



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ALGUNAS ONDAS EN MEDIOS  
EXCITABLES

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

M A T E M A T I C A

P R E S E N T A :

JUDITH PEREZ VELAZQUEZ



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: FAUSTINO SANCHEZ GARDUÑO



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

2001

300130



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Algunas ondas en medios excitables"

realizado por Pérez Velázquez Judith

con número de cuenta 9320887-5 , pasante de la carrera de Matemáticas

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Faustino Sánchez Garduño

Propietario Dr. Pedro Miramontes Vidal

Propietario Dra. Catherine García Reimbert

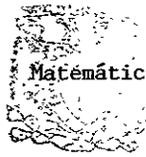
Suplente Dr. Pablo Padilla Longoria

Suplente Dra. María de Lourdes Esteve Peralta



*Minister*  
*Catherine García Reimbert*  
*Pablo Padilla L.*  
*Lourdes Esteve*

Consejo Departamental de Matemáticas



P.A. *Lourdes Esteve*

M. EN C. ALEJANDRO BRAVO MOJICA  
CONSEJO DEPARTAMENTAL  
DE  
MATEMÁTICAS

# Algunas ondas en medios excitables

**Judith Pérez Velázquez,**  
Facultad de Ciencias, UNAM.

*Director de Tesis:* Faustino Sánchez Garduño.

*A mi familia.*

...Simple interactions can have consequences that are not predictable by intuition based on biological experience alone.

L. A. Segel,  
Mathematical Models in Molecular and Cellular Biology.

# Agradecimientos

Quisiera aprovechar este espacio para agradecer a todas las personas que hicieron posible que esta trabajo haya sido concluído. De hecho, que de alguna u otra forma me ayudaron a terminar no sólo esta tesis sino también mi carrera.

Primero quiero agradecer a mi asesor, el Dr. Faustino Sánchez Garduño por todo lo que me ayudo durante el tiempo que estuve trabajando en esta tesis. Gracias por involucrarte tanto con el proyecto y por apoyarme siempre. Por la paciencia al revisar el trabajo, por la ayuda y recomendaciones para mejorarlo. También por todo lo que aprendí durante el desarrollo del mismo.

A mis profesores de la Facultad, al Dr. Pedro Miramontes por acercarme al campo de la Biología Matemática, a la Dra. Catherine García Reimbert por todo su apoyo y su ayuda durante la carrera. Al Dr. Pablo Padilla por su buena disposición. A todos mis sinodales.

Al Departamento de Matemáticas de la Facultad de Ciencias, particularmente a la Dra. Lourdes Esteva Peralta, por toda su ayuda y por permitirme el uso de los recursos de cómputo. Al Departamento de Matemáticas y Mecánica del Instituto de Matemáticas Aplicadas y Sistemas por todas las facilidades que me proveyeron siempre y por la disposición. A la UNAM, al Programa de Beca de Tesis de Licenciatura.

A toda mi familia: mis papás, mis hermanos y hermanas, mis sobrinos y mis sobrinas.

Tambien a todos los cuates, a los que no menciono por nombre para que nadie se me olvide.

# Índice General

<b>I</b>	<b>Introducción</b>	<b>1</b>
<b>1</b>	<b>La transmisión de los impulsos nerviosos</b>	<b>7</b>
1.1	Introducción . . . . .	7
1.2	El sistema nervioso . . . . .	8
1.2.1	Sus funciones . . . . .	8
1.2.2	Las partes que lo constituyen . . . . .	9
1.3	La fisiología de las neuronas . . . . .	12
1.3.1	Las neuronas de Don Ramón . . . . .	12
1.3.2	Sus partes y funciones . . . . .	14
1.3.3	La membrana del axón . . . . .	17
1.4	El modelo eléctrico de la neurona . . . . .	18
1.4.1	Los conceptos y leyes básicas . . . . .	19
1.4.2	Sobre circuitos eléctricos . . . . .	24
1.5	La excitabilidad de las neuronas . . . . .	27
1.5.1	Las concentraciones iónicas y los potenciales . . . . .	27
<b>2</b>	<b>Los modelos continuos de la conducción nerviosa</b>	<b>33</b>
2.1	Introducción . . . . .	33
2.2	La generalidad de Hodgkin y Huxley . . . . .	34
2.2.1	Algunos antecedentes . . . . .	34
2.2.2	Los experimentos . . . . .	36
2.2.3	Fijación del voltaje . . . . .	37
2.2.4	El modelo . . . . .	38
2.3	Lo más manejable: FitzHugh-Nagumo . . . . .	46
2.3.1	El modelo parsimonioso . . . . .	46
2.4	El modelo espacio-temporal . . . . .	53
2.4.1	Difusión espacial del potencial de membrana . . . . .	53

