siguientes teoremas, las sucesiones de tiempos

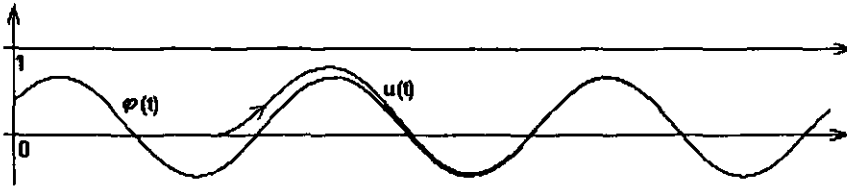


Figura 23: Ilustración de que $\max \varphi(t) \leq 1$ y $\min \varphi(t) \leq 0$ no implican que $\emptyset \neq D_a \neq \mathbb{R}$. $\sigma = 3$, $S = 0.3$, $H = 4$.

de disparo no definirían un semisistema dinámico restringido al dominio D_a donde el sistema sí dispara.

El siguiente teorema es importante, pues relaciona la solución periódica atractora con la curva de extremos:

Teorema 17 Consideremos la ecuación diferencial 10

$$\dot{u} = -\sigma u + g(t, \lambda).$$

Entonces

- i) La solución periódica $\varphi(t)$ alcanza sus valores máximos y mínimos sobre la curva $u(t) = \frac{g(t)}{\sigma}$.
- ii) El valor promedio de $\varphi(t)$ coincide con el valor promedio de $\frac{g(t)}{\sigma}$.
- iii) Se tienen las siguientes desigualdades:

$$\min \frac{g(t)}{\sigma} \leq \min \varphi(t) \leq \max \varphi(t) \leq \max \frac{g(t)}{\sigma}.$$

Si en alguna de ellas se cumple la igualdad, entonces también se cumple en todas las demás y entonces el forzamiento $g(t)$ y la respuesta $\varphi(t)$ son constantes y cumplen $\varphi(t) \equiv \frac{g(t)}{\sigma}$.

En la figura 24 se ilustran las propiedades enunciadas en el teorema 17.

De los resultados de la sección anterior se sigue que

$$\max_{t \in \mathbb{R}} \varphi(t) \geq \varphi_0 = \frac{g_0}{\sigma}$$

y por lo tanto tenemos:

Corolario 18 $g_0 > \sigma$ es una condición suficiente (pero no necesaria) para que $D_a = \mathbb{R}$.

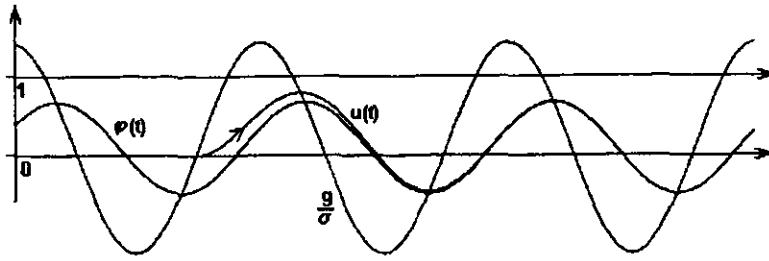


Figura 24: Ilustración de la relación entre la curva de extremos $\frac{g(t)}{\sigma}$ y el atractor periódico $\varphi(t)$. $\sigma = 3$, $S = 0.3$, $H = 4$.

Esta condición es muy útil, ya que puede ser verificada sin resolver la ecuación diferencial. Es ilustrada en la figura 25.

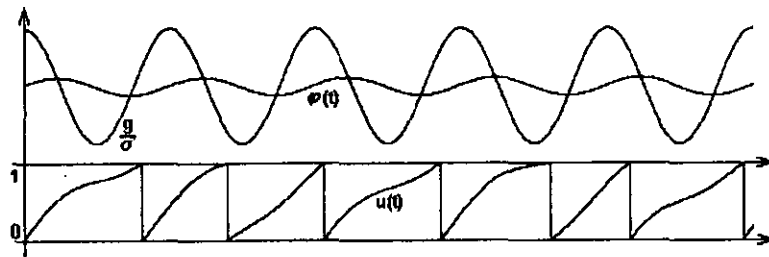


Figura 25: Ilustración de que si $g_0 > \sigma$, entonces $D_a = R$. Como los valores de los parámetros son $\sigma = 1$, $S = 2$, $H = 0.75$, entonces $\frac{g_0}{\sigma} = 2$, y por lo tanto, el sistema siempre dispara.

La proposición 19 es un caso particular de la proposición 16 ($\min \varphi(t) \leq 0$ implica que $\min g(t) < 0$, ver teorema 17), pues de acuerdo a lo que hemos dicho, tiene la ventaja de ofrecer condiciones (necesarias), directamente en términos del forzamiento, para garantizar que D_a es la unión numerable de intervalos cerrados contenidos propiamente en \mathbb{R} .

Proposición 19 $\emptyset \neq D_a \neq \mathbb{R}$ implica que $\min g(t) < 0$.

También, como una consecuencia del teorema 17, tenemos:

Proposición 20 $\max g(t) < \sigma \implies D_a = \emptyset$.

2.2.4 Muerte del Oscilador

En esta sección investigaremos condiciones necesarias y suficientes para que el fenómeno de “muerte del oscilador” (ver figura 26) se produzca. Veremos por ejemplo que esta situación no puede presentarse cuando el dominio de la función de disparos es todo \mathbb{R} , situación que ha quedado perfectamente caracterizada con los teoremas de la sección anterior.

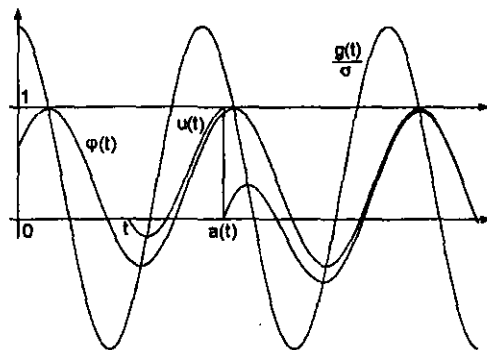


Figura 26: Como las soluciones, $\varphi(t)$ y $u(t)$, de la ecuación diferencial no pueden cruzarse, a partir de t se produce un solo disparo en el tiempo $a(t)$ y después ocurre el fenómeno de “muerte del oscilador”. $\sigma = 3.5$, $S = 1$, $H = 5$.

Teorema 21 D_a es un subconjunto propio de \mathbb{R} si y sólo si todas las sucesiones de disparo son finitas (el sistema produce solamente un número finito de disparos) o vacías (D_a es vacío y el sistema no dispara).

Demostración. Si el sistema desde ninguna condición inicial dispara entonces $D_a = \emptyset \subsetneq \mathbb{R}$. Si $\emptyset \neq D_a \subsetneq \mathbb{R}$ entonces, por la proposición 16, $\max \varphi(t) < 1$, pues de lo contrario $D_a = \mathbb{R}$. También $\min \varphi(t) < 0$, de lo contrario, por la proposición 15, $D_a = \emptyset$. Dado $\tau \in D_a$, la gráfica de la solución $u(t; \tau, 0)$ alcanza sus valores máximos relativos sobre la curva $x(t) = \frac{g(t)}{\sigma}$ y como $\max g(t) > \sigma$ (de lo contrario, por la proposición 20, $D_a = \emptyset$) el máximo de la curva $x(t) = \frac{g(t)}{\sigma}$ rebasa el umbral $u = 1$. El primer valor máximo que tiene la solución $u(t; \tau, 0)$ después del tiempo τ ocurre en un tiempo $T \geq a(\tau)$, si no fuera así tendríamos que $u(T; \tau, 0) < 1$ y de esto se seguiría que $u(t; \tau, 0) < 1 \forall t > T$ por la convergencia monótona de las soluciones al atractor periódico φ , contradiciendo que $\tau \in D_a$. Entonces concluimos que

cuando $\tau \in D_a \subsetneq \mathbb{R}$, tenemos $a(\tau) \leq T \leq T_\varphi$, siendo T_φ el primer tiempo mayor que τ en el cual φ alcanza un máximo (relativo). Se sigue que la sucesión $a^n(\tau)$ está acotada por T_φ y como por el teorema 7 no puede tener puntos de acumulación, ésta tiene que ser finita.

Recíprocamente, si la sucesión $t_n = a^n(t_0)$ es finita, es porque existe $t_k \in D_a$ tal que $a(t_k) \notin D_a$ y entonces $D_a \subsetneq \mathbb{R}$. \square

Corolario 22 *No pueden coexistir sucesiones de disparos finitas con infinitas. Esto es, si alguna condición inicial da lugar a una sucesión infinita, entonces toda sucesión de disparos es infinita y, si alguna condición inicial da lugar a una sucesión finita, entonces cualquier otra condición inicial dará lugar a alguna sucesión finita o vacía (a partir de esa condición inicial el sistema no dispara).*

Demostración. Es inmediata del teorema 21. Observemos las gráficas de la figura 27. El caso 1 no puede darse debido a que el máximo de la solución $u(t)$ tiene que ocurrir para un tiempo posterior al de disparo. En el caso 2 el máximo de $u(t)$ ocurre antes que el máximo de $\varphi(t)$, ya que tiene que estar entre el máximo de $\frac{g(t)}{\sigma}$ y el máximo de $\varphi(t)$. \square

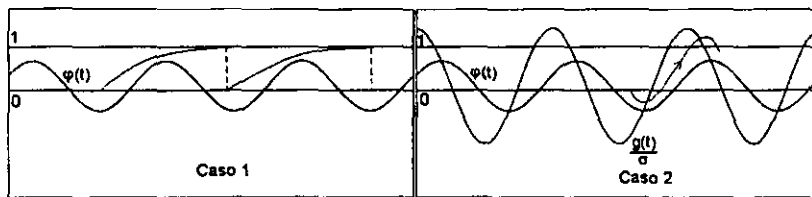


Figura 27: Casos del Corolario 22.

Observación 23 *La ecuación diferencial*

$$\dot{u} = -\sigma u + g(t, \lambda)$$

que determina el modelo de integración y disparo que estamos estudiando es lineal y en principio, mediante el uso de un factor de integración, es posible encontrar una expresión analítica para sus soluciones, en términos de cuadraturas. En muchos casos (e.g: los modelos con forzamiento sinusoidal) puede obtenerse una expresión analítica, en términos de funciones elementales, para la solución periódica atractora $\varphi(t)$. Comúnmente, el oscilador

involucra una serie de parámetros $\lambda = (\lambda_1, \dots, \lambda_n)$, de los cuales dependerá también el atractor periódico: $\varphi = \varphi(t; \lambda)$. Las ecuaciones $\max |\varphi(t; \lambda)| = 1$ y $\min |\varphi(t; \lambda)| = 0$ determinarán variedades V_M y V_m de codimensión 1 en el espacio de parámetros (ver figura 28). Cada una de estas variedades dividirá el espacio de parámetros en dos regiones. Por el teorema 13, de un lado de la variedad V_M tendremos la región del espacio de parámetros donde se cumple la condición $\max |\varphi(t; \lambda)| \leq 1$ y en esta región tendremos que D_a es vacío o la unión numerable de intervalos cerrados cuya unión está contenida propiamente en \mathbb{R} . Por el teorema 21 sabemos que si $D_a \neq \mathbb{R}$, todas las sucesiones de tiempos de disparos terminan en tiempo finito (“muerte del oscilador”). De la proposición 15, se sigue que

$$\max |\varphi(t; \lambda)| \leq 1 \text{ y } \min |\varphi(t; \lambda)| > 0 \quad (15)$$

implica que $D_a = \emptyset$. Entonces tenemos que del lado de V_m donde $\min |\varphi(t; \lambda)| > 0$ se cumplirá que $D_a = \emptyset$. Como las condiciones (15) no son necesarias para que $D_a = \emptyset$ (el recíproco de la proposición 15 no es válido) entonces, para garantizar que $\emptyset \neq D_a \neq \mathbb{R}$, deben cumplirse las condiciones (15) más alguna otra condición adicional. Un análisis de la figura 24 sugiere una forma en que esta condición podría formularse, pero en el presente trabajo no nos hemos desviado en esta dirección, pues no es relevante para los estudios de sincronización que interesan en las aplicaciones.

2.2.5 Demostración del Teorema 12

En esta sección se dará la demostración del teorema 12.

Lema 24 Sea $f : I \rightarrow \mathbb{R}$ una función analítica y sea $\{\tau_n\}_{n=1}^{\infty} \subset I$ una sucesión tal que $\tau_n < \tau_{n+1}$ y $\tau_n \rightarrow \tau^*$. Si $f(\tau_n) = 0 \forall n = 1, 2, \dots$, entonces $f \equiv 0$ en I .

Demostración. Probaremos que $f^{(k)}(\tau^*) = 0$, probando por inducción que, para cada $k \in \mathbb{Z}$, existe una sucesión creciente $\{\tau_n^k\}_{n=1}^{\infty} \subset I$, la cual tiende a τ^* , tal que $f^{(k)}(\tau_n^k) = 0$.

Para $k = 0$, esta es justamente la hipótesis del lema. Supongamos que para $k \geq 0$ la hipótesis de inducción es cierta. Por el teorema del valor medio, existe un τ_n^{k+1} con $\tau_n^k < \tau_n^{k+1} < \tau_{n+1}^k$ tal que

$$f^{(k)}(\tau_{n+1}^k) - f^{(k)}(\tau_n^k) = f^{(k+1)}(\tau_n^{k+1}) (\tau_{n+1}^k - \tau_n^k).$$

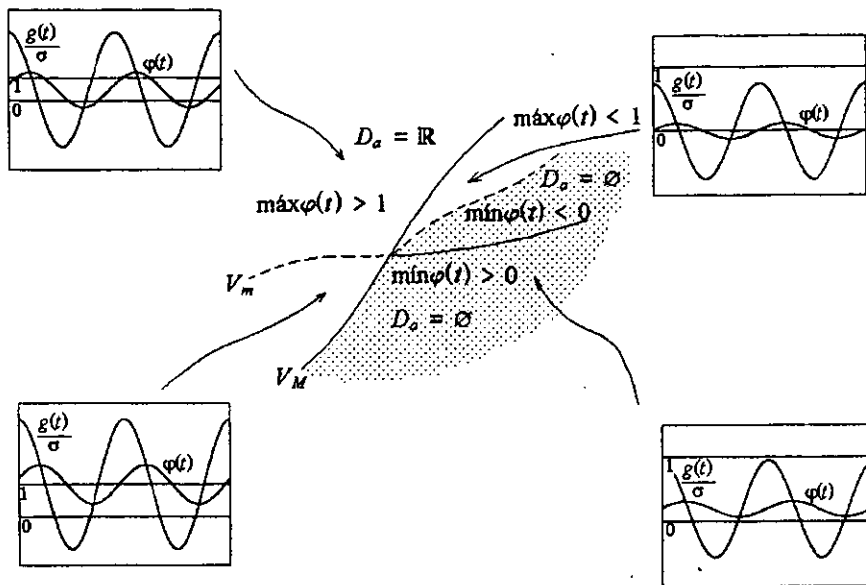


Figura 28: Partición pictórica del espacio de parámetros. Para cada región se muestra un dibujo representativo del comportamiento de las curvas $\frac{g(t)}{\sigma}$ y φ .

Entonces $f^{(k+1)}(\tau_n^{k+1}) = 0$ y obviamente $\tau_n^{k+1} \rightarrow \tau^*$.

Por la continuidad de f y de todas sus derivadas, tenemos que $f^{(k)}(\tau^*) = 0 \forall k = 0, 1, 2, \dots$ Puesto que f es analítica, esta debe de ser constante e igual a cero. \square

Observación 25 Por el lema 24, siendo analítica $g(t)$, se tiene que cualquier solución $u(t)$ de (10), que no sea constante, tiene un número finito de puntos críticos en cualquier intervalo acotado.

Demostración (del teorema 12). Si $D_a = \mathbb{R}$, entonces es cerrado y no hay nada que probar. Supongamos $D_a \neq \mathbb{R}$ y sea φ el atractor global, por el teorema 13, $\max \varphi(t) \leq 1$.

Si $\varphi(t)$ es constante y menor o igual a uno, entonces ninguna solución $u(t; \tau, 0)$ puede alcanzar el umbral de disparos $x \equiv 1$, ya que no puede intersectar a la solución constante $\varphi(t)$. Por lo tanto $D_a = \emptyset$. Supongamos que $\varphi(t)$ no es constante.

Observación 26 Si τ es tal que $u(t_0; \tau, 0) < \varphi(t_0)$ para alguna t_0 , si existe t_1 tal que $u(t_1; \tau, 0) \geq 1$, la función continua $h(t) = \varphi(t) - u(t; \tau, 0)$ es tal que $h(t_0) > 0$ y $h(t_1) \leq 0$ contradiciendo la unicidad de las soluciones, por lo tanto, $u(t; \tau, 0) < 1$ para toda t y, entonces, $\tau \notin D_a$. Así, si $\tau \in D_a$, $u(t; \tau, 0) \geq \varphi(t)$ para toda $t \in \mathbb{R}$.

Observación 27 Sea $\tau \in D_a$. Entonces $\tau \in [a(\tau) - 1, a(\tau)]$. En efecto, por el teorema 12

$$u(a(\tau) - 1; \tau, 0) > u(a(\tau); \tau, 0) = 1,$$

de donde si $\tau < a(\tau) - 1$ existe $s \in (\tau, a(\tau) - 1)$ tal que $u(s; \tau, 0) = 1$ contradiciendo la definición de $a(\tau)$, por lo tanto $\tau \geq a(\tau) - 1$

Definición 28 Llamamos **puntos extremos** de la gráfica de una función derivable $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ a aquellos puntos $(t_c, f(t_c))$ para los cuales $f'(t_c) = 0$.