2.4.2	El modelo (FN) espacio-temporal . . . . .	54
<b>3</b>	<b>Dinámica ondulatoria en la ecuación de Nagumo</b>	<b>57</b>
3.1	Introducción . . . . .	57
3.2	El primer acercamiento . . . . .	58
3.2.1	¿Qué es una onda viajera? . . . . .	58
3.2.2	Dos problemas importantes . . . . .	59
3.2.3	El problema de este capítulo . . . . .	60
3.2.4	El signo de la velocidad . . . . .	62
3.3	Primera mirada a la existencia de s.t.o.v. . . . .	64
3.3.1	La reformulación dinámica . . . . .	64
3.3.2	Órbitas homoclínicas y heteroclínicas . . . . .	66
3.3.3	Análisis local . . . . .	67
3.4	Segunda mirada a la existencia de s.t.o.v. . . . .	71
3.4.1	Análisis global I, $c = 0$ . . . . .	71
3.4.2	Análisis global II, $c > 0$ . . . . .	76
3.4.3	La unificación . . . . .	87
3.4.4	Un caso particular . . . . .	88
3.5	Construcción de la onda de Huxley . . . . .	89
3.6	Comentario sobre estabilidad global . . . . .	92
<b>4</b>	<b>Las ondas en el modelo de FitzHugh-Nagumo</b>	<b>93</b>
4.1	Introducción . . . . .	93
4.2	La dinámica temporal I, $I_a = 0$ . . . . .	94
4.2.1	Los parámetros prohibidos . . . . .	95
4.2.2	El umbral y la excitabilidad . . . . .	97
4.2.3	Los ciclos límite . . . . .	102
4.3	La dinámica temporal II, $I_a > 0$ . . . . .	104
4.3.1	Una cota para los parámetros . . . . .	105
4.3.2	Análisis local . . . . .	106
4.3.3	Análisis global . . . . .	107
4.3.4	El modelo lineal a trozos . . . . .	109
4.4	Los impulsos viajando . . . . .	112
4.4.1	Una cota para la velocidad cuando $I_a = 0$ . . . . .	112
4.4.2	Caso $b$ y $\gamma$ pequeños . . . . .	115
4.4.3	Impulsos viajeros en el modelo lineal a trozos . . . . .	117
4.5	La dinámica y los impulsos . . . . .	120
4.5.1	Análisis local . . . . .	121

4.5.2	Sobre la dinámica global . . . . .	123
4.6	Consideraciones adicionales . . . . .	127
4.6.1	El umbral y la excitabilidad . . . . .	127
4.6.2	Axón finito . . . . .	130
4.6.3	Otros resultados . . . . .	132
<b>5</b>	<b>De ondas químicas y cardíacas a la discusión y conclusiones</b>	<b>135</b>
5.1	Algunas ondas químicas . . . . .	135
5.1.1	Patrones bidimensionales . . . . .	135
5.1.2	Patrones en tres dimensiones . . . . .	138
5.2	Ondas del corazón . . . . .	141
5.3	Medios excitables . . . . .	143
5.4	Discusión y conclusiones . . . . .	145
<b>A</b>	<b>Ecuaciones de reacción-difusión</b>	<b>151</b>
A.1	La ley de conservación . . . . .	151
A.2	La difusión de Fick . . . . .	154
A.3	Los problemas físicos . . . . .	155
<b>B</b>	<b>Ondas viajeras en la ecuación de Fisher-KPP</b>	<b>157</b>
B.1	Análisis local . . . . .	159
B.2	Análisis global . . . . .	161
B.3	Región positivamente invariante . . . . .	162
<b>C</b>	<b>Dos Teoremas de los Sistemas Planos</b>	<b>165</b>
C.1	El criterio negativo de Bendixon . . . . .	166
C.2	El teorema de Poincaré-Bendixon . . . . .	167
<b>D</b>	<b>Algunos resultados importantes</b>	<b>169</b>
D.1	Teorema de la variedad central . . . . .	169
D.2	La bifurcación de Hopf . . . . .	170
D.2.1	Estabilidad . . . . .	172
	<b>Bibliografía</b>	<b>175</b>
	<b>Índice de Figuras</b>	<b>183</b>

# Introducción

Si consideramos fenómenos como el encendido de un cerillo, la transmisión de impulsos nerviosos a lo largo del axón de las neuronas o el bombeo de la sangre a través del corazón, en principio —por tener un origen tan diferente— parecerían no tener relación alguna. Efectivamente, en sí mismos, nada comparten. Sin embargo, al estudiar los fenómenos mencionados y verlos, no en sus detalles específicos sino en sus cualidades, podemos concluir algo esencialmente distinto.

Empecemos por describir someramente lo que ocurre en un fenómeno simple: el encendido de un cerillo. Dejando de lado las reacciones químicas subyacentes, centremos la atención en el proceso que conduce a la ignición. Caractericemos al estado de los materiales de los que está hecho el cerillo antes del encendido, como de *reposo*. Si el cerillo se frota suavemente contra una superficie rugosa nada ocurre; mientras que si se frota con la fuerza “adecuada” puede producirse una flama. En este caso los componentes químicos sufren un proceso de oxidación que dura cierto lapso de tiempo, después del cual las cenizas se ubican en un nuevo estado de reposo. Nótese que la variable relevante para producir la flama fue la intensidad con la que se frota el cerillo. Si ésta es muy pequeña no hay encendido, pero si es demasiado grande habríamos destruido la cabeza del cerillo antes de producir una flama.

Por otro lado, nuestro corazón tiene como función bombear la sangre a todo el cuerpo. Sin entrar en los detalles que conllevan a la descripción de la fisiología del corazón o de cómo se lleva a cabo el proceso de bombeo, consideremos al responsable de las contracciones que producen el bombeo de la sangre: el músculo cardíaco. La contracción es la manifestación macroscópica y mecánica de un *fenómeno cooperativo* en el que participan todas las células que forman dicho músculo. En efecto, la contracción misma es la respuesta a un estímulo eléctrico que viaja por el músculo. Bajando de escala espacial y considerando como unidad a la célula cardíaca, se ha aislado y

estudiado de manera individual a este tipo de células. Se ha visto que poseen un *umbral* para responder a estímulos eléctricos. Precisemos. Si se les aplica un estímulo por debajo del umbral, la célula no reacciona y permanece en un estado de reposo; mientras que si el estímulo sobrepasa el umbral, invariablemente la célula responde contrayéndose —como ocurre con el músculo cardiaco completo—. En este ejemplo, la variable que exhibe el umbral es el voltaje, pues el estímulo toma esta forma.

Comparemos ahora las cualidades de los dos fenómenos descritos: ambos poseen un umbral el cual tiene las características descritas antes. De hecho, esta propiedad es una de las que caracteriza a los así llamados *sistemas excitables*. A partir de la siguiente descripción quizá sea más claro por que aseguramos que estos dos fenómenos pueden ser clasificados en una misma categoría.

Podemos caracterizar a los sistemas excitables a través de sus propiedades: poseen un estado de reposo estable, bajo un estímulo *adecuado* cambia el estado del sistema y se produce una reacción importante en él, al transcurrir el tiempo el sistema regresa de nuevo a un estado de reposo. La reacción que se produce en el sistema provoca cambios significativos en sus propiedades. Los sistemas excitables —como en nuestros ejemplos— responden ante un estímulo sólo si este sobrepasa un valor crítico o *umbral*. Si este valor no se sobrepasa, no se altera el estado del sistema, si se supera notablemente el sistema puede destruirse.

En el enfoque continuo<sup>1</sup>, los sistemas excitables pueden ser descritos por modelos matemáticos que toman la forma de *sistemas de ecuaciones diferenciales parciales no lineales* de tipo parabólico, típicamente son *ecuaciones de reacción-difusión*. La evidencia experimental muestra que, como respuesta a un estímulo “apropiado”, muchos sistemas excitables, exhiben un comportamiento ondulatorio que se propaga a través de ellos a medida que el tiempo transcurre. De hecho, con frecuencia se dice que el comportamiento ondulatorio caracteriza a los sistemas excitables.