Lema 29 Sea g analítica y no constante y sea $u(t; t_0, u_0)$ la solución general de la ecuación diferencial (10), con $\sigma > 0$. Entonces (ver figura 29), se cumplen las siguientes afirmaciones:

- 1) Los puntos extremos de toda solución $u(t; t_0, u_0)$, se encuentran sobre la gráfica de la función $\frac{g(t)}{\sigma}$ y recíprocamente, todo punto sobre la gráfica de $\frac{g(t)}{\sigma}$ es un punto crítico de alguna solución de la ecuación (10).
- 2) $\frac{g(t)}{\sigma}$ es creciente (decreciente) alrededor de t_c si y sólo si $u(t; t_c, \frac{g(t_c)}{\sigma})$ alcanza un mínimo (máximo) local en t_c .
- 3) $\frac{g(t)}{\sigma}$ tiene un máximo (mínimo) local en t_c si y sólo si $u(t; t_c, \frac{g(t_c)}{\sigma})$ es decreciente (creciente) alrededor de t_c y este es un punto de inflexión de la solución.

En la figura 29 se ilustran las propiedades enunciadas en el lema 29.

Observación 30 Si $D_a \neq \emptyset$ entonces $\max \frac{g}{\sigma} > 1$. Esto se debe a que, si $\tau \in D_a$ entonces $u(a(\tau), \tau, 0) = 1$, de donde esta solución crece de 0 a 1; pero nuevamente debe descender para acercarse al atractor $\varphi(t)$, lo que implica que tiene un máximo local mayor o igual a 1. Por el lema 29 existe t tal que $\frac{g(t)}{\sigma} > 1$.

Sea

$$A = \left\{ t \in [0, 1] : \frac{g(t)}{\sigma} = 1 \text{ y } \frac{g}{\sigma} \text{ es decreciente en } t \right\}$$

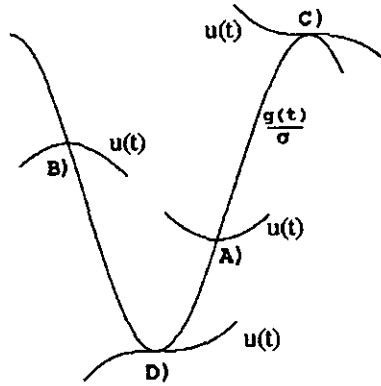


Figura 29: Representación pictórica en A) y en B) de las posibilidades para los casos del inciso 2) y en C) y en D) para los casos del inciso 3) del lema 29.

(ver el lema 29). Por ser g analítica, por la observación 26, A es un conjunto finito no vacío, digamos $a = \{t_1, \dots, t_k\}$. Todas las soluciones $u(\cdot; t_j, 1)$ alcanzan un máximo local en el correspondiente t_j , para $1 \leq j \leq k$, y de entre ellas hay una que es la menor, sea $v(t)$ tal solución ($u(t; t_j, 1) \geq v(t)$ para toda t y para toda $j = 1, \dots, k$) y sea $t^* \in \{t_1, \dots, t_k\}$ tal que $v(t^*) = 1$ y siendo la mayor t con tal propiedad.

Observación 31 Por la observación 27, si $D_a \neq \emptyset$ entonces existe $t \in [t^* - 1, t^*]$ tal que $v(t) = 0$.

Continuando con la demostración del teorema 12, tenemos dos posibilidades:

- a) Para toda $t < t^*$, $v(t) > 0$.
- b) Existe $t < t^*$ tal que $v(t) \leq 0$.

En el caso a) tenemos $D_a = \emptyset$. En efecto, supongamos por un momento que $D_a \neq \emptyset$ y sea $\tau \in D_a$. La solución $u(t; \tau, 0)$ tiene un máximo mayor o igual a 1 alcanzado en un tiempo mayor o igual a $a(\tau)$, y después de ese máximo debe descender por debajo de la recta $x = 1$, pues converge al atractor periódico φ . Como todo el descenso ocurre en la región por encima de la gráfica de $\frac{g}{\sigma}$, es decir $u(t; \tau, 0) > \frac{g(t)}{\sigma}$, entonces entre $a(\tau)$ y donde esta solución encuentra nuevamente la recta $x = 1$, se tiene que $\frac{g}{\sigma}$ interseca, en forma descendente, la recta $x = 1$, digamos en el punto $(t', 1)$. Trasladando, si es necesario, la solución $u(t; \tau, 0)$ podemos suponer que $t' \in [0, 1]$, así

tenemos que $v(t) \leq u(t; t', 1) \leq u(t; \tau, 0)$ para toda t , por lo tanto $v(\tau) \leq u(\tau; \tau, 0) = 0$. Como $t' \geq a(\tau) > \tau$ y $v(t') \leq 1$, $t' \leq t$, tenemos que $\tau < t^*$ contradiciendo la suposición del caso a).

Es claro que en el caso b) el dominio no es vacío. Sea $t_* \leq t^*$ tal que $u(t; t_*, 1) = v(t)$, es decir, t_* es un tiempo de disparo por el que pasa la solución $v(t)$. Probaremos que D_a es de la forma iii) del teorema. Para simplificar la notación, denotaremos por $\bar{v}(t)$ a la función v restringida al intervalo $(-\infty, t_*]$. Como \bar{v} es continua, el conjunto

$$\bar{v}^{-1}(-\infty, 0] = \{t < t_* : v(t) \leq 0\}$$

es cerrado (en \mathbb{R}). Las componentes conexas de $\bar{v}^{-1}(-\infty, 0]$ son intervalos cerrados (posiblemente degenerados en un punto). Sea

$$C = \{t_* - 1 \leq t < t_* : v(t) \leq 0\} = \bar{v}^{-1}(-\infty, 0] \cap [t_* - 1, t_*].$$

C es cerrado, por la observación 31, no vacío y, por ser v analítica, por la observación 26, es unión finita de intervalos cerrados. Es claro que $C \subset D_a$, pues si $\tau \in C$, entonces $u(t; \tau, 0) \geq v(t)$ y por tanto $u(t_*; \tau, 0) \geq 1$.

Si $\tau \in D_a$, existe i , entero, tal que el máximo local de $u(t; \tau, 0)$, justo después de $a(\tau)$, se alcanza en el intervalo $[0, 1] + i$ de donde la solución $u(t; \tau - i, 0)$ alcanza un máximo local en $[0, 1]$. Por la definición de la solución v ,

$$u(t; \tau - i, 0) \geq v(t),$$

de donde $v(\tau - i) \leq u(\tau - i; \tau - i, 0) = 0$, por lo tanto $\tau - i \in \bar{v}^{-1}(-\infty, 0]$. Además, por la observación 27, $\tau - i \in [t_* - \varepsilon - 1, t_* - \varepsilon]$, donde $\varepsilon = 0, 1$ o -1 . De esto se sigue que $D_a = \bigcup_{i \in \mathbb{Z}} [C + i]$, lo cual prueba el teorema. \square

2.3 Regularidad de la Función de Disparos

Al trabajar sistemas con parámetros, se tiene una familia parametrizada de funciones de fases de disparo $\{\alpha_\lambda\}$. En el espacio de parámetros podemos considerar las siguientes regiones, de acuerdo a la regularidad de las funciones de fases de disparo:

- I. Donde $\{\alpha_\lambda(t)\}$ es un homeomorfismo,
- II. donde $\{\alpha_\lambda(t)\}$ es continua,
- III. donde $\{\alpha_\lambda(t)\}$ es inyectiva

IV. donde $\{\alpha_\lambda(t)\}$ no es ni continua ni inyectiva.

En la figura 30 A) se muestra un ejemplo en el que una función de disparos $a(t)$ es discontinua y en la figura 30 B) se muestra otro ejemplo en que la función de disparos es no inyectiva.

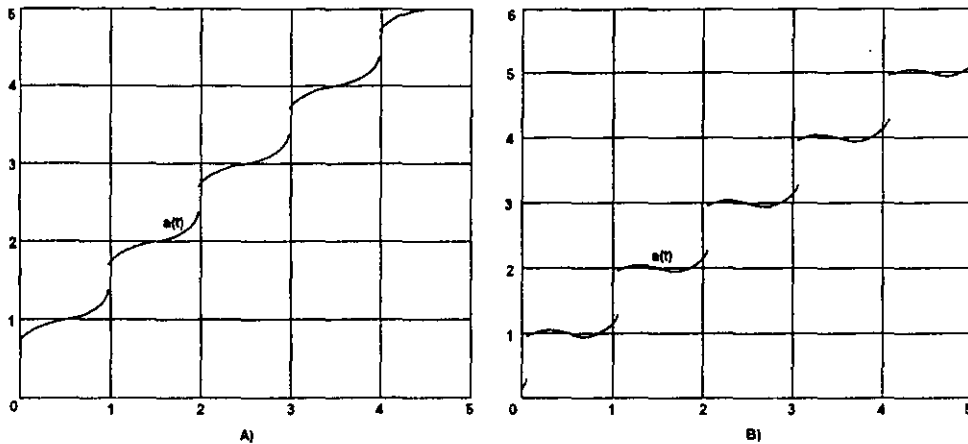


Figura 30: A) Función de disparos no continua. B) Función de disparos no inyectiva.

El discernimiento de estas regiones de regularidad tiene importancia para aplicar las teorías de rotación y así poder determinar el tipo de dinámica (i.e: caótica o con algún tipo de comportamiento ordenado).

Los siguientes teoremas son importantes, pues son condiciones a priori que nos proporcionan elementos para determinar la regularidad (continuidad e inyectividad) de las funciones de fases de disparo en función de los parámetros del sistema.

Teorema 32 *Supongamos que $D_a = \mathbb{R}$. La función de disparo a es continua si y sólo si $g(t) \geq \sigma$ para toda t .*

Teorema 33 *Supongamos que $D_a = \mathbb{R}$. La función de disparo a es monótona creciente (de hecho estrictamente monótona) si y sólo si $g(t) \geq 0$ para toda t .*

Estos resultados generalizan el método de análisis de las propiedades de regularidad de las funciones de disparo empleado por Keener, Hoppensteadt y Rinzel en [15]. Estos autores consideraron un sistema de acumulación lineal

sometido a un forzamiento sinusoidal y, aprovechando la disponibilidad de una solución analítica de la ecuación diferencial, fueron capaces de determinar las condiciones que deben de cumplir los parámetros de la ecuación diferencial para que las funciones de disparo subyacentes cumplan condiciones de regularidad (continuidad e inyectividad) que son importantes para entender los fenómenos de sincronización y comportamiento desordenado del oscilador. El análisis se basa en la observación cuidadosa de las gráficas de dos funciones auxiliares, F y G , definidas más adelante. En la secuela se observará que las propiedades de monotonía de estas funciones tienen implicaciones en las propiedades de regularidad de la función de disparo.

2.3.1 Demostración de los Teoremas 32 y 33

Lema 34 Si $u(t; \tau, 0)$ es una solución de la ecuación (10), entonces para todo t y $\tau \in \mathbb{R}$ se tiene que

$$G(\tau) = F(t) + e^{\sigma t} (1 - u(t; \tau, 0)),$$

donde $F(t)$ es una primitiva de $e^{\sigma t} (g(t) - \sigma)$ y

$$G(t) = F(t) + e^{\sigma t}. \quad (16)$$

Demostración. Por la linealidad de la ecuación, dada cualquier τ , la solución $u(t; \tau, 0)$ está definida para todo $t \in \mathbb{R}$ como

$$u(t; \tau, 0) = e^{-\sigma t} \int_{\tau}^t e^{\sigma s} g(s) ds.$$

Entonces

$$e^{\sigma t} u(t; \tau, 0) = \int_{\tau}^t e^{\sigma s} g(s) ds.$$

Luego

$$e^{\sigma t} u(t; \tau, 0) - (e^{\sigma t} - e^{\sigma \tau}) = \int_{\tau}^t e^{\sigma s} g(s) ds - \int_{\tau}^t \sigma e^{\sigma s} ds,$$

o equivalentemente

$$-e^{\sigma t} (1 - u(t; \tau, 0)) + e^{\sigma \tau} = \int_{\tau}^t e^{\sigma s} (g(s) - \sigma) ds = F(t) - F(\tau).$$

Finalmente

$$F(\tau) + e^{\sigma\tau} = F(t) + e^{\sigma t} (1 - u(t; \tau, 0)).$$

Por lo tanto $\forall \tau, t \in \mathbb{R}$, $G(\tau) = F(t) + e^{\sigma t} (1 - u(t; \tau, 0))$. \square

Proposición 35 $\tau \in D_a$ si y sólo si existe $\rho > \tau$ tal que $F(\rho) = G(\tau)$.

Demostración. Para probar la necesidad, sea $\tau \in \mathbb{R}$. Aplicando el lema 34 en $t = \rho$ tenemos

$$G(\tau) = F(\rho) + e^{\sigma\rho} (1 - u(\rho; \tau, 0)),$$

de donde

$$F(\rho) = F(\rho) + e^{\sigma\rho} (1 - u(\rho; \tau, 0)),$$

y por lo tanto,

$$u(\rho; \tau, 0) = 1 \text{ con } \rho > \tau.$$

Para probar la suficiencia, aplicando el lema 34 en $t = a(\tau)$ se tiene que

$$F(a(\tau)) = F(\tau) + e^{\sigma\tau} \quad (17)$$

y la proposición se sigue con $\rho = a(\tau)$. \square

Observación 36 Por la definición de la función de disparo a , ρ es el mínimo número mayor que τ que satisface

$$F(\rho) = G(\tau).$$

Teorema 37 Para todo $\tau \in D_a$, la función de disparos a está determinada implícitamente por la ecuación

$$\int_{\tau}^{a(\tau)} e^{\sigma s} (g(s) - \sigma) ds = e^{\sigma\tau}. \quad (18)$$

Demostración. La solución general de la ecuación diferencial (10) es

$$u(t; \tau, \eta) = e^{-\sigma t} \int_{\tau}^t e^{\sigma s} g(s) ds + \eta e^{\sigma(\tau-t)}.$$

Entonces

$$u(t; \tau, 0) = e^{-\sigma t} \int_{\tau}^t e^{\sigma s} g(s) ds.$$

Por definición $a(\tau)$ es el mínimo real mayor que τ que satisface

$$u(a(\tau); \tau, 0) = 1.$$

De esto se sigue que

$$\int_{\tau}^{a(\tau)} e^{\sigma s} g(s) ds = e^{\sigma a(\tau)}.$$

Entonces

$$\begin{aligned} \int_{\tau}^{a(\tau)} e^{\sigma s} g(s) ds + e^{\sigma \tau} - e^{\sigma a(\tau)} &= \int_{\tau}^{a(\tau)} e^{\sigma s} g(s) ds - \int_{\tau}^{a(\tau)} \sigma e^{\sigma s} ds \\ &= e^{\sigma \tau} \end{aligned}$$

y así,

$$\int_{\tau}^{a(\tau)} e^{\sigma s} (g(s) - \sigma) ds = e^{\sigma \tau}. \quad \square$$

Supongamos que $g(t)$ es no constante. Entonces tenemos el siguiente

Lema 38 $F(t)$ es estrictamente creciente si y sólo si $g(t) \geq \sigma \forall t \in \mathbb{R}$.

Demostración. Para probar la necesidad, si $F(t)$ es estrictamente creciente, entonces $F'(t) = e^{\sigma t} (g(t) - \sigma) \geq 0$. Por lo tanto $g(t) \geq \sigma \forall t \in \mathbb{R}$.

Para probar la suficiencia, supongamos que F no es estrictamente creciente. Entonces hay dos posibilidades. La primera es que F' se anule en algún intervalo, pero eso no es posible, pues por hipótesis F es analítica y no constante. Si fuera constante en un intervalo, tendría que serlo en todo \mathbb{R} . La otra posibilidad es que $F'(t) < 0$ para algún t . Entonces $g(t) < \sigma$. \square

Lema 39 $G(t)$ es estrictamente creciente si y sólo si $g(t) \geq 0 \forall t \in \mathbb{R}$.

Demostración. Supongamos que $G(t) = F(t) + e^{\sigma t}$ es estrictamente creciente. Entonces $\forall \tau_1, \tau_2 \in \mathbb{R}, \tau_1 < \tau_2$,

$$\begin{aligned} G(\tau_2) - G(\tau_1) &= (F(\tau_2) + e^{\sigma\tau_2}) - (F(\tau_1) + e^{\sigma\tau_1}) \\ &= F(\tau_2) - F(\tau_1) + e^{\sigma\tau_2} - e^{\sigma\tau_1} \\ &= \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{\sigma s} (g(s) - \sigma) ds + \int_{\tau_1}^{\tau_2} \sigma e^{\sigma s} \\ &= \int_{\tau_1}^{\tau_2} e^{\sigma s} g(s) ds. \end{aligned}$$

Por lo tanto $G(t)$ es una primitiva de $e^{\sigma t}g(t)$ y así la demostración de este lema es similar a la del lema 38. \square

Proposición 40 Para toda $T \in \mathbb{R}$ y para toda $M > 0$ existe $t > T$ tal que $F(t) > M$ si y sólo si $D_a = \mathbb{R}$.

Demostración. Probaremos primero la necesidad. Sea $\tau \in \mathbb{R}$, entonces existe $t > \tau$ tal que $F(t) > G(\tau)$. Como $F(\tau) < G(\tau)$, por el teorema del valor intermedio existe $\tau < \rho < t$ tal que $F(\rho) = G(\tau)$. Por el lema 35 $\tau \in D_a$.

Para probar el recíproco, sean $T \in \mathbb{R}, M > 0$ y τ_0 fijo. Como $D_a = \mathbb{R}$ por el lema 35 existe $\tau_1 > \tau_0$ tal que $F(\tau_1) = F(\tau_0) + e^{\sigma\tau_0}$. Procediendo por inducción construimos una sucesión $\tau_0 < \tau_1 < \dots < \tau_{n-1} < \tau_n < \dots$ tal que

$$F(\tau_n) = F(\tau_{n-1}) + e^{\sigma\tau_{n-1}},$$

para toda n , entonces

$$F(\tau_n) = F(\tau_0) + e^{\sigma\tau_0} + e^{\sigma\tau_1} + \dots + e^{\sigma\tau_{n-1}} > F(\tau_0) + ne^{\sigma\tau_0},$$

por lo tanto existe n tal que $F(\tau_m) > M$ para toda $m \geq n$. Como F es analítica un sencillo argumento de continuidad muestra que la sucesión $\{\tau_n\}$ no puede estar acotada, luego existe n tal que $\tau_n > T$ y, con $t = \tau_n$, queda demostrada la proposición. \square

La proposición anterior es una importante caracterización sobre el dominio de la función de disparo de los modelos MAL. Usaremos esta proposición para probar los siguientes teoremas.

Demostración (del teorema 32). Para probar la necesidad, supongamos que $g(t) < \sigma$ para alguna $t \in \mathbb{R}$. Por el lema 38, $F(t)$ no es monótona y, por ser analítica, F tiene máximos locales aislados.

Observación 41 Si $\rho \in \mathbb{R}$ y

$$\tau = \max_{t < \rho} G^{-1}(F(\rho)),$$

entonces existe $\delta > 0$ tal que $G(t)$ es estrictamente creciente en $[\tau, \tau + \delta)$, de otro modo, como $G > F$, si para algún t , con $\tau < t < \rho$, se tiene $G(t) < G(\tau) = F(\rho) < G(\rho)$, existe η , $t < \eta < \rho$, tal que $G(\eta) = F(\rho)$, luego τ no sería elemento maximal.

Observación 42 Por la proposición 40, si $D_a = \mathbb{R}$, existe $\tau_1 \in \mathbb{R}$ con $F(\tau_1) > 0$ y tal que el conjunto

$$A = \{t : t > \tau_1 \text{ y } F \text{ alcanza un máximo local en } t\}$$

es no vacío. Sea $\rho = \min A$. Se tiene que ρ está en la imagen de la función de disparo A . En efecto, como $\lim_{t \rightarrow -\infty} F(t) = 0$, entonces $G(\tau) \rightarrow 0$ si $\tau \rightarrow -\infty$, recuérdese además que $G(\rho) > F(\rho)$. Sea τ tal que $G(\tau) = F(\rho)$ y elegimos τ como en la observación 41, tenemos que $a(\tau) \leq \rho$. Si $a(\tau) < \rho$, entonces, como en ρ la función F alcanza un máximo local, existe $a(\tau) < t < \rho$ tal que $F(t) < F(\rho) = F(a(\tau))$. Por el otro lado, como $F(\tau) < G(\tau) = F(a(\tau))$, entonces en el intervalo (τ, t) F alcanza un máximo local, pero ρ era el mínimo mayor que τ ; esta contradicción implica que $\rho = a(\tau)$.

Sea ahora τ como en la observación 41 y tal que F alcanza un máximo local en $a(\tau)$. Sea $\delta > 0$ tal que G es estrictamente creciente en el intervalo $[\tau, \tau + \delta)$, sea $\tau_1 \in (\tau, \tau + \delta)$ y $\varepsilon > 0$ tal que $F(t) \leq F(a(\tau))$ para toda $t \in (a(\tau) - \varepsilon, a(\tau) + \varepsilon)$. Como $G(\tau_1) > G(\tau)$ entonces, por la proposición 35

$$F(a(\tau_1)) = G(\tau_1) > G(\tau) = F(a(\tau)),$$

por lo tanto $a(\tau_1) \notin (a(\tau) - \varepsilon, a(\tau) + \varepsilon)$, luego a no es continua en τ . Esto se ilustra en la figura 31 C) con las gráficas de F y G del modelo KHR.

Para probar la suficiencia, supongamos que $g(t) \geq \sigma \forall t \in \mathbb{R}$. Por el lema 38, $F(t)$ es estrictamente creciente y por lo tanto es inyectiva. Luego $F(t)$ es invertible y como $\lim_{t \rightarrow -\infty} F(t) = 0$, $F(t + e^{\sigma t})$ está en la imagen de F para toda t , de donde $a(t) = F^{-1}(F(t) + e^{\sigma t})$ es una función monótona y continua. \square

Demostración (del teorema 33). Para demostrar la necesidad, supongamos que $g(t) < 0$ para algún $t \in \mathbb{R}$. Entonces, por el lema 39, $G(t)$ no es inyectiva y de aquí que existan $\tau_1, \tau_2 \in \mathbb{R}$ tales que $G(\tau_1) = G(\tau_2)$. Supongamos además que en τ_1 la función G alcanza un máximo local. Como G es

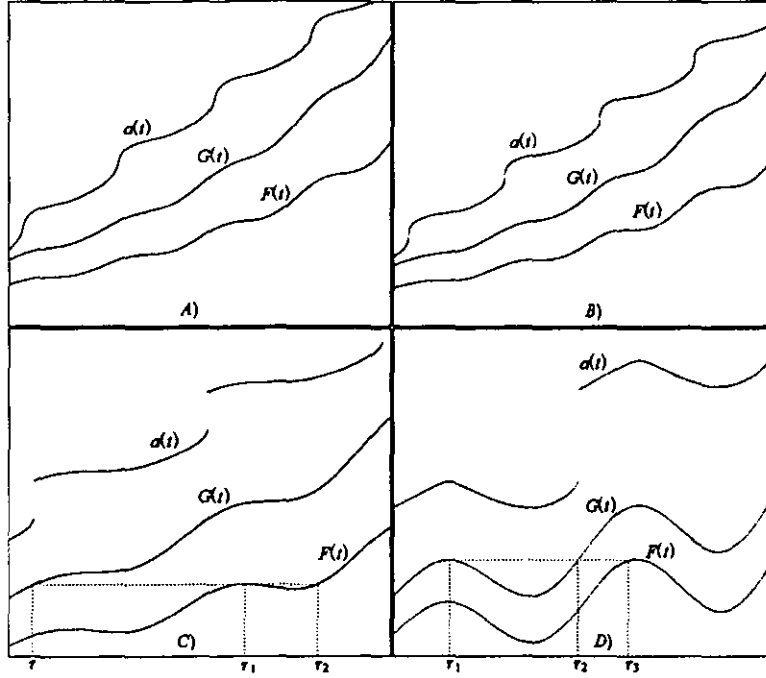


Figura 31: Funciones F y G de KHR con $\sigma = 0.375$, $S = 1$. A) Para $H = 0.5$ la función de disparos es un homeomorfismo. B) Con $H = 0.625$, la función a de disparos comienza a dejar de ser continua. C) Si $H = 0.95$, la función de disparos no es continua pero es inyectiva. D) Por último, funciones F y G con $\sigma = 0.25$, $S = 1$, $H = 4$. En este caso la función a de disparos no es ni continua ni inyectiva.

analítica y $D_a = \mathbb{R}$, por la proposición 40, G satisface que para toda $T \in \mathbb{R}$ y para toda $M > 0$ existe $t > T$ tal que $G(t) > M$, podemos tomar

$$\tau_2 = \min \{ \tau > \tau_1 : G(\tau) = G(\tau_1) \}.$$

Como $F(\tau) < G(\tau_2) = G(\tau_1)$ para toda $\tau \in (\tau_1, \tau_2)$, entonces $a(\tau_1) > \tau_2$. Pero entonces por la observación 36, y como $G(\tau_2) = G(\tau_1) = F(a(\tau_1))$,

$$a(\tau_2) = a(\tau_1).$$

Por lo tanto a no es monótona creciente.

Recíprocamente, si $a(\tau_1) = a(\tau_2)$, con $\tau_1 \neq \tau_2$, entonces

$$G(\tau_1) = F(a(\tau_1)) = F(a(\tau_2)) = G(\tau_2),$$

por lo tanto G no es inyectiva. El lema 39 implica que existe t tal que $g(t) < 0$. \square

En la figura 31 D) se muestra un ejemplo de una función de disparos no inyectiva.

3 Sincronización y Teoría de Rotación

3.1 Secuencias Sincronizadas

Hemos visto que la muerte del oscilador no se produce bajo la condición $D_a = \mathbb{R}$. En este caso las sucesiones $\{t_n\}$ de tiempos de disparos no son finitas y tienden a infinito con n . Es de nuestro interés analizar el comportamiento asintótico de estas sucesiones y determinar si es sincronizado o no.

Definición 43 Una secuencia de disparos $\{t_n\}$ está *sincronizada* con respecto a un forzamiento de duración $T = 1$, con sincronización $(q : p)$, si q y p son enteros positivos tales que

$$t_{n+q} = t_n + p \quad \forall n \geq 0.$$

En este caso se dice que el oscilador tiene sincronización $(q : p)$.

Observación 44 Bajo las condiciones de la definición 43, existe

$$\Phi = \{\phi_0, \phi_1, \dots, \phi_{q-1}\} \subset [0, 1)$$

tal que

$$t_n = \left(\phi_{n \bmod q} + \left[\frac{n}{q} \right] \right) p, \quad \forall n \geq 0.$$

Φ es llamado el *conjunto de fases generadoras normalizadas*.

Efectivamente, sea $\{t_0, t_1, \dots, t_q\}$ un conjunto de $q + 1$ disparos sucesivos. Entonces, si hacemos

$$\phi_k = \frac{t_k}{p},$$

tenemos

$$\begin{aligned} \phi_q - \phi_0 &= \frac{t_q}{p} - \frac{t_0}{p} \\ &= \frac{t_s + p}{p} - \frac{t_s}{p} \\ &= 1. \end{aligned}$$

Esto nos garantiza que $\phi_k \in [0, 1)$ si $k = 0, \dots, q - 1$. Luego, sea t_n , con n arbitrario. El índice n puede ser expresado como

$$n = mq + r, \quad r = n \bmod q.$$

Entonces

$$\begin{aligned} t_n &= t_{mq+r} \\ &= t_r + mp \\ &= (\phi_r + m)p \\ &= (\phi_{n \bmod q} + m)p. \end{aligned}$$

y además, como

$$\begin{aligned} m &= \frac{n - r}{q} \\ &= \left[\frac{n}{q} \right], \end{aligned}$$

es inmediato que

$$t_n = \left(\phi_{n \bmod q} + \left[\frac{n}{q} \right] \right) p.$$

Ejemplo 45 Tenemos el caso de que la envuencencia es $p = 1$ y el período es $q = 1$. Entonces, el conjunto de fases generadoras consiste exactamente de un disparo por cada ciclo del forzamiento. En la figura 32 se muestra una secuencia de disparos que tiene esta característica.

Ejemplo 46 En la figura 33 se muestra un MAL para el que $p = 1$, $q > 1$. Todo el conjunto de fases generadoras se produce en un solo ciclo del forzamiento.

Ejemplo 47 En la figura 34 se muestra un ejemplo en el que $p > 1$, $q > 1$. Tenemos que en cada ciclo del forzamiento se producen alternadamente dos y tres disparos.

Ejemplo 48 Un caso en el que $p > 1$ y $q \geq 1$. En p ciclos del forzamiento se recorre el conjunto de q fases generadoras completo. Puede haber saltos (ciclos sin disparo) o no, dependiendo de que el lapso entre tiempos de disparos consecutivos sea mayor que el período $T = 1$ del forzamiento o no. (Ver figura 35).

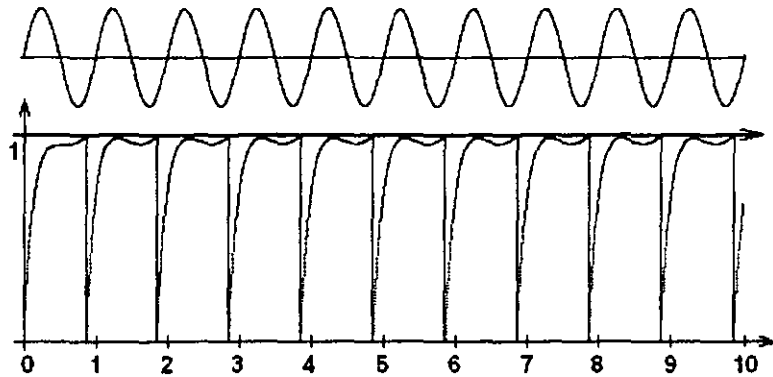


Figura 32: Por cada ciclo del forzamiento se produce un solo disparo. En la parte superior se muestra una gráfica auxiliar para ilustrar en qué fases del forzamiento se producen los disparos.

3.2 Regiones de Sincronización en Sistemas con Parámetros

Si la sucesión de tiempos de disparo está definida para todo $n \in \mathbb{N}$, la sucesión de fases de disparo estará bien definida también para todo $n \in \mathbb{N}$. La principal información que nos da esta sucesión de fases de disparo es si el sistema responde de manera sincronizada o no al forzamiento periódico, así como los distintos tipos de sincronía y aperiodicidad que pueden presentarse y las condiciones que los determinan.

Los comportamientos sincronizados ($q : p$) del oscilador se corresponden con la existencia de órbitas periódicas de período q y envoltura p de la función de fases de disparo. La teoría del número de rotación iniciada por Poincaré es útil para determinar la existencia de órbitas periódicas y por lo tanto resulta ser una herramienta poderosa para los estudios de sincronización.

Las regiones del espacio de parámetros donde los números de rotación de una familia $\{f_\lambda\}$ de funciones de la circunferencia son racionales $\rho(f_\lambda) = \frac{p}{q}$, son llamadas *lenguas de Arnold*, y por el teorema 5 sabemos que están contenidas en las zonas donde las neuronas pueden producir sucesiones de disparos con sincronización ($q : p$), es decir, en estas regiones las neuronas producen q disparos en el tiempo que el estímulo externo realiza p ciclos.

Más generalmente (cuando las funciones de fases de disparo no tienen su-

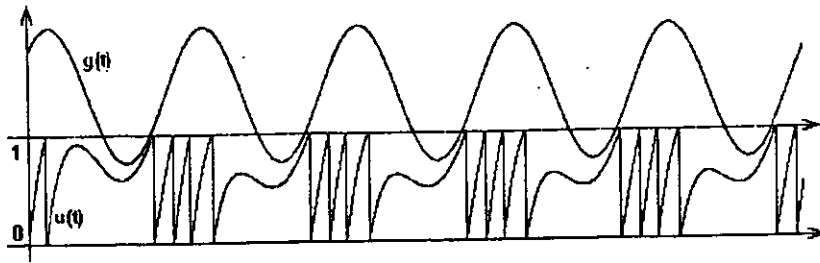


Figura 33: Sucesión periódica en la que por cada ciclo del forzamiento se efectúan 4 disparos. Modelo KHR con parámetros $\sigma = 5$, $S = 6.8$, $H = 5$. En este y en los siguientes ejemplos, se traza una gráfica del forzamiento periódico aplicado $g(t)$ para ilustrar el comportamiento sincronizado del oscilador.

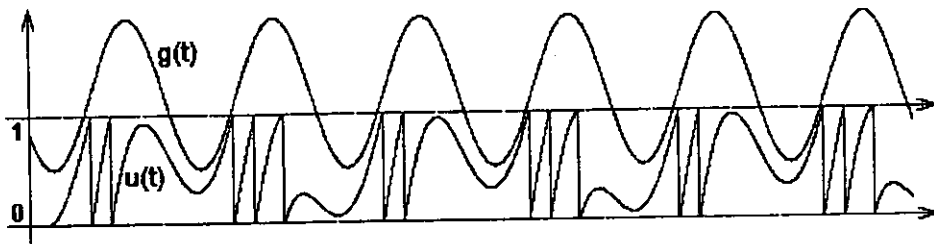


Figura 34: Por cada dos ciclos del forzamiento hay cinco disparos. KHR con $\sigma = 3.5$, $S = 4.2$, $H = 5$.

ficiente regularidad para aplicar la teoría de número de rotación de Poincaré) la existencia de atractores periódicos de *índice* $(q : p)$ (de período q que envuelve p veces a la circunferencia), revela comportamientos con sincronización $q : p$.

3.3 Cálculo de Regiones de Sincronización.

3.3.1 Método de Carrillo y Guzmán

Fuera de la región donde la función de disparos es un homeomorfismo, el número de rotación no está definido, y extender la noción de lenguas de Arnold se vuelve problemático. Varios autores se han ocupado del problema

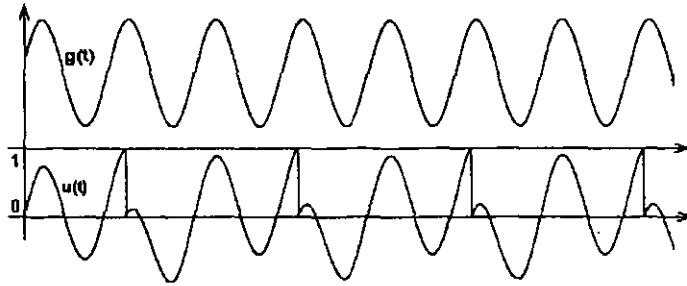


Figura 35: Ejemplo de una sucesión de disparos en la que por cada dos ciclos del forzamiento se efectúa un solo disparo. KHR con $\sigma = 1.5$, $S = 0.5$, $H = 5$.

de la continuación de las lenguas a la región donde la función de disparos pierde regularidad, por ejemplo Glass y Belair en [20]. En [4] y en [12], proponen una forma de generalizar el concepto de lenguas de Arnold que aplica en todo el espacio de parámetros y coincide con la definición de Poincaré en la región donde está bien definido el número de rotación.

Usando la siguiente proposición, Carrillo, Ongay y Guzmán producen también un algoritmo para el cálculo de las regiones de sincronización. Este algoritmo está implementado en la rutina que aparece en la sección 6.1.2 del Apéndice.

Proposición 49 Una función α de la circunferencia S tiene una órbita periódica de índice (q, p) si y sólo si existen $x \in S$ y m, n enteros positivos tales que

$$a^m(x) - [a^m(x)] = a^n(x) - [a^n(x)], \quad (19)$$

$$[a^m(x)] - [a^n(x)] = p, \quad (20)$$

$$m - n = q, \quad (21)$$

con a un levantamiento de α .