La complejidad de las ondas que pueden dar lugar los modelos matemáticos de los sistemas excitables, depende de la dimensión del espacio físico del sistema y recorre un amplio espectro que va desde *ondas viajeras* de distinto tipo en dimensión uno, hasta *ondas enrolladas* en dimensión tres, pasando por *espirales múltiples*, en dimensión dos. Estos tipos de onda, aparte de su relevancia matemática, tienen una importante interpretación

---

<sup>1</sup>Los sistemas excitables también se han estudiado usando el enfoque discreto.

física<sup>2</sup>.

Parte del análisis de las ecuaciones que describen a los sistemas excitables, consiste en determinar las condiciones bajo las cuales admiten por soluciones a distinto tipo de ondas, teniendo éstas las propiedades que dictan las evidencias experimentales.

En este trabajo revisaremos un ejemplo de un sistema excitable proveniente de la fisiología celular, la transmisión de los impulsos nerviosos. Escogimos este modelo como prototipo de medio excitable primero por que constituye un trabajo clásico en el campo de la biología teórica. Además, su análisis en términos matemáticos hace uso de herramientas para problemas más generales y plantea otros de considerable importancia en diversas áreas. Ha permitido la aplicación y el desarrollo de las matemáticas no sólo a otras ciencias sino a ella misma. La organización de este trabajo es la siguiente.

En el Capítulo 1 exponemos el fenómeno fisiológico de la transmisión de los impulsos nerviosos a través del axón de las neuronas. Aquí hacemos una revisión de las bases. Ésta incluye: la fisiología de la neurona ubicándola como la unidad funcional del sistema nervioso, hasta la exposición de un modelo eléctrico de la transmisión de los impulsos nerviosos.

En el Capítulo 2, basándonos en el símil eléctrico, construimos el modelo matemático para la descripción de la transmisión del impulso nervioso, sobre el que hay acuerdo es el más sistemático que se haya construido para estos fines. Nos referimos al modelo de Hodgkin-Huxley (HH) que consiste de un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales: una de tipo reacción-difusión para el potencial de membrana y tres ecuaciones diferenciales parciales de primer orden. La no linealidad de este modelo complica su estudio. Sus propios autores hicieron un primer análisis quizá no muy amplio en términos matemáticos. Sin embargo, el estudio sistemático de la dinámica ondulatoria contenida en él se empezó a desarrollar en versiones más simples del original que aun contienen las principales características de éste. Las que se consideran más importantes fueron las propuestas por FitzHugh y Nagumo, contenidas en la parte final de este capítulo.

En el Capítulo 3 empezamos el análisis de los modelos planteados antes, considerando una de sus simplificaciones: el modelo de Nagumo, que consiste de una sola ecuación de reacción-difusión. El estudio se basa en la eviden-

---

<sup>2</sup>Efectivamente, las ondas en medios excitables pueden representar desde un potencial de acción en el caso de la conducción nerviosa o el frente de la onda de concentración de sustancias químicas en las reacciones de Belusov-Zhabotinsky.

cia de que el potencial de acción, a medida que se propaga por el axón (un medio unidimensional), lo hace con velocidad constante y conservando su forma. Estas características, permiten identificarlo matemáticamente como una solución de tipo *onda viajera* unidimensional, cumpliendo determinadas condiciones de frontera. Averiguar las condiciones bajo las cuales la ecuación de reacción-difusión admite soluciones de este tipo lleva a investigar las condiciones para las cuales un sistema autónomo de dos ecuaciones diferenciales tiene cierto tipo de *trayectorias heteroclinicas*. En este capítulo se hace un estudio exhaustivo sobre la existencia de ondas viajeras en esta simplificación. Algunas de ellas tienen las propiedades cualitativas del impulso eléctrico que viaja por el axón.

El Capítulo 4 lo dedicamos a bosquejar los problemas matemáticos que aparecen en el estudio de la dinámica de tipo onda viajera para un modelo que podemos ubicar como el siguiente grado de complejidad después del de Nagumo: el modelo de FitzHugh-Nagumo. Éste consiste de dos ecuaciones diferenciales parciales: una para el potencial y otra para la variable de recuperación. El estudio de existencia de soluciones de tipo onda viajera se lleva a estudiar la dinámica de un sistema autónomo de tres ecuaciones diferenciales ordinarias, al variar los parámetros involucrados. La trayectoria del sistema que sería consistente con la propagación del impulso es ahora una *trayectoria homoclinica*. Se dan razonamientos de plausibilidad sobre la existencia —para un cierto juego de parámetros— de una trayectoria homoclinica “simple”<sup>3</sup>. Los problemas de existencia que originan estas ecuaciones se han estudiado desde varios puntos de vista, para lo cual se han usado y desarrollado herramientas matemáticas adecuadas. Al final del capítulo se hace una breve descripción de éstas.