La condición (19) es equivalente a que exista un $x \in S$ tal que

$$\alpha^m(x) = \alpha^n(x),$$

lo cual implica que x pertenece a una órbita periódica de período $q = m - n$. La condición (20) muestra el número de períodos del forzamiento en que

las iteraciones completaron la órbita y la condición (21) dice en cuántas iteraciones se cerró la órbita (el *período* de la órbita). El resultado del teorema 49 es válido para calcular el número rotacional si α es un difeomorfismo que preserve orientación, pero aún si α no es un homeomorfismo, la existencia de las condiciones de la proposición nos garantiza la existencia de alguna órbita de *índice* (q, p) . Si no hay sincronización, todas las sucesiones de fases $\{x_n\}$, serán aperiódicas, excepto posiblemente las que tienen tiempos iniciales τ en un conjunto denso en ninguna parte.

Ejemplo 50 *Es conveniente trazar diagramas de bifurcaciones donde se desplieguen estas lenguas de Arnold generalizadas, pero para un oscilador de integración y disparo, las funciones de fases de disparo generalmente resultan inaccesibles analíticamente. Esto dificulta el análisis de las propiedades de sincronización de estos sistemas y obliga a usar una combinación de métodos analíticos con simulaciones numéricas para poder hacer una clasificación cualitativa de los posibles comportamientos dinámicos. En la figura 36 se muestran algunas de las regiones de sincronización obtenidas*

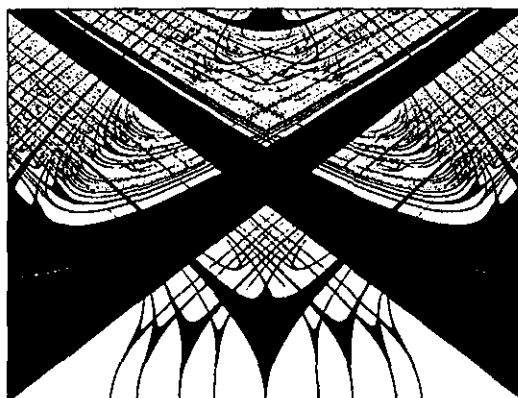


Figura 36: Regiones de sincronización de la familia clásica de funciones de la circunferencia.

3.3.2 Método de Coombes y Bressloff

En esta sección se muestra un método desarrollado por S. Coombes y P.C. Bressloff en [6] para calcular sucesiones sincronizadas en los modelos de acumulación lineal. En ese artículo se considera un MAL representado por la

ecuación:

$$\dot{x} = -\frac{x}{\tau} + g(t),$$

y se define la función G mediante

$$G(t) = \int_{-\infty}^0 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds. \quad (22)$$

Es un hecho que

$$\int_0^1 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds = \int_{-\infty}^1 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds - \int_{-\infty}^0 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds. \quad (23)$$

Aplicando el cambio de variable $\psi(s) = s + 1$ a la integral

$$\int_{-\infty}^1 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds,$$

se ve que

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^1 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds &= \int_{-\infty}^0 e^{\frac{s+1}{\tau}} g(t+s+1) ds \\ &= e^{\frac{1}{\tau}} \int_{-\infty}^0 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds. \end{aligned}$$

Entonces, (23) es equivalente a

$$\int_0^1 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds = \left(e^{\frac{1}{\tau}} - 1 \right) \int_{-\infty}^0 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds,$$

y así

$$G(t) = \frac{e^{-\frac{1}{\tau}}}{1 - e^{-\frac{1}{\tau}}} \int_0^1 e^{\frac{s}{\tau}} g(t+s) ds.$$

Si se define

$$F(t) = e^{\frac{t}{\tau}} (G(t) - 1),$$

en forma similar a la ecuación (17), dado un tiempo de disparo, este está relacionado con el siguiente tiempo por medio de la ecuación implícita

$$F(t_{n+1}) = F(t_n) + e^{\frac{t_n}{\tau}},$$

o bien

$$\begin{aligned} e^{\frac{t_{n+1}}{\tau}} (G(t_{n+1}) - 1) &= e^{\frac{t_n}{\tau}} (G(t_n) - 1) + e^{\frac{t_n}{\tau}} \\ &= e^{\frac{t_n}{\tau}} G(t_n). \end{aligned} \quad (24)$$

Recordemos que si t_n y t_{n+1} pertenecieran a alguna sucesión sincronizada con sincronización $(q : p)$, entonces t_n y t_{n+1} podrían ser expresados en términos de los elementos del conjunto de fases generadoras normalizadas como

$$\begin{aligned} t_n &= \left(\phi_{n \bmod q} + \left[\frac{n}{q} \right] \right) p \\ t_{n+1} &= \left(\phi_{(n+1) \bmod q} + \left[\frac{n+1}{q} \right] \right) p \end{aligned}$$

En este caso, (24) es equivalente a

$$\begin{aligned} &\exp\left(\frac{\left[\frac{n+1}{q}\right] p + \Phi_{(n+1) \bmod q} p}{\tau}\right) \left(G\left(\left[\frac{n+1}{q}\right] p + \Phi_{(n+1) \bmod q} p\right) - 1\right) \\ &= \exp\left(\frac{\left[\frac{n}{q}\right] p + \Phi_{n \bmod q} p}{\tau}\right) G\left(\left[\frac{n}{q}\right] p + \Phi_{n \bmod q} p\right). \end{aligned}$$

Usualmente $p \in \mathbb{Z}$, y como $G(t+1) = G(t)$, la ecuación anterior es equivalente a

$$\begin{aligned} &\exp\left(\frac{\left[\frac{n+1}{q}\right] p + \Phi_{(n+1) \bmod q} p}{\tau}\right) (G(\Phi_{(n+1) \bmod q} p) - 1) \\ &= \exp\left(\frac{\left[\frac{n}{q}\right] p + \Phi_{n \bmod q} p}{\tau}\right) G(\Phi_{n \bmod q} p). \end{aligned}$$

Luego,

$$\frac{G(\Phi_{(n+1) \bmod qP}) - 1}{G(\Phi_{n \bmod qP})} = \frac{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{n}{q} \right\rfloor p + \Phi_{n \bmod qP}}{\tau}\right)}{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{n+1}{q} \right\rfloor p + \Phi_{(n+1) \bmod qP}}{\tau}\right)}. \quad (25)$$

Con esto pueden definirse sistemas de ecuaciones algebraicas de la forma

$$\begin{aligned} \frac{G(\Phi_{(s+1) \bmod qP}) - 1}{G(\Phi_{s \bmod qP})} - \frac{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{s}{q} \right\rfloor p + \Phi_{s \bmod qP}}{\tau}\right)}{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{s+1}{q} \right\rfloor p + \Phi_{(s+1) \bmod qP}}{\tau}\right)} &= 0, \\ \frac{G(\Phi_{(s+2) \bmod qP}) - 1}{G(\Phi_{(s+1) \bmod qP})} - \frac{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{s+1}{q} \right\rfloor p + \Phi_{(s+1) \bmod qP}}{\tau}\right)}{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{s+2}{q} \right\rfloor p + \Phi_{(s+2) \bmod qP}}{\tau}\right)} &= 0, \\ \vdots & \\ \frac{G(\Phi_{(s+q) \bmod qP}) - 1}{G(\Phi_{(s+q-1) \bmod qP})} - \frac{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{s+q-1}{q} \right\rfloor p + \Phi_{(s+q-1) \bmod qP}}{\tau}\right)}{\exp\left(\frac{\left\lfloor \frac{s+q}{q} \right\rfloor p + \Phi_{(s+q) \bmod qP}}{\tau}\right)} &= 0, \\ t_q - t_0 &= p, \end{aligned} \quad (26)$$

para los cuales, si el MAL a partir de alguna condición inicial t_s genera una sucesión sincronizada con sincronización $(q : p)$, entonces $\{t_s, t_{s+1}, \dots, t_{s+q}\}$ será una solución del sistema. Con esto es posible implementar un algoritmo con el que, bajo ciertas condiciones, es posible determinar si el MAL en turno da lugar a órbitas sincronizadas del período y la envolvencia deseados. En efecto, alguna órbita sincronizada $\{t_s, t_{s+1}, \dots, t_{s+q-1}\}$ de período q debe de satisfacer las primeras n ecuaciones de (26), además de la $(q + 1)$ -ésima condición $t_q = t_0 + p$, que nos garantiza que la órbita tiene la envolvencia deseada.

Observación 51 *Es importante recalcar que si alguna sucesión de tiempos de disparos está sincronizada $(q : p)$ con respecto al forzamiento, entonces cualquier subconjunto $\{t_s, t_{s+1}, t_{s+2}, \dots, t_{s+q}\}$ de $q + 1$ tiempos sucesivos de disparos será solución de (26), pero que no con cualquier solución de (26) puede construirse una sucesión de tiempos de disparo sincronizada. Esto es equivalente a afirmar que el hecho de que el sistema (26) tenga solución,*

es una condición necesaria pero no suficiente para garantizar la existencia de sucesiones sincronizadas de tiempos de disparos. Más adelante, en las secciones 4.1.8 y 4.2.3, se mostrarán contraejemplos que ilustran esta afirmación.

Estabilidad de las Órbitas Periódicas. Determinación de Fronteras de las Lenguas de Arnold

Para analizar la estabilidad de la órbita periódica encontrada, derivando

$$F(a(\tau)) = F(\tau) + e^{\sigma\tau},$$

vemos que

$$\begin{aligned} F'(a(t)) a'(t) &= F'(t) + \frac{e^{\frac{t}{\tau}}}{\tau} = e^{\frac{t}{\tau}} (g(t) - \tau^{-1}) + \frac{e^{\frac{t}{\tau}}}{\tau} \\ &= e^{\frac{t}{\tau}} g(t) \end{aligned}$$

y es inmediato que

$$\begin{aligned} a'(t) &= \frac{e^{\frac{t}{\tau}} g(t)}{F'(a(t))} \\ &= \frac{e^{\frac{t}{\tau}} g(t)}{e^{\frac{a(t)}{\tau}} (g(a(t)) - \tau^{-1})} \\ &= e^{\frac{t-a(t)}{\tau}} \left[\frac{g(t)}{g(a(t)) - \tau^{-1}} \right], \end{aligned}$$

y por lo tanto, como $\frac{d}{dt}(a^q(t)) = \prod_{m=0}^{q-1} a'(t_m)$, $t_m = a^m(t)$, $m = 0, 1, \dots, q-1$, tenemos:

$$\begin{aligned} (a^q)'(t) &= \prod_{m=0}^{q-1} e^{\frac{t_m - t_{m+1}}{\tau}} \left[\frac{g(t_m)}{g(t_{m+1}) - \tau^{-1}} \right] \\ &= e^{-\frac{t_q - t_0}{\tau}} \prod_{m=0}^{q-1} \left[\frac{g(t_m)}{g(t_{m+1}) - \tau^{-1}} \right]. \end{aligned}$$

Si $t = t_0$ es periódico tal que $t_q = t_0 + p$, se obtiene (27). Se define

$$\kappa = e^{-\frac{p}{\tau}} \prod_{m=0}^{q-1} \left[\frac{g(t_m)}{g(t_{m+1}) - \tau^{-1}} \right] \quad (27)$$

Observación 52 En [6] y en [7] se muestra otra forma de obtener (27), utilizando perturbaciones alrededor de la órbita periódica.

La ecuación (27) determina cuándo la sucesión periódica es atractora. Como κ es el multiplicador de cada punto de la órbita periódica, por ejemplo si $|\kappa| < 1$, esto implica que dada la sucesión periódica y alguna otra sucesión de disparos que comience con una condición inicial distinta, los elementos de la sucesión perturbada convergerán a los de la órbita periódica. Por el contrario, si $|\kappa| > 1$, la órbita periódica es inestable y cualquier otra órbita cercana no convergerá a ésta. Los puntos del espacio de parámetros que determinen κ tal que

$$|\kappa| = 1, \tag{28}$$

constituyen las fronteras que delimitan las regiones donde existen órbitas periódicas atractoras. Más adelante, en las figuras 44 y 48 se mostrarán ejemplos de regiones delimitadas por valores de parámetros donde se cumple (28).

4 Modelos de Acumulación Lineal

En este capítulo se consideran y analizan en detalle dos modelos de osciladores de acumulación lineal que han sido discutidos en la literatura por otros autores, nos referimos especialmente a los modelos de Keener - Hoppensteadt - Rinzel y de Coombes - Bressloff. En la secuela se ilustra la fuerza de los teoremas del capítulo 2 para llevar a cabo el análisis de estos sistemas, de una manera simple y directa, sin tener que recurrir a métodos más complicados y tediosos como los que han aparecido antes en la literatura. Se llevarán a cabo también simulaciones computacionales para revelar algunos problemas conceptuales que no han sido atendidos de manera adecuada y han llevado a cálculos y conclusiones erróneas en artículos recientes.

4.1 Modelo de Keener - Hoppensteadt - Rinzel

En esta sección retomamos el modelo KHR presentado en la sección 1.2.5 y dado por la ecuación diferencial (7)

$$\dot{u} = -\sigma u + S + H \cos(2\pi t).$$

Este modelo involucra tres parámetros. Vamos a hacer un estudio en el espacio de parámetros (σ, S, H) , en el octante donde estos son no negativos, para determinar las regiones donde el sistema presenta diferentes comportamientos (propiedades). Como el espacio es tridimensional, estas regiones estarán determinadas por varias superficies. Primero usaremos los teoremas de la sección 2.2.2 para determinar la región donde el oscilador no se muere, i.e, dispara permanentemente desde cualquier condición inicial, esto es, donde el dominio de la función de disparos es todo \mathbb{R} . Después aplicaremos los teoremas de la sección 2.3 para determinar las regiones donde diversas teorías de rotación pueden ser aplicadas para hacer estudios de sincronización.

Es importante observar que gracias a la teoría presentada en el capítulo 2, todas las regiones anteriormente mencionadas, pueden obtenerse con gran facilidad.

4.1.1 Solución analítica de la ecuación diferencial del Modelo

Al resolver la ecuación diferencial 7

$$\dot{u} = -\sigma u + S + H \cos(2\pi t),$$

del modelo KHR por medio del método de variación de parámetros, se obtiene la solución general:

$$u(\tau) = e^{-\sigma\tau} \left[\frac{S}{\sigma} e^{\sigma\tau} + H \frac{e^{\sigma\tau} (\sigma \cos(2\pi\tau) + 2\pi \sin(2\pi\tau))}{\sigma^2 + 4\pi^2} + K \right]. \quad (29)$$

Definimos la función

$$X(\tau) = \sigma \cos(2\pi\tau) + 2\pi \sin(2\pi\tau).$$

Entonces, reemplazando $X(\tau)$ en (29), tenemos

$$u(\tau) = \frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sigma^2 + 4\pi^2} X(\tau) + K e^{-\sigma\tau}.$$

Aplicando la condición inicial $u(\tau_n) = 0$ se tiene:

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sigma^2 + 4\pi^2} X(\tau_n) + K e^{-\sigma\tau_n} = 0.$$

Por lo tanto

$$u(\tau; \tau_n, 0) = \frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sigma^2 + 4\pi^2} X(\tau) + K_0 e^{-\sigma\tau},$$

con

$$K_0 = \left[-\frac{S}{\sigma} - \frac{H}{\sigma^2 + 4\pi^2} X(\tau_n) \right] e^{\sigma\tau_n}.$$

La expresión para la solución periódica, $\varphi(\tau)$, que es globalmente atractora es

$$\varphi(\tau) = \frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sigma^2 + 4\pi^2} X(\tau).$$

Por medio de la identidad trigonométrica

$$\sin(2\pi\tau + \beta) = \sin(2\pi\tau) \cos \beta + \sin \beta \cos(2\pi\tau),$$

obtenemos la expresión simplificada

$$\varphi(\tau) = \frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} \sin(2\pi\tau + \beta), \quad (30)$$

donde

$$\sin \beta = \frac{\sigma}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}}.$$

El ángulo β está determinado por el triángulo de la figura 37.

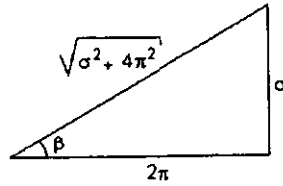


Figura 37:

4.1.2 Condición de Disparos

Hemos hecho mención que nos interesa especialmente el caso en el que $D_a = \mathbb{R}$, pues así tenemos la certeza de que la neurona genera sucesiones infinitas de disparos a partir de cualquier condición inicial, con las cuales se determinan semisistemas dinámicos en la circunferencia. Por ello es de utilidad tener condiciones en función de los parámetros del sistema que determinen $D_a = \mathbb{R}$.

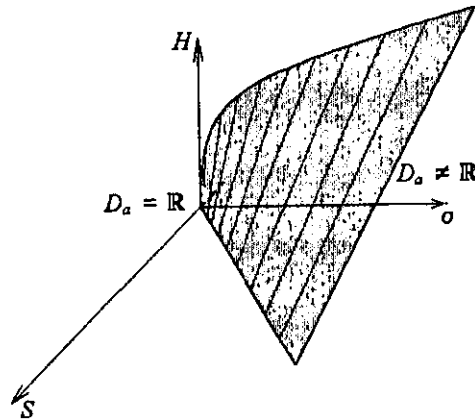


Figura 38: Superficie reglada del modelo KHR. Los puntos a la izquierda de la superficie corresponden a neuronas con $D_a = \mathbb{R}$ y a la derecha con $D_a \subsetneq \mathbb{R}$.

De acuerdo con el teorema 13, tenemos la siguiente dicotomía: si

$$\max \varphi > 1, \tag{31}$$

el sistema dispara una vez que ha sido establecida cualquier condición inicial ($D_a = \mathbb{R}$), mientras que si

$$\max \varphi(t) \leq 1, \tag{32}$$

para algunas condiciones, el sistema no dispara o, por el teorema 21, solamente puede producir secuencias finitas de disparos. Para este modelo

$$\max \varphi(t) = \frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}}.$$

La condición

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} = 1 \quad (33)$$

define una superficie contenida en el espacio de parámetros. Esta se ilustra en la figura 38. En la ecuación (33) podemos despejar a H en términos de S y σ :

$$H(\sigma, S) = \left(1 - \frac{S}{\sigma}\right) \sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}. \quad (34)$$

La gráfica de $H(\sigma, S)$ es una superficie reglada, pues haciendo $\sigma = \text{constante}$ en la ecuación (34) vemos que H depende linealmente de S (ver ecuación (34)). Cualquier punto del espacio de parámetros (σ, S, H) que se encuentre del lado de esta superficie reglada donde $\max \varphi(t) > 1$, determina un sistema que produce sucesiones de disparos infinitas ($D_a = \mathbb{R}$). Del otro lado de la superficie reglada e incluso sobre ella tenemos que $\max \varphi(t) \leq 1$ y por lo tanto tendremos que el sistema no dispara ($D_a = \emptyset$) o para algunas condiciones no dispara y para otras produce solamente una serie finita de disparos.

4.1.3 Condición de Continuidad

En esta sección se usará el teorema 32 para hallar la superficie en el espacio de parámetros que delimita la región donde la función de disparos es continua.

Por el teorema 32, la región del espacio de parámetros donde la función de disparos a es continua en todo \mathbb{R} queda delimitada por las condiciones:

$$\begin{aligned} g(t) &\geq \sigma \quad \forall t, \\ \max \varphi(t) &> 1. \end{aligned} \quad (35)$$

Como

$$g(t) = S + H \cos(2\pi t),$$

estas condiciones son equivalentes a

$$S - H \geq \sigma, \quad (36)$$

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} > 1. \quad (37)$$

En [15] obtuvieron esta misma condición (36) por un método mucho más laborioso, sin percatarse que esta desigualdad no es otra cosa que la condición $g(t, S, H) \geq \sigma$. La igualdad

$$S - H = \sigma, \quad (38)$$

(o equivalentemente $H = S - \sigma$), determina un plano en el espacio de parámetros (σ, S, H) que cruza el plano $\sigma = 0$ a lo largo de la recta $S = H$ y el plano $H = 0$ a lo largo de la recta $S = \sigma$ (figura 39).

Tenemos entonces la siguiente dicotomía: los puntos del espacio de parámetros que se encuentren en o por abajo del plano (38) y a la izquierda de la superficie reglada (condición (35)), cumplen la desigualdad (37), y para ellos la función de disparos es continua en todo \mathbb{R} . Obsérvese que si detrás de la superficie reglada, hubiera puntos donde $D_a = \emptyset$ (teorema 12) en ellos tendríamos también la continuidad de la función de disparos, a , por vacuidad (teorema 32).

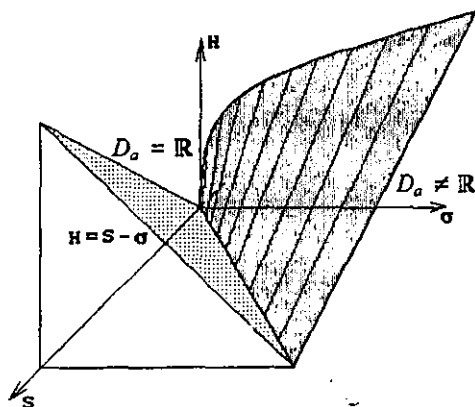


Figura 39: Superficie que define la región de continuidad.

Observación 53 Para el modelo KHR , si $H > 0$, entonces la condición $S - H \geq \sigma$ implica que $\max \varphi(t) > 1$. Así, si $H > 0$, la condición $g(t) > \sigma \forall t$ es suficiente para tener la continuidad de la función de disparos $a(t)$ en todo \mathbb{R} .

4.1.4 Condición de Inyectividad

En esta sección se determina la región del espacio de parámetros donde las funciones de disparos son inyectivas. Observemos que esto implica que la neurona no puede disparar en la misma fase del forzamiento a partir de dos condiciones iniciales que correspondan a distintas fases. Esto es de importancia, pues la propiedad de que la función de disparos sea inyectiva, determina las propiedades de sincronización que podrían esperarse de la neurona.

Observamos primeramente que la función

$$g(t, \lambda) = g(t, S, H) = S + H \sin(2\pi t)$$

del modelo KHR es analítica y es la constante cero cuando S y H se anulan. En este caso $D_a = \emptyset$ y $a(t)$ resulta inyectiva por vacuidad.

La función $g(t, S, H)$ es localmente constante si y sólo si es globalmente constante. Cuando $g(t, S, H)$ no es la constante cero (i.e.: fuera del eje σ en el espacio de parámetros (σ, S, H)), el teorema 33 garantiza que todos los puntos (σ, S, H) del espacio de parámetros para los cuales $g(t, S, H) \geq 0$, determinan un sistema con función de disparos $a(t)$ inyectiva. Adicionalmente, el teorema 33 nos garantiza que todo punto (σ, S, H) que esté a la izquierda de la superficie reglada ($\max \varphi(t) > 1$), y no sobre ella, que cumpla la condición $g(t, S, H) \geq 0$, determina un sistema con $a(t)$ inyectiva en todo \mathbb{R} .

Como $g(t, S, H) \geq 0$ si y sólo si

$$S \geq H,$$

entonces los puntos (σ, S, H) que están sobre, o bajo, el plano $S = H$, determinan sistemas con $a(t)$ inyectiva (figura 40).

También del teorema 33 tendremos que un punto (σ, S, H) determina un sistema con $a(t)$ inyectiva en todo \mathbb{R} si y sólo si está sobre o bajo este plano ($S \geq H$) y a la izquierda de la superficie reglada $\left(\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} \leq 1\right)$.

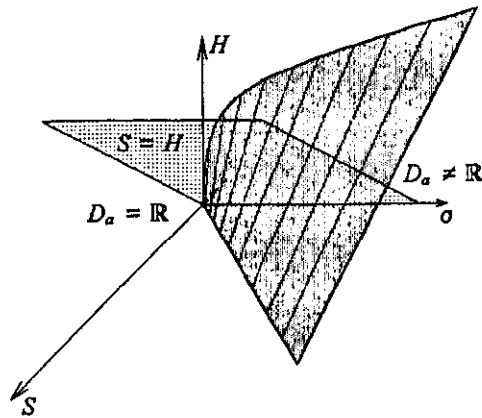


Figura 40: Superficie que define la región de inyectividad.

4.1.5 Análisis Cualitativo en el Espacio de Parámetros

En la figura 41 se combina la información obtenida en las secciones anteriores para mostrar cinco regiones *I*, *II*, *III*, *IV*, *V* en las cuales la función de disparos *a* tiene distintas propiedades:

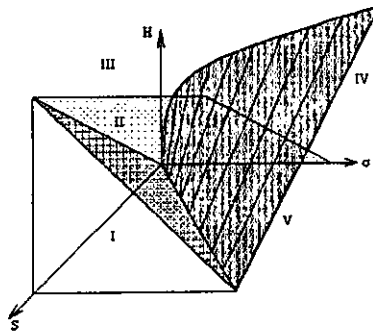


Figura 41: Partición del espacio de parámetros del modelo KHR.

Región *I*. *a* es un homeomorfismo en \mathbb{R} .

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} \geq 1 \text{ y } S - \sigma \geq H.$$

Región II. a es discontinua e inyectiva en \mathbb{R} .

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} \geq 1 \text{ y } S \geq H.$$

Región III. a es discontinua y no inyectiva en \mathbb{R} .

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} \geq 1 \text{ y } S < H.$$

Región IV. D_a es un subconjunto propio de \mathbb{R} (vacío o unión de intervalos).

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} < 1 \text{ y } S < H.$$

Región V. $D_a = \emptyset$.

$$\frac{S}{\sigma} + \frac{H}{\sqrt{\sigma^2 + 4\pi^2}} < 1 \text{ y } S \geq H.$$

4.1.6 **Lenguas de Arnold de los Modelos de Acumulación Lineal con una Estimulación Constante**

Las regiones de sincronización (lenguas de Arnold) de este sistema son objetos tridimensionales que no son fáciles de imaginar. Para tener una idea de la estructura de estas regiones en el espacio de tres dimensiones, consideraremos la intersección de algunas de ellas con algunos planos. En esta sección comenzaremos considerando la intersección con el plano $H = 0$. Como se verá en la discusión siguiente, en este plano es posible obtener interesantes resultados analíticos. Esto corresponde a una neurona que recibe una estimulación constante.

De acuerdo a la teoría previamente discutida, los comportamientos sincronizados ocurren cuando el semisistema dinámico que gobierna las fases de disparo tiene órbitas periódicas atractoras. Es importante notar esto, pues los comportamientos sincronizados serán observables sólo cuando estos sean persistentes bajo perturbaciones de los parámetros. Esto significa que deben producirse en regiones que tengan medida positiva en dicho espacio. En el caso límite en que el forzamiento periódico aplicado al sistema sea constante, es posible obtener una expresión analítica de las lenguas de Arnold.

En el plano $H = 0$ la función de disparos, $a(t)$, es una rotación cuya expresión analítica está dada por

$$a(\tau) = \tau + \frac{1}{\sigma} \ln \frac{S}{S - \sigma}.$$

En este plano el número de rotación es

$$\rho(S, \sigma) = \frac{1}{\sigma} \ln \frac{S}{S - \sigma}.$$

Las curvas del plano S, σ donde el número de rotación rotacional ρ permanece constante ($\rho = \rho_0$) son

$$S = \frac{\sigma e^{\sigma \rho_0}}{e^{\sigma \rho_0} - 1}.$$

Ahora analicemos estas curvas cuando se aproximan al eje S . Sea S_0 algún punto fijo en el eje S y sea σ variable. Para aproximar σ -por la curva donde el número de rotación es constante- al eje S hay que hacer que σ tienda a 0. El punto donde la curva $\rho = \rho_0$ toca al eje S está dado por el límite

$$\lim_{\sigma \rightarrow 0} \rho(S_0, \sigma) = \lim_{\sigma \rightarrow 0} \left(\frac{1}{\sigma} \ln \left(\frac{S_0}{S_0 - \sigma} \right) \right).$$

El valor de este límite se obtiene aplicando la regla de L'Hôpital

$$\begin{aligned} \lim_{\sigma \rightarrow 0} \left(\frac{1}{\sigma} \ln \frac{S_0}{S_0 - \sigma} \right) &= \lim_{\sigma \rightarrow 0} \left(\frac{\frac{d}{d\sigma} \ln \left(\frac{S_0}{S_0 - \sigma} \right)}{\frac{d}{d\sigma} \sigma} \right) \\ &= \lim_{\sigma \rightarrow 0} \left(\frac{S_0 - \sigma}{S_0} \frac{S_0}{(S_0 - \sigma)^2} \right) \\ &= \lim_{\sigma \rightarrow 0} \frac{1}{S_0 - \sigma} \\ &= \frac{1}{S_0}. \end{aligned}$$

Entonces la lengua con número de rotación $\rho = \rho_0$ toca al eje S en el punto $S = \frac{1}{\rho_0}$. Otra observación importante es que el número rotacional ρ es creciente a lo largo de la línea $S = S_0$, puesto que

$$\left. \frac{d}{d\sigma} \rho(S, \sigma) \right|_{S=S_0} = \frac{S_0}{(S_0 - \sigma)^2} > 0.$$

Esto implica que el número de rotación es creciente monótono, y como

$$\lim_{\sigma \rightarrow S_0} \rho(S_0, \sigma) = \lim_{\sigma \rightarrow S_0} \left(\frac{1}{\sigma} \ln \frac{S_0}{S_0 - \sigma} \right) = \infty,$$

a lo largo de cualquier línea $S = S_0$ existen números rotacionales arbitrariamente grandes cuando S se aproxima a la diagonal $S = \sigma$. En la figura 42 A) se muestra una gráfica de las lenguas de Arnold correspondientes a sistemas con forzamiento constante.

4.1.7 Lenguas de Arnold

En la figura 42 B) se muestra un diagrama de lenguas de Arnold calculadas en un plano (σ, H) para un valor de $S = \text{constante}$. Los diagramas de lenguas de esta sección han sido calculados mediante la implementación de un algoritmo (ver código en C en el apéndice 6.1.2) de Carrillo - Guzmán basado en la proposición 49.

En la figura 43 A) se muestran las lenguas en el plano (S, σ) .

Finalmente, en la figura 43 B) se muestran las lenguas de KHR en el plano (S, H) .

4.1.8 Discusión y Corrección al Método de Coombes y Bressloff

En esta sección mostraremos que el método propuesto por Coombes y Bressloff en [6] y descrito en la sección 3.3.2 de este trabajo, adolece de una falla conceptual que puede llevar a serios errores en el cálculo de sincronizaciones y se presentan algunas alternativas para superarlo.

En [6] se analiza un MAL similar al modelo KHR. Este modelo se representa con la ecuación diferencial

$$\dot{x} = -\frac{x}{\tau} + I_0 + \varepsilon \sin(2\pi t). \quad (39)$$

En [6] se muestra el diagrama de lenguas de Arnold de la figura 44 A). Este diagrama fue trazado determinando para cada valor de los parámetros, si el sistema de ecuaciones (25) tiene alguna solución, y una vez hallada dicha solución, verificando si se cumple la condición (28) según el método descrito en la sección 3.3.2. En [6] se afirma que las regiones delimitadas por las curvas de la figura 44 A) corresponden a regiones del espacio de parámetros donde el sistema genera órbitas sincronizadas. Sin embargo, dichas regiones son erróneas.

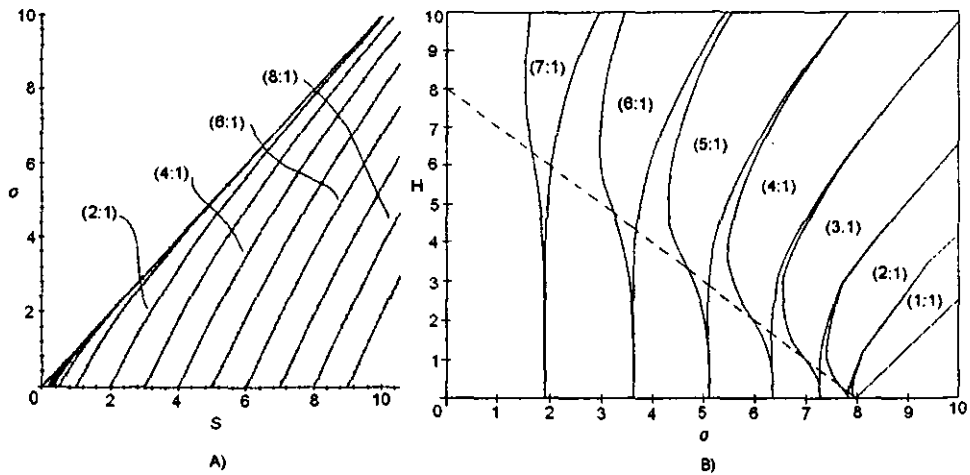


Figura 42: A) Lenguas de Arnold para forzamiento constante. De acuerdo a la discusión, los parámetros pertenecientes a las curvas que nacen en $S = \frac{1}{\rho} = \frac{q}{p}$ determinan sistemas sincronizados $(q : p)$. B) Lenguas de Arnold del modelo KHR en el plano $\sigma - H$ y manteniendo S con un valor constante igual a 8. Los parámetros σ y H varían entre 0 y 10. Las regiones corresponden a las sincronizaciones $(1 : 1)$, $(2 : 1)$, $(3 : 1)$, ... comenzando desde la derecha. Los valores de parámetros que se encuentran por debajo de la diagonal trazada determinan sistemas cuya función de disparos es un homeomorfismo.

El error en estas lenguas se debe a la existencia de orbitas periódicas espurias como la que se muestra en la figura 45, en la cual, un análisis cuidadoso muestra que en realidad el tercer tiempo, en que supuestamente hay un disparo, es erróneo. Este diagrama muestra una solución al sistema de ecuaciones (27) que cumple el número de disparos y la envolvencia deseados, pero el tercer tiempo de disparo no cumple la condición (12).

En el diagrama 44 B) se muestra el diagrama correcto de lenguas de Arnold. Hay que hacer notar que ambos diagramas coinciden al menos en la region donde la función de disparos es un homeomorfismo, pues en esta región no es posible que se presente una situación como la de la figura 45.

Para trazar este diagrama fueron calculadas correctamente las órbitas periódicas, utilizando la implementación del método de la proposición 49, y después se determinó, utilizando la ecuación 28, si éstas corresponden a la frontera de la lengua. El programa listado en la sección 6.1.1 calcula el

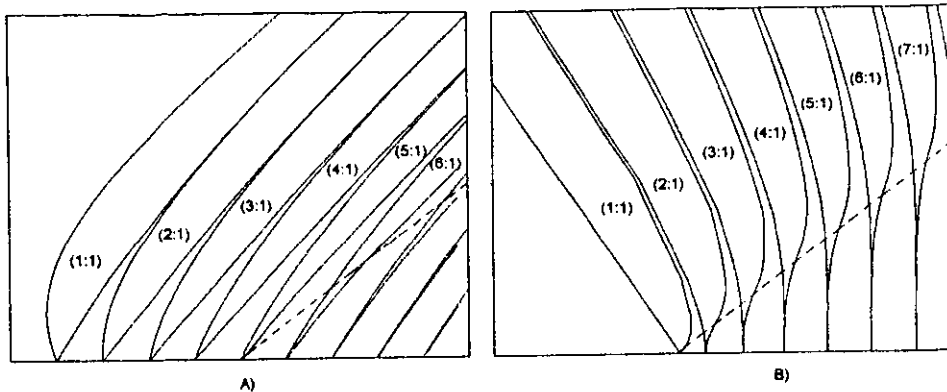


Figura 43: A) Lenguas de Arnold de KHR en el plano $S-\sigma$, con $H = 5$ constante. S y σ varían entre 0 y 10. B) Diagrama de Lenguas de Arnold del modelo KHR. Corte del espacio de parámetros, con σ constante e igual a 4, S y H varían entre 0 y 10. Las sincronizaciones que se muestran son $(1:1)$, $(2:1)$, $(3:1)$, ... comenzando desde la izquierda. En ambas figuras la región de homeomorfismos se encuentra por debajo de la línea diagonal punteada. La región que se encuentra a la izquierda de la lengua $(1:1)$ determina sistemas cuya función de disparos tiene $D_a \neq \mathbb{R}$.

diagrama de la figura 44 B).

4.2 Modelo de Coombes y Bressloff

En esta sección analizaremos el modelo de Coombes y Bressloff (CB), el cual es representado mediante la ecuación diferencial

$$\dot{x} = -\frac{x}{\tau} + I_0 + \varepsilon E_\beta(t), \quad \varepsilon < 0, \quad (40)$$

con

$$E_\beta(t) = \sum_{k=-\infty}^{\infty} \alpha_\beta(t-k)$$

y

$$\alpha_\beta(t) = \beta^2 t e^{-\beta t} \Theta(t),$$

$$\Theta(t) = \begin{cases} 1 & \text{si } t > 0 \\ 0 & \text{si } t \leq 0 \end{cases}.$$

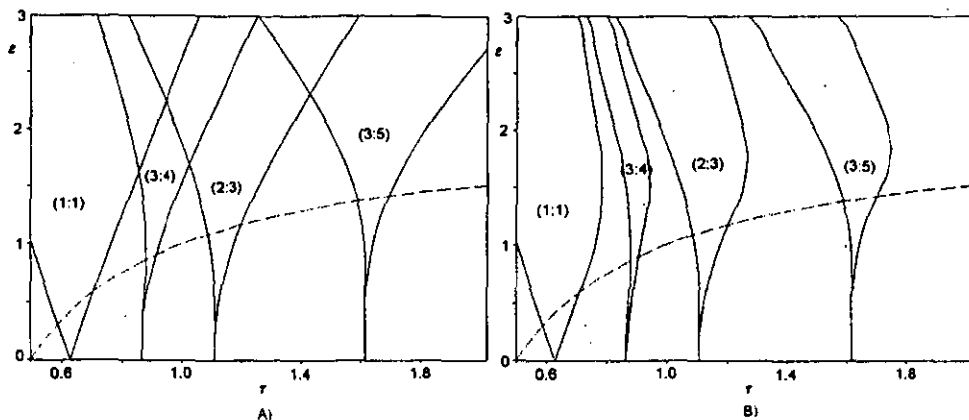


Figura 44: Diagramas de lenguas de Arnold del modelo con forzamiento sinusoidal. En ambos, el eje horizontal corresponde al parámetro τ y toma valores entre 0.5 y 2.0. El eje vertical representa al parámetro ε y toma valores entre 0 y 3. A) Diagrama erróneo. Se calcularon las regiones de sincronización mediante el algoritmo de Coombes y Bressloff, verificando si los parámetros de las fronteras de las lenguas determinan soluciones al sistema (26) y además cumplen la condición (28). B) Diagrama correcto. Se efectuó un procedimiento similar, pero determinando si los parámetros dan lugar a órbitas sincronizadas, utilizando el algoritmo proporcionado por Carrillo, Ongay y Guzmán. La región que queda por debajo de la línea punteada corresponde a los parámetros donde las funciones de disparos son homeomorfismos.

Observación 54 La función $E_\beta(t)$ tiene las siguientes propiedades:

i) $E_\beta(t)$ es periódica de período uno.

ii) Para $t \in [0, 1)$, $E_\beta(t) = \frac{\beta^2 e^{-\beta t}}{1 - e^{-\beta}} \left[t + \frac{e^{-\beta}}{1 - e^{-\beta}} \right]$.

Demostración:

i) En efecto, sea $n = k - 1$. Entonces:

$$\begin{aligned}
 E_\beta(t+1) &= \sum_{k=-\infty}^{\infty} \alpha_\beta(t+1-k) \\
 &= \sum_{n=-\infty}^{\infty} \alpha_\beta(t-n) \\
 &= E_\beta(t). \quad \square
 \end{aligned}$$

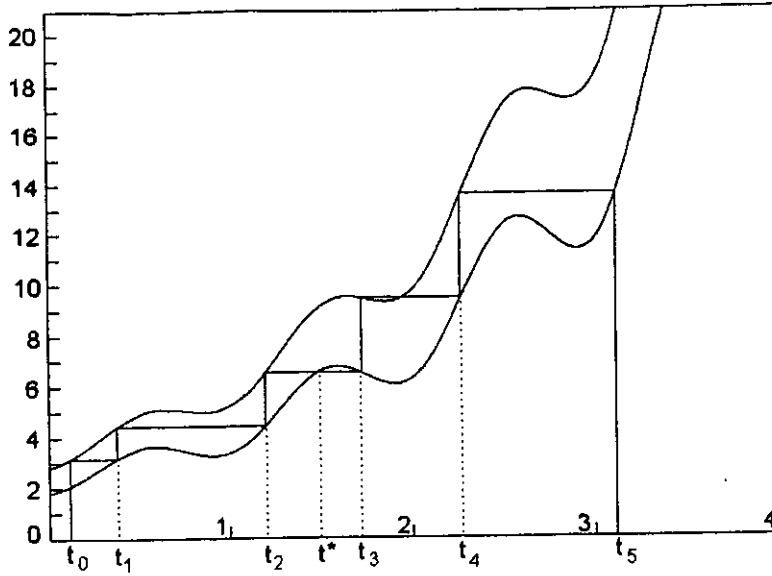


Figura 45: Solución de un sistema de ecuaciones de la forma indicada por (26), que muestra una órbita periódica espuria. Se buscó una órbita sincronizada con sincronización $(q : p) = (5 : 3)$, con valores de los parámetros $\tau = 1.6$, $I_0 = 2$, $\varepsilon = 2.5$. Los primeros 5 elementos de la órbita son $t_0 = 0.11887512$, $t_1 = 0.37394849$, $t_2 = 1.19351461$, $t_3 = 1.72429478$, $t_4 = 2.27117296$. Como era de esperarse, $t_5 = 3.11887512 = t_0 + p = t_0 + 3$. t^* denota el tiempo real de disparo y t_3 el tiempo erróneo.

ii) Si $k > 1$ entonces $\forall t \in [0, 1) \alpha_\beta(t - k) = 0$. Por lo tanto

$$\begin{aligned}
 \sum_{k=-\infty}^{\infty} \alpha_\beta(t - k) &= \sum_{k=-\infty}^0 \alpha_\beta(t - k) + \sum_{k=0}^{\infty} \alpha_\beta(t - k) = \sum_{k=-\infty}^0 \alpha_\beta(t - k) \\
 &= \sum_{k=0}^{\infty} \alpha_\beta(t + k) = \sum_{k=0}^{\infty} \beta^2 (t + k) e^{-\beta(t+k)} \\
 &= \beta^2 e^{-\beta t} \sum_{k=0}^{\infty} (t + k) e^{-\beta k} \\
 &= \beta^2 e^{-\beta t} \sum_{k=0}^{\infty} (t + k) (e^{-\beta})^k. \tag{41}
 \end{aligned}$$

Esta última es una serie aritmético-geométrica de la forma

$$\sum_{k=0}^{\infty} (a + kd) r^k,$$

con $a = t$, $d = 1$, $r = e^{-\beta}$. Es un resultado conocido que

$$\begin{aligned} \sum_{k=0}^{n-1} (a + kd) r^k &= a + (a + d)r + (a + 2d)r^2 + \dots + (a + (n-1)d)r^{n-1} \\ &= \frac{a(1-r^n)}{1-r} + \frac{rd(1-nr^{n-1} + (n-1)r^n)}{(1-r)^2}. \end{aligned} \quad (42)$$

Cuando $n \rightarrow \infty$, si $|r| < 1$, entonces (42) tiende a

$$\frac{a}{1-r} + \frac{rd}{(1-r)^2}.$$

Por lo tanto, (41) es igual a

$$\begin{aligned} \sum_{k=-\infty}^{\infty} \alpha(t-k) &= \beta^2 e^{-\beta t} \left[\frac{t}{1-e^{-\beta}} + \frac{e^{-\beta}}{(1-e^{-\beta})^2} \right] \\ &= \frac{\beta^2 e^{-\beta t}}{1-e^{-\beta}} \left[t + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \right]. \quad \square \end{aligned}$$

En la figura 46 se muestran dos gráficas que ilustran la función $E_{\beta}(t)$ para distintos valores de β .

4.2.1 Solución Analítica de la Ecuación Diferencial del Modelo

La solución general de la ecuación diferencial (40) válida en el intervalo $[0, 1)$ está dada por:

$$\begin{aligned} u(t; t_0, x_0) &= I_0 \tau \left(1 - e^{-\frac{t-t_0}{\tau}} \right) + \\ &\quad \frac{\varepsilon \beta^2}{1-e^{-\beta}} \left[e^{-\beta t} \left(\frac{t}{\gamma} - \frac{1}{\gamma^2} \right) - e^{-\frac{t-t_0}{\tau}} e^{-\beta t_0} \left(\frac{t_0}{\gamma} - \frac{1}{\gamma^2} \right) \right. \\ &\quad \left. + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \left(\frac{e^{-\beta t} - e^{-\frac{t-t_0}{\tau}} e^{-\beta t_0}}{\gamma} \right) \right] + x_0 e^{-\frac{t-t_0}{\tau}}, \end{aligned}$$

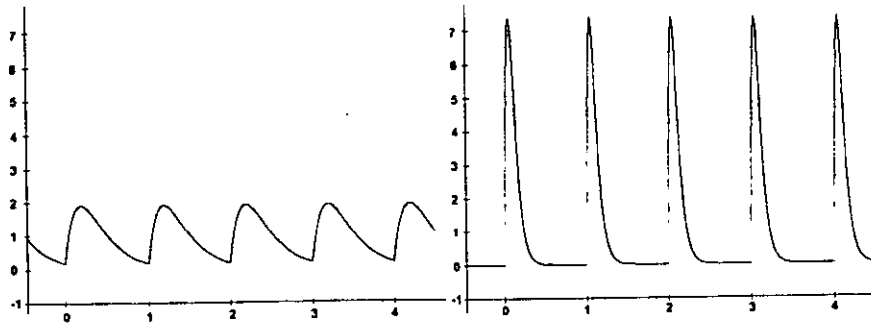


Figura 46: Gráficas de $E_\beta(t)$ para $\beta = 5$ y $\beta = 20$ respectivamente.

con

$$\gamma = \frac{1}{\tau} - \beta.$$

La ecuación diferencial (40) tiene una solución periódica que es un atractor global. Solamente hace falta determinar el valor x_0^* tal que

$$u(1; 0, x_0^*) = x_0^*.$$

Unos cálculos sencillos muestran que

$$x_0^* = I_0\tau + \frac{\epsilon\beta^2 \left[e^{-\beta} \left(\frac{1}{\gamma} - \frac{1}{\gamma^2} \right) + \frac{e^{-\frac{1}{\tau}}}{\gamma^2} + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \left(\frac{e^{-\beta} - e^{-\frac{1}{\tau}}}{\gamma} \right) \right]}{\left(1 - e^{-\frac{1}{\tau}} \right) (1 - e^{-\beta})}.$$

Por lo tanto la expresión para el atractor periódico φ_{CB} del modelo CB es

$$\varphi_{CB}(t) = I_0\tau + \frac{\epsilon\beta^2 \left[e^{-\beta t} \left(\frac{t}{\gamma} - \frac{1}{\gamma^2} \right) + \frac{e^{-\frac{t}{\tau}}}{\gamma^2} + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \left(\frac{e^{-\beta t} - e^{-\frac{t}{\tau}}}{\gamma} \right) \right]}{1 - e^{-\beta}} + e^{-\frac{t}{\tau}} \left(\frac{\epsilon\beta^2 \left[e^{-\beta} \left(\frac{1}{\gamma} - \frac{1}{\gamma^2} \right) + \frac{e^{-\frac{1}{\tau}}}{\gamma^2} + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \left(\frac{e^{-\beta} - e^{-\frac{1}{\tau}}}{\gamma} \right) \right]}{\left(1 - e^{-\frac{1}{\tau}} \right) (1 - e^{-\beta})} \right),$$

o bien

$$\begin{aligned} \varphi_{CB}(t) = & I_0\tau + \frac{\varepsilon E_\beta(t)}{\gamma} + \frac{\varepsilon\beta^2}{1-e^{-\beta}} \left[\frac{e^{-\frac{t}{\tau}} - e^{-\beta t}}{\gamma^2} - \frac{e^{-\beta - \frac{t}{\tau}}}{1-e^{-\beta}} \right] + \frac{\varepsilon E_\beta(1)}{\gamma} \\ & + e^{-\frac{t}{\tau}} \left\{ \frac{\varepsilon\beta^2}{(1-e^{-\frac{1}{\tau}})(1-e^{-\beta})} \left[\frac{e^{-\frac{1}{\tau}} - e^{-\beta}}{\gamma^2} - \frac{e^{-\beta - \frac{1}{\tau}}}{1-e^{-\beta}} \right] \right\}. \end{aligned}$$

Observación 55 $\varphi_{CB}(1) = \varphi_{CB}(0)$.

4.2.2 Regiones de Continuidad y de Inyectividad

Por los teoremas 32 y 33, que determinan las condiciones de regularidad, la región del espacio de parámetros donde la función de disparos a es continua en todo \mathbb{R} queda delimitada por las condiciones:

$$g(t) \geq \frac{1}{\tau} \quad \forall t \text{ y} \quad (43)$$

$$g(t) \geq 0 \quad \forall t. \quad (44)$$

Como

$$g(t) = I_0 + \varepsilon E_\beta(t), \quad \varepsilon < 0,$$

entonces las condiciones (43) y (44) son equivalentes a

$$I_0 + \varepsilon \max_{t \in [0,1]} \frac{\beta^2 e^{-\beta t}}{1-e^{-\beta}} \left[t + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \right] \geq \frac{1}{\tau} \text{ y}$$

$$I_0 + \varepsilon \max_{t \in [0,1]} \frac{\beta^2 e^{-\beta t}}{1-e^{-\beta}} \left[t + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \right] \geq 0$$

respectivamente. Para hallar el $\max_{t \in [0,1]} \frac{\beta^2 e^{-\beta t}}{1-e^{-\beta}} \left(t + \frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} \right)$, por el criterio de la derivada,

$$E'_\beta(t) = \frac{\beta^2 e^{-\beta t}}{1-e^{-\beta}} \left(\frac{e^{-\beta}}{1-e^{-\beta}} - \beta t + 1 \right).$$

Como β debe de ser mayor que cero, esta última ecuación tiene la única solución

$$t_* = \frac{1}{\beta(1-e^{-\beta})}.$$

Para verificar que t_* es un máximo de la función $E_\beta(t)$, hay que calcular la segunda derivada de $E_\beta(t)$:

$$E''_\beta(t) = -\frac{\beta^3 e^{-\beta t}}{1 - e^{-\beta}} \left(\frac{e^{-\beta}}{1 - e^{-\beta}} - \beta t + 2 \right).$$

Al evaluar E'' en t_* , se obtiene

$$E'' \left(\frac{1}{\beta(1 - e^{-\beta})} \right) = -\frac{\beta^3 e^{-\frac{1}{1 - e^{-\beta}}}}{1 - e^{-\beta}} < 0.$$

Por lo tanto, en $t_* = \frac{1}{\beta(1 - e^{-\beta})}$ la función $E_\beta(t)$ alcanza su máximo. Al evaluarla en t_* , para cada valor de β , la función $E_\beta(t)$ toma el valor

$$K_\beta = \frac{\left(\beta e^{-\frac{1}{1 - e^{-\beta}}} \right) (1 + \beta e^{-\beta})}{(1 - e^{-\beta})^2}.$$

En la figura 47 se muestra la gráfica de K_β para diferentes valores de β .

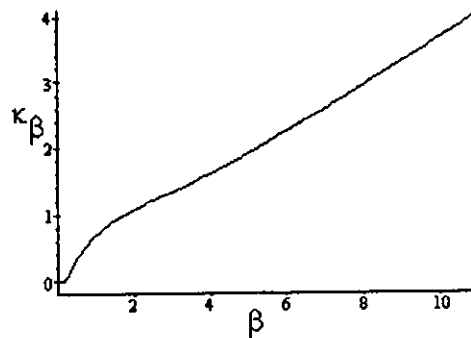


Figura 47: Gráfica de la función K_β .

Por lo tanto,

$$I_0 - \varepsilon \max_{t \in [0,1]} \left[\frac{\beta^2 e^{-\beta t}}{1 - e^{-\beta}} \left(t + \frac{e^{-\beta}}{1 - e^{-\beta}} \right) \right] = I_0 - \varepsilon K_\beta$$

Las regiones donde las funciones de disparos del modelo CB son continuas e inyectivas están dadas por las condiciones

$$\begin{aligned} I_0 - \varepsilon K_\beta &\geq \frac{1}{\tau} \\ I_0 - \varepsilon K_\beta &\geq 0. \end{aligned}$$

respectivamente. Las igualdades

$$\begin{aligned} \varepsilon &= \frac{I_0 - \frac{1}{\tau}}{K_\beta} \\ \varepsilon &= \frac{I_0}{K_\beta} \end{aligned}$$

para β constante determinan planos en el espacio de parámetros (τ, I_0, ε) que divide el espacio de parámetros en regiones, una en donde las funciones de disparos son continuas y otra donde son inyectivas.

4.2.3 Corrección al Estudio de las Regiones de Sincronización

El error discutido en la sección 24 nuevamente lleva a estos autores a obtener diagramas erróneos. Para el modelo de Coombes y Bressloff también han sido calculadas las lenguas de Arnold. El diagrama de la figura 48 A) fue publicado en [6] y muestra algunas regiones de sincronización.

Estas también son erróneas, pues las órbitas periódicas fueron calculadas mediante la solución de sistemas de ecuaciones de la forma (26), pero si los parámetros no determinan una función de disparos inyectiva, las soluciones del sistema no necesariamente corresponden a alguna secuencia de disparos. Esto da lugar a sincronizaciones espurias.

En la figura 48 B) se muestran las lenguas del modelo de Coombes y Bressloff trazadas correctamente. Para ello fueron calculadas correctamente las órbitas periódicas implementando el método de la proposición 49, y después se determinó, utilizando la ecuación (28), si éstas corresponden a la frontera de la lengua.

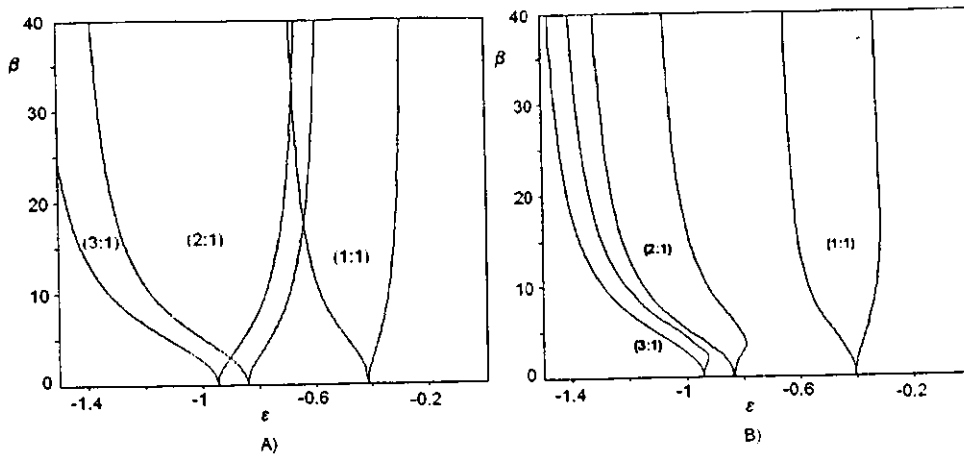


Figura 48: Fronteras de las lenguas de Arnold del modelo de Coombes y Bressloff. Los parámetros τ y I_0 permanecen constantes en $\tau = 1$ y $I_0 = 2$. A) Diagrama erróneo. Se determinaron las regiones de sincronización determinando si los parámetros de las fronteras de las lenguas determinan soluciones al sistema (26) y además cumplen la condición (28). B) Se efectuó un procedimiento similar, pero determinando si los parámetros dan lugar a órbitas sincronizadas utilizando el algoritmo proporcionado por Carrillo, Ongay y Guzmán.

5 Discusión y Conclusiones

En este trabajo se realizó un análisis de los modelos de acumulación lineal sujetos a un forzamiento periódico, representados mediante ecuaciones diferenciales de la forma

$$\dot{u} = -\sigma u + g(t, \lambda).$$

Entre las contribuciones originales de este trabajo cabe mencionar que se determinó la topología del dominio D_a de la función de disparos de estos modelos, pues se demostró que el D_a es un conjunto cerrado para el cual puede haber dos posibilidades:

- i) $D_a = \mathbb{R}$
- ii) $D_a \neq \mathbb{R}$,

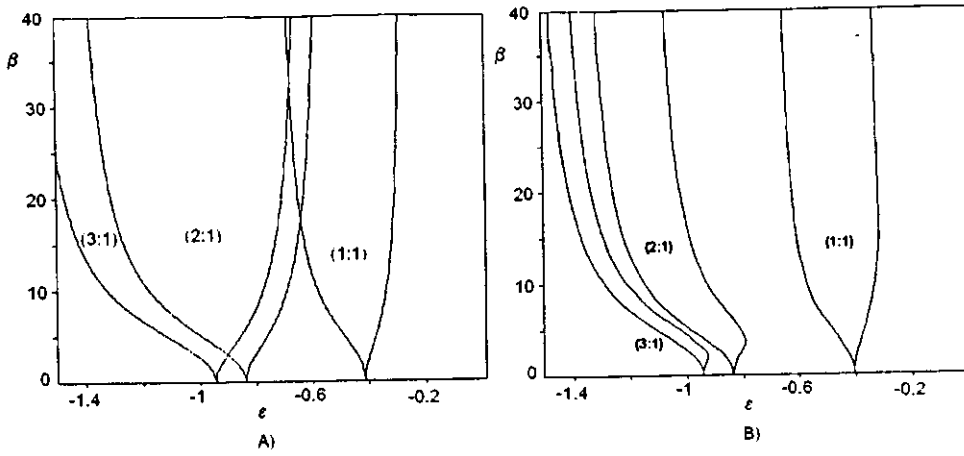


Figura 48: Fronteras de las lenguas de Arnold del modelo de Coombes y Bressloff. Los parámetros τ y I_0 permanecen constantes en $\tau = 1$ y $I_0 = 2$. A) Diagrama erróneo. Se determinaron las regiones de sincronización determinando si los parámetros de las fronteras de las lenguas determinan soluciones al sistema (26) y además cumplen la condición (28). B) Se efectuó un procedimiento similar, pero determinando si los parámetros dan lugar a órbitas sincronizadas utilizando el algoritmo proporcionado por Carrillo, Ongay y Guzmán.

5 Discusión y Conclusiones

En este trabajo se realizó un análisis de los modelos de acumulación lineal sujetos a un forzamiento periódico, representados mediante ecuaciones diferenciales de la forma

$$\dot{u} = -\sigma u + g(t, \lambda).$$

Entre las contribuciones originales de este trabajo cabe mencionar que se determinó la topología del dominio D_a de la función de disparos de estos modelos, pues se demostró que el D_a es un conjunto cerrado para el cual puede haber dos posibilidades:

- i) $D_a = \mathbb{R}$
- ii) $D_a \neq \mathbb{R}$,

En el caso en que $D_a \neq \mathbb{R}$, existen otras dos posibilidades:

$$i) D_a = \emptyset$$

$$ii) D_a = \bigcup_{n \in \mathbb{Z}} I + n, \text{ donde } I \text{ es unión finita de intervalos cerrados.}$$

Para realizar este análisis fue necesario emplear el atractor periódico $\varphi(t)$ de las soluciones de la ecuación diferencial. Además se determinó que en el caso en que $D_a \neq \mathbb{R}$, el oscilador, dada cualquier condición inicial, nunca dispara o solamente puede generar secuencias finitas de disparos.

En el caso en que $D_a = \mathbb{R}$, si el oscilador dispara sincronizadamente con respecto al forzamiento periódico, los disparos ocurren en un número finito de fases del forzamiento. En las aplicaciones, este comportamiento de la neurona es determinado mediante la utilización de una adecuada teoría de rotación.

En la región de parámetros donde las funciones de fases de disparos son homeomorfismos, la teoría del número de rotación desarrollada por Poincaré es útil para la determinación de atractores periódicos de la función α de fases de disparos. En esta región el número de rotación está bien definido y existen regiones donde éste es constante (*lenguas de Arnold*).

Si la función de fases de disparo no es un homeomorfismo, existen generalizaciones útiles del concepto de número de rotación. Por ejemplo, cuando la función es continua pero no monótona, el número de rotación depende del punto donde es calculado. Esto nos da un intervalo cerrado de números de rotación. Por cada número racional $\frac{p}{q}$ en este intervalo, la función de fases de disparo tiene al menos una órbita periódica de periodo q , pero la mayoría de ellas son inestables. Algunos resultados, en su mayoría numéricos, muestran que es posible la coexistencia de órbitas periódicas atractoras, de diferente período, fenómeno conocido como *multiestabilidad*. En este caso, la teoría nos muestra la posibilidad de tener diferentes sincronizaciones, dependiendo de la condición inicial del oscilador forzado. Además, cabe la posibilidad de tener osciladores forzados para los cuales algunas condiciones iniciales darán lugar a sincronización y otras a comportamiento caótico (es decir, un comportamiento impredecible y sensible a condiciones iniciales).

La principal contribución de este trabajo la constituye la caracterización de las condiciones que determinan la regularidad (continuidad e inyectividad) de las funciones de disparo. Es de vital importancia el conocimiento de estas regiones, pues como hemos visto, lo contrario lleva a cometer errores en el cálculo de las sincronizaciones.

Quedan problemas abiertos, como el de determinar en la región del espacio de parámetros donde ocurre la muerte del oscilador, las zonas donde el dominio de la función de disparos se compone de intervalos cerrados. Los diagramas erróneos de lenguas de Arnold presentados por Coombes y Bressloff dejan plantear un problema más importante: delucidar si existen condiciones para los MAL que den lugar al fenómeno de multiestabilidad.

6 Apéndice. Rutinas y Programas Utilizados

En este capítulo se exhiben los listados de los programas que se emplearon para trazar los diagramas de lenguas de Arnold de los MAL del capítulo anterior. Para el modelo con forzamiento sinusoidal

$$\dot{x} = -\frac{x}{\tau} + I_0 + \varepsilon \sin(2\pi t)$$

se muestra el listado completo de las rutinas usadas para trazar los diagramas correctos y los erróneos. Para el modelo CB

$$\dot{x} = -\frac{x}{\tau} + I_0 + \frac{\varepsilon\beta^2 e^{-\beta t}}{1 - e^{-\beta}} \left[t + \frac{e^{-\beta}}{1 - e^{-\beta}} \right]$$

los listados son similares y por lo tanto solamente es de utilidad mostrar las rutinas propias del modelo.

6.1 Rutinas del Modelo con Forzamiento Sinusoidal

6.1.1 Cálculo de sincronizaciones resolviendo el sistema de ecuaciones (26)

Se muestra el listado de una versión del programa empleado para el cálculo de regiones de sincronización por medio del algoritmo de Coombes y Bressloff.

```
////////////////////////////////////  
// Traza las fronteras de las lenguas de Arnold que aparecen en la figura 3 del artículo  
//  
// [1] "Mode locking and Arnold tongues in integrate-and-fire neural oscillators"  
// S. Coombes y P.C. Bressloff. Physical Review E Vol. 60, Num. 2, Agosto 1999.  
//  
// El modelo de acumulacion y disparo tiene forzamiento sinusoidal  
// Guarda los puntos encontrados en el archivo de datos cmbsfrn1.dat  
//  
#include <math.h>  
#include <stdlib.h>  
#include <dos.h>  
#include <stdio.h>  
int NewtonSistemas(int m,int Envolvencia,long double** Matriz,long double* Tk,long double  
Tau,long double I0,long double Epsilon,int MaxIter,long double Tol);
```

```

void CreaSistema(int m,int Envolvencia,long double** Matriz,long double* Tk,long double
Tau,long double I0,long double Epsilon);
void SolveLineal(int m,long double* Y,long double** Matriz);
long double frontera(int envolvencia,int periodo,long double* Tk,long double Tau,long
double I0,long double Epsilon);
long double A(long double T,long double I0,long double Epsilon);
long double HH(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon);
long double DHH(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon);
long double F(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon);
long double DF(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon);
long double norma(int m,long double* Vector);
long double** CreaMatriz(int m);
long double* CreaVector(int m);
void DestruyeMatriz(int m,long double** Matriz);
void DestruyeVector(long double* Vector);
long double solve(long double I0,long double Q,long double P);
long double max(long double x1,long double x2);
long double min(long double x1,long double x2);
int Protect;
const int MaxPer = 7, MinPer = 1;
long double cotaSuperior = 1.0e2;
long double temp[MaxPer*3];
void main()
{
// Numero de resonancias que se desean detectar
const NumRes = 4;
// Maximo numero de iteraciones para el metodo de Newton para sistemas
const int MaxiterNewtonSist = 25;
const long double TolNewtonSist = 1.0e-09; // Tolerancia del metodo de Newton
int lado; // Determina que lado de frontera de cada lengua se debe de calcular
int i,j,k; // Contadores de iteraciones
int i2,j2; // Contadores de iteraciones
// Intentos para determinar si un punto del espacio de parametros determina
//una solucion del sistema de ecuaciones
int intentos=50;
int MaxIterBisec = 250; // Iteraciones para aproximar la frontera de la lengua
// Almacenan las sincronizaciones (periodo y envolvencia deseados, respectivamente)
int P[NumRes],Q[NumRes];

```

```

int found; // Bandera para indicar que los parametros en turno determinan una orbita
periodica
long double PtoInic; // Condicion inicial para iniciar la continuacion numerica
const long double delta = 0.01; // longitud de la vecindad inicial para detectar la frontera
de la lengua
long double delta2; // delta auxiliar para hacer las aproximaciones
// tolerancia para determinar si el multiplicador de una orbita es suficientemente cercano
a 1
long double eps = 0.01;
long double NumPtsY=480.0; // Numero de puntos de la malla en el eje vertical de
parametros
// Dimensiones reales de la region donde se desean hallar las fronteras de las lenguas
long double MaxVar1=2.0,MinVar1=0.5,MaxVar2=3.0,MinVar2=0.0;
long double incY=(MaxVar2-MinVar2)/NumPtsY; // Incrementos del parametro en el eje
vertical
long double aux; // Variable auxiliar
long double TauL,TauR,I0=2.0,Epsilon; // Parametros del modelo de acumulacion lineal
en turno
// Apuntador a la matriz donde se almacenan las linealizaciones del sistema de ecuaciones.
// Se utiliza en el metodo de Newton para sistemas
long double** Matriz=NULL;
// Apuntador al vector donde se almacenan las soluciones del sistema linealizado
long double* Tk=NULL;
// y que se considera que pertenecen a la frontera de las lenguas
FILE *datos=fopen("cmbsfrn1.dat","wb");
Q[0] = 1; P[0] = 1; // Resonancias en turno
Q[1] = 3; P[1] = 4;
Q[2] = 2; P[2] = 3;
Q[3] = 3; P[3] = 5;
Matriz = CreaMatriz(2*MaxPer); // crea la matriz aumentada donde se meta el sistema
Tk = CreaVector(2*(MaxPer+1)); // crea un vector de incognitas (en ceros)
for (lado=0; lado<2; lado++) // para cada lado de la lengua en turno
{
for (i=0; i<NumRes; i++) // Para cada sincronizacion Q : P
{
// Calcula el punto donde la lengua en turno toca el eje horizontal
PtoInic = solve(I0,Q[i],P[i]);
Epsilon = MinVar2 + incY; //

```

```

for (j=0; j<NumPtsY; j++) // Para cada valor del parametro en el eje vertical
{
found = 0;
if (lado == 0) TauL = PtoInic; // Si se traza el lado izquierdo de la curva
else TauR = PtoInic; // Si se traza el lado derecho de la curva
delta2 = delta; // Vecindades iniciales
// Ciclo para hacer una biseccion para aproximar a la frontera de las lenguas
for (k=0; ((k<MaxIterBisec) && (!found)); k++)
{
// Ciclo para tratar de hallar alguna solucion al sistema de ecuaciones
for (i2=0; ((i2<intentos) && (!found)); i2++)
{
Protect = 1; // Bandera para evitar errores de overflow y ciclos infinitos
Tk[0] = random(1000)/1000.0; // Elige una condicion inicial aleatoria
// Condiciones iniciales aleatorias para calcular una solucion al sistema de ecuaciones
for (j2=1; j2<=P[i]; j2++) Tk[j2] = Tk[j2-1] + random(1000)/1000.0;
if (lado == 0) // Si se esta calculando la frontera del lado izquierdo de la lengua
// Trata de hallar una solucion del sistema, con las características
// de la orbita deseadas y en los parametros en turno
found = NewtonSistemas(P[i]+1,Q[i],Matriz,Tk,TauL,I0,Epsilon,MaxiterNewtonSist,TolNewtonSist);

else // Si se esta calculando la frontera del lado derecho de la lengua
found = NewtonSistemas(P[i]+1,Q[i],Matriz,Tk,TauR,I0,Epsilon,MaxiterNewtonSist,TolNewtonSist);
}
if (!found) // Si el sistema no tiene solucion
{
delta2 /= 2.0;
// Modifica el parametro en el eje horizontal para tratar de caer dentro de la lengua
if (lado == 0) TauL += delta2;
else TauR -= delta2;
}
else // Si el sistema tiene solucion (se considera que esta dentro de la lengua)
{
// Determina el multiplicador de la solucion del sistema
if (lado == 0) aux = frontera(Q[i],P[i],Tk,TauL,I0,Epsilon);
else aux = frontera(Q[i],P[i],Tk,TauR,I0,Epsilon);
found = (fabs(aux - 1.0) < eps); // Determina si esta cerca de uno
if (found) // Se considera que el punto pertenece a la frontera de la lengua

```

```

{
if (lado == 0) // Almacena los parametros en el archivo de datos
{
aux = TauL-delta2;
fwrite(&aux,sizeof(long double),1,datos);
fwrite(&Epsilon,sizeof(long double),1,datos);
}
else // Almacena los parametros en el archivo de datos
{
aux = TauR+delta2;
fwrite(&aux,sizeof(long double),1,datos);
fwrite(&Epsilon,sizeof(long double),1,datos);
}
}
else
{
if (lado == 0) TauL -= delta2;
else TauR += delta2;
}
}
// Si se ha alcanzado algun extremo de la region donde se desean
// calcular las lenguas, se continua con la siguiente lengua
if ((lado == 0) && (TauL < MinVar1)) j = NumPtsY;
else if ((lado == 1) && (TauR > MaxVar1)) j = NumPtsY;
}
// Si se hallo un punto en la frontera, se modifica la condicion inicial para buscar el
siguiente
if (found)
{
if (lado == 0) PtoInic = TauL;
else PtoInic = TauR;
}
Epsilon += incY;
// Reporta a la salida estandar el avance obtenido
printf(" Avance: Epsilon= %Lf Lengua: %d lado: %d\n",Epsilon,i,lado);
}
}
}

```

```

// Cuando se han calculado todas las lenguas, se libera el espacio de memoria
// utilizado para la linealizacion del sistema y sus soluciones
DestruyeMatriz(2*MaxPer,Matriz);
DestruyeVector(Tk);
fclose(datos); // Cierra el archivo de datos
}
long double solve(long double I0,long double Q,long double P)
// Utiliza el metodo de Newton - Raphson para resolver la ecuacion (ver [1])
//  $Q/P = \text{Tau} \cdot \ln(I0/\text{Tau}/(I0 \cdot \text{Tau} - 1))$ 
// en funcion de Tau. Esto permite calcular el punto donde esta posada una
// lengua de Arnold como las del diagram 3 de [1], de acuerdo al valor del
// parametro I0 constante y de la resonancia (ya conocida) de la lengua. Una vez
// hecho esto, es posible realizar el proceso de continuacion numerica.
{
int found=0,i;
long double Tau=0.5,T1;
long double eps = 1.0e-09;
long double ro = Q/P;
long double f,fp;
for (i=0; ((i<100) && (!found)); i++)
{
f = (I0*Tau-1.0)*expl(ro/Tau) - I0*Tau;
fp = I0*expl(ro/Tau) + (I0*Tau-1.0)*expl(ro/Tau)*(-ro/powl(Tau,2))-I0;
T1 = Tau - f/fp;
found = (fabsl(T1-Tau) < eps);
Tau = T1;
}
return(Tau);
}
long double frontera(int envolvercia,int periodo,long double* Tk,long double Tau,
long double I0,long double Epsilon)
// Devuelve el valor del multiplicador de alguna solucion del sistema linealizado.
{
int i;

```

```

long double aux,aux2;
long double prod = 1.0;
Tk[periodo]=Tk[0]+envolvencia;
Protect = 1;
for (i=0; ((i<periodo) && Protect); i++)
{
aux2 = A(Tk[i+1],I0,Epsilon)-1.0/Tau;
if (aux2 != 0.0)
{
aux = A(Tk[i],I0,Epsilon)/aux2;
prod *= aux;
}
else
{
Protect = 0;
prod = -9999.0;
}
}
if (Protect) prod *= expl(-envolvencia/Tau);
return(prod);
}
int NewtonSistemas(int m,int Envolvencia,long double** Matriz,long double* Tk,
long double Tau,long double I0,long double Epsilon, int MaxIter,long double Tol)
// Implementacion del metodo de Newton para resolver sistemas no lineales de
// ecuaciones
{
int found=0, acotado=1;
long double cota = 1000.0,temp;
long double Y[3*MaxPer];
for (int k=0; ((k<MaxIter) && !found && Protect && acotado); k++)
{
CreaSistema(m,Envolvencia,Matriz,Tk,Tau,I0,Epsilon);
SolveLineal(m,Y,Matriz);
for (int j=0; j<m; j++) Tk[j] += Y[j];
temp = norma(m,Y);
found = (temp < Tol);
}
}

```



```

acotado = (temp < cota);
}
return(found);
}
void SolveLineal(int m,long double* Y,long double** \Matriz)
/////////////////////////////////////////////////////////////////
// Implementacion del metodo de eliminacion gaussina con pivoteo maximal para
// resolver sistemas de ecuaciones lineales
/////////////////////////////////////////////////////////////////
{
int conta,i,j,k;
long double div, max, suma;
for (i=0; i<m-1; i++)
{
// hace un pivoteo maximal
max = fabsl(Matriz[i][i]);
conta = i;
for (k=i+1; k<m; k++)
if (max < fabsl(Matriz[k][i]))
{
conta = k;
max = fabsl(Matriz[k][i]);
}
if (conta != i)
{
for (k=i; k<=m; k++)
{
temp[k] = Matriz[i][k];
Matriz[i][k] = Matriz[conta][k];
Matriz[conta][k] = temp[k];
}
}
if (Matriz[i][i] != 0.0)
{
for (j=i+1; j<m; j++)
{
// eliminacion gaussiana
div = Matriz[j][i]/Matriz[i][i];

```

```

for (k=i ; k<=m; k++) Matriz[j][k] -= Matriz[i][k]*div;
}
}
else
{
Protect = 0;
}
}
//sustitucion hacia atras
if (Matriz[m-1][m-1] == 0)
{
Protect = 0;
}
else
{
Y[m-1] = Matriz[m-1][m]/Matriz[m-1][m-1];
for (i=m-2; i>=0; i-)
{
suma = 0;
for (j=i+1; j<m; j++) suma += Matriz[i][j]*Y[j];
Y[i] = (Matriz[i][m] - suma)/Matriz[i][i];
}
}
}
void CreaSistema(int m,int Envolvencia,long double** Matriz,long double* Tk,
long double Tau,long double IO,long double Epsilon)
////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////
// Calcula la linealizacion del sistema de ecuaciones no lineales (12) de [1]
////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////
{
int i,j;
// recibe como entrada una matriz de dimensiones m x (m+1) que constituye el
// sistema aumentado
for (i=0; i<m-1; i++)
{
for (j=0; j<=m; j++)
{
if (i == j) Matriz[i][j] = -DHH(Tk[i],Tau,IO,Epsilon);

```

```

else if (i+1 == j) Matriz[i][j] = DF(Tk[j],Tau,I0,Epsilon);
// Construye el vector del lado derecho del sistema
else if (j == m)
Matriz[i][j] = HH(Tk[i],Tau,I0,Epsilon) - F(Tk[i+1],Tau,I0,Epsilon);
// si no se cumple ninguna condicion
else Matriz[i][j] = 0.0;
}
}
// asigna las entradas del ultimo renglon de la matriz aumentada
for (j=0; j<=m; j++)
{
if (j == 0) Matriz[m-1][j] = -1.0;
else if (j == m-1) Matriz[m-1][j] = 1.0;
else if (j == m) Matriz[m-1][j] = -(Tk[m-1] - Tk[0] - Envolvencia);
else Matriz[m-1][j] = 0.0;
}
}
long double G(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon)
////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////
// Retorna el valor de la funcion G, definida en [1], en el punto T
////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////
{
long double raiz=sqrt(1.0+powl(2.0*M_PI*Tau,2));
long double cosB=1.0/raiz,sinB=2.0*M_PI*Tau/raiz;
if (fabs(T) < cotaSuperior)
return(I0*Tau-Epsilon*Tau/raiz*(sinB*cosl(2.0*M_PI*T)-sinl(2.0*M_PI*T)*cosB));
else
{
Protect = 0;
return(1.0);
}
}
long double F(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon)
////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////
// Retorna el valor de la funcion G, definida en [1], en el punto T
////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////////
{
if (T/Tau<100.0) return(expl(T/Tau)*(G(T,Tau,I0,Epsilon)-1.0));

```

```

else
{
Protect = 0;
return(1.0);
}
}
long double HH(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon)
///////////////////////////////////////////////////////////////////
// Funcion que representa la funcion (6) definida en [1]
///////////////////////////////////////////////////////////////////
{
if (T/Tau<100.0) return(F(T,Tau,I0,Epsilon)+expl(T/Tau));
else
{
Protect = 0;
return(1.0);
}
}
long double DHH(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon)
///////////////////////////////////////////////////////////////////
// Retorna el valor de la derivada de la funcion HH definida anteriormente
///////////////////////////////////////////////////////////////////
{
if (T/Tau<100.0) return(DF(T,Tau,I0,Epsilon)+expl(T/Tau)/Tau);
else
{
Protect = 0;
return(1.0);
}
}
long double A(long double T,long double I0,long double Epsilon)
///////////////////////////////////////////////////////////////////
// Retorna el valor del forzamiento sinusoidal en el punto T aplicado al modelo
// de acumulacion lineal.
// Tau, I0, Epsilon son los parametros del modelo de acumulacion lineal con
// forzamiento sinusoidal
///////////////////////////////////////////////////////////////////
{

```

```

return(I0 + Epsilon*sinl(2.0*M_PI*T));
}
long double DF(long double T,long double Tau,long double I0,long double Epsilon)
// Retorna el valor de la derivada de la funcion F en el punto T
// Tau, I0, Epsilon son los parametros del modelo de acumulacion lineal con
// forzamiento sinusoidal
{
if (T/Tau<100.0) return(expl(T/Tau)*(A(T,I0,Epsilon)-1.0/Tau));
else
{
Protect = 0;
return(1.0);
}
}
long double norma(int m,long double* Vector)
// Retorna la norma de un vector de dimension m
long double res = 0.0;
for (int i=0; i<m; i++)
{
if (Vector[i]<cotaSuperior) res += powl(Vector[i],2);
else
{
Protect = 0;
return (1.0);
}
}
return(sqrtl(res));
}
long double max(long double x1,long double x2)
// Retorna el maximo entre dos numeros x1 y x2
{
if (x1 >= x2) return(x1);
}

```

```

else return(x2);
}
long double min(long double x1,long double x2)
// Retorna el minimo entre dos numeros x1 y x2
{
if (x1 <= x2) return(x1);
else return(x2);
}
long double** CreaMatriz(int m)
// Retorna un apuntador al espacio en memoria utilizado por una matriz cuadrada
// creada dinamicamente
//
// Parametros:
// m: numero de columnas de la matriz
{
long double** M=NULL;
int i;
M = new long double*[m];
for (i=0; i<m; i++) M[i] = new long double[m+1];
return(M);
}
long double* CreaVector(int m)
// Retorna un apuntador al espacio en memoria utilizado por un vector creado
// dinamicamente
//
// Parametro:
// m: dimension del vector
{
long double* V=NULL;
V = new long double[m];
return(V);
}

```

```

void DestruyeMatriz(int m,long double** Matriz)
////////////////////////////////////////////////////////////////////
// Libera el espacio en memoria utilizado por una matriz creada dinamicamente
//
// Parametros:
// m: numero de columnas de la matriz
// Matriz: apuntador a la memoria empleada por la matriz
//////////////////////////////////////////////////////////////////
{
for (int i=0; i<m; i++) delete[] Matriz[i];
delete[] Matriz;
}
void DestruyeVector(long double* Vector)
////////////////////////////////////////////////////////////////////
// Libera el espacio en memoria utilizado por un vector creado dinamicamente
//
// Parametro:
// Vector: apuntador a la memoria empleada por el vector
//////////////////////////////////////////////////////////////////
{
delete[] Vector;
}

```

6.1.2 Implementación de un Algoritmo para Calcular Sincronizaciones Basado en la Proposición 49

El siguiente es un listado de una versión de la rutina empleada para la detección de órbitas periódicas con sincronización ($q : p$)

```

int Resonancias2(int M,int N,int Ciclos,int Trans,long double IncT, long double Sigma,long
double S,long double H1,long double H2,
long double K1,long double K2,long double Eps, int Envolvencia,int Periodo)
{
/*****
* Resonancias2 busca una orbita periodica con la resonancia indicada *
*****/
int Found=0; /*** Variable auxiliar para determinar si se encontro
alguna resonancia ***/
int I=0; /*** Contador de iteraciones ***/

```

```

int J,I2; /*** Contador de iteraciones ***/
long double aux; /*** Variable auxiliar para obtener partes fraccionarias ***/
long double aux2; /*** Variable auxiliar para obtener partes fraccionarias ***/
long double X; /*** Auxiliar para almacenar las iteraciones de la funcion de disparos ***/
long double X0; /*** Almacena el primer valor de las iteraciones para buscar las resonancias ***/
int K; /*** Contador de ciclos ***/
X0=random(1000.0)/1000.0; // Condicion inicial aleatoria
do
{ // Transitorios
X0=modfl(FtsEcDif(M,N,IncT,X0,0.0,Sigma,S,H1,H2,K1,K2),&aux);
I++;
} while ((I<Trans) && (Protect!=0));
K=0;
X=X0;
do
{ // Comienza otro ciclo
do
{ // Busca una primera aproximacion
I=0;
while (!Found && (I<Periodo) && Protect) // busca la resonancia
{ // y halla una primera orbita
X=modfl(X,&aux); // periodica
X=FtsEcDif(M,N,IncT,X,0.0,Sigma,S,H1,H2,K1,K2);
Found=((fabsl(X0-modfl(X,&aux)) < Eps) ||
(fabsl(fabsl(X0-modfl(X,&aux))-1.0) < Eps));
I++; // Almacena el periodo de la orbita en la variable I
}
if ((I>=Periodo) && !Found)
{
K++;
X0=X; //Transitorio variable si no encontro una orbita periodica
}
} while (!Found && (K<Ciclos) && Protect);
if (Found && Protect)
{ // Comienza comprobacion de la resonancia hallada
Found=0;
if (Protect)

```



```

{
X=modfl(X,&aux);
X0=X;
aux=0.0;
for (J=0; ((J<Periodo) && (Protect)); J++) //Ciclo de check
{
X=modfl(X,&aux);
X=FtsEcDif(M,N,IncT,X,0.0,Sigma,S,H1,H2,K1,K2)+aux;
}
Found=((fabs(X0-modfl(X,&aux2)) < Eps) ||
(fabs(fabs(X0-modfl(X,&aux2))-1.0) < Eps));
Found = (Found && (fabs(X-X0-Envlencia) < Eps));
if (Found && Protect)
{ // Se encontro resonancia y paso el check
X=modfl(X,&aux);
for (I2=0; I2<Periodo; I2++)
{
Tk[I2] = X;
X = modfl(X,&aux);
X = FtsEcDif(M,N,IncT,X,0.0,Sigma,S,H1,H2,K1,K2) + aux;
}
return(Found);
}
}
}
X0=modfl(X,&aux); // Si no detecto periodicidad toma otro punto
X=X0; // mas avanzado de una probable orbita y lo
// utiliza al volver a entrar al loop.
K++;
} while (!Found && (K<Ciclos) && (I<Periodo) && (J<Periodo) && Protect);
return(Found);
}

```

Referencias

- [1] L.F. Abbott, T.B. Kepler. *Model neurons: from Hodgkin-Huxley to Hopfield*. Lect. Notes on Physics (1990) Luis Garrido (Ed). Springer Verlag.
- [2] S.M Baer, J. Rinzel, H. Carrillo. *Analysis of an autonomous phase model for neuronal parabolic bursting*. J. Math. Biol. (1995) 33: 309-333.
- [3] H. Carrillo, F. Ongay. *On the firing maps of a general class of forced integrate and fire neurons*. Aceptado para su publicación en Math. Biosc. 2001.
- [4] H. Carrillo, J.R. Guzmán, F. Ongay. *Dinámica de las iteraciones de la función de Arnold*. Aportaciones Matemáticas al XXVI Congreso Nacional de la S.M.M. 1994.
- [5] H. Carrillo. *La neurona mecánica*. En preparación.
- [6] S. Coombes. *Liapunov exponents and mode-locked solutions for integrate-and-fire dynamical systems*. Physics Letters A 255 (1999) 49-57.
- [7] S. Coombes, P.C. Bressloff. *Mode locking and Arnold tongues in integrate-and-fire neural oscillators*. Physical Review E (60) 2. August 1999.
- [8] I.E. Díaz Bobadilla. "Sistemas Dinámicos en la Circunferencia". Tesis Profesional. UAEM 1996.
- [9] R. FitzHugh, H.P. Schwan. *Biological Engineering*. Cap. I. 1969 McGraw-Hill, New York.
- [10] R. FitzHugh (1961) Biophys. J 1, 445; J.S. Nagumo, S. Arimoto, S. Yoshizawa (1962) Proc. IRE 50, 2061.
- [11] A. Guzmán. "Dinámica Generada por Homeomorfismos del Círculo". Tesis Profesional. 1988. UNAM.
- [12] J.R. Guzmán. "Sistemas Dinámicos en la Circunferencia: Aplicaciones a Teoría de Números y Modelación de Neuronas". Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. 1994. UNAM.

- [13] A.L. Hodgkin, A.F. Huxley. (1952) *J. Physiol. (London)* 117. 500.
- [14] J. P. Keener. *Chaotic Behavior in Piecewise Continuous Difference Equations*. Trans. AMS 26 (1980). pp 589-604.
- [15] J.P. Keener, F.C. Hoppensteadt, J. Rinzel. *Integrate-and-Fire Models of Nerve Membrane Response to Oscillatory Input*. SIAM J. APPL. Math. Vol. 41, No. 3, Diciembre 1981.
- [16] M.A. Mendoza. "Dinámica de las neuronas de oscilación y disparo". Tesis de Licenciatura. UAEM. 1998.
- [17] S. Newhouse, J. Palis, F. Takens. "Bifurcations and stability of families of diffeomorphisms". *Inst. Hautes Etudes Sci. Pub. Math.* 57 (1983) 5 - 71.
- [18] Z. Nitecki. *Differentiable Dynamics. "An Introduction to the Orbit Structure of Diffeomorphisms"*. The MIT Press 1971.
- [19] F. Ongay. "Propiedades de regularidad de las funciones de disparo de los osciladores de integración y disparo". Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias UNAM. 2000.
- [20] L. Glass, J. Belair. *Continuation of Arnold Tongues in Mathematical Models of Periodically Forced Biological Oscillators*. En *Lecture Notes in Biomathematics 66. Nonlinear Oscillations in Biology and Chemistry*. Proceedings, Utah, 1985, pp. 232-243. Ed. S. Levin. Springer Verlag.
- [21] R. Pérez, L. Glass. *Bistability, Period Doubling Bifurcations and Chaos in a Periodically Forced Oscillator*. *Physics Letters* 90 A 9: 441-443 (1982).
- [22] A. Rescigno, R.B. Stein, R.L. Purple, R.E. Poppele. *A Neuronal Model for the Discharge Patterns Produced by Cyclic Inputs*. *Bulletin of Mathematical Biophysics*. Vol. 32, 1970.
- [23] J. Rinzel. *Discussion: Electrical Excitability of Cells. Theory and Experiment. Review of the Hodgkin-Huxley Foundation and Update*. 1990. *Review of the Mathematical Biology*. Vol 52, num 1/2 pp. 5-23.
- [24] J. Rinzel, Y.S. Lee. *Dissection of a model for neural parabolic bursting*. *J. Math. Biol.* 25. 653-675 (1987).

- [25] E. Salinas. "Modelación y Simulación de las Oscilaciones del Potencial Eléctrico de una Neurona". Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. 1992.