Con el Capítulo 5 concluye este trabajo. Pretendimos que fuese, además de cualitativo y ofreciera al lector una visión de conjunto sobre el tema de este trabajo: dinámica ondulatoria en sistemas excitables. Así, describimos brevemente otros sistemas excitables (el músculo cardiaco, las reacciones de Belusov-Zhabotinsky) destacando la importancia que en ellos tiene la propagación de ondas. Este capítulo concluye con una lista —seguro no exhaustiva— de las distintas herramientas matemáticas que se han usado para estudiar a los sistemas excitables, así como el enunciado de algunos problemas que podrían ser continuación de este acercamiento a los sistemas excitables.

---

<sup>3</sup>Existe también evidencia de la existencia de trayectorias homoclinicas “no simples”, correspondientes a pulsos múltiples

A fin de hacer más ágil la lectura de este trabajo optamos por dejar para los apéndices la exposición de algunos resultados usados y otros aspectos técnicos. Quisiéramos además mencionar que la bibliografía que utilizamos —citada al final de este trabajo— la hemos dividido en *consultada* y *de referencia*, en esta última el lector interesado podrá encontrar más detalles de los temas particulares pues nosotros sólo hicimos un breve estudio de la misma.

Como comentario final, diremos que si bien este trabajo es principalmente de revisión, en la medida de lo posible, se incorporaron algunas cuestiones con estilo y características propias.

# Capítulo 1

## La transmisión de los impulsos nerviosos

### 1.1 Introducción

Diariamente nuestro cuerpo realiza gran cantidad y diversidad de actividades y funciones. Las hay de locomoción: nos movemos, caminamos, corremos. Las hay de percepción, los sentidos son parte fundamental de nuestra comunicación con el exterior: vemos, olemos, oímos, percibimos la textura de los objetos que tocamos o los cambios de temperatura. Muchas de las actividades que realiza nuestro cuerpo, son conscientes, pero también las hay inconscientes. Algunas se llevan a cabo rápidamente, otras son más lentas. Otras tantas, son respuesta a estímulos tanto del medio, como de nuestro propio cuerpo. El latir del corazón o la respiración, son dos ejemplos de actividades que siempre están presentes.

Para la realización de cada una de las funciones recién mencionadas, es necesaria la participación coordinada de diversas partes del cuerpo humano. Éstas incluyen un amplio espectro de escalas espaciales, de estructuras y complejidades; desde una sola célula hasta sistemas completos, pasando por los distintos órganos que constituyen nuestro cuerpo.

No obstante esta diversidad, todas las actividades y funciones que realiza nuestro cuerpo, son coordinadas y ordenadas por un par de sistemas directores: el *sistema nervioso* (SN) y el *sistema endocrino* (SE).

A diferencia del SN que coordina las respuestas rápidas a estímulos externos, el SE controla la respuesta lentas y de más largo plazo a estímulos

internos. Para ello usa señales químicas. El SE es una colección de glándulas que secretan mensajes químicos, llamados hormonas. Estas señales pasan a la sangre y a través de ella llegan a su órgano objetivo el cual tiene células que poseen los receptores apropiados.

Las actividades de ambos, el SN y el SE, están coordinadas e integradas.

Dado que en este trabajo pretendemos estudiar, desde la perspectiva matemática, los aspectos básicos de la forma como se realiza la comunicación en el SN, será más bien este sistema nuestro objeto de trabajo. Así, este primer capítulo está dedicado a exponer los aspectos básicos –tanto de la fisiología como de la física– de la transmisión de los impulsos nerviosos. Empezamos haciendo una breve descripción del sistema nervioso para después centrar nuestra atención en la unidad funcional de éste: la *neurona*. Haremos una exposición de su fisiología y de sus características electroquímicas, pues son éstas las que hacen posible la transmisión de señales en el organismo. Para esto describimos un modelo físico de la neurona sobre cuya base se han desarrollado teorías completas para la descripción del fenómeno de la conducción nerviosa. Este desarrollo nos permitirá introducir un concepto que sintetiza y también caracteriza, el comportamiento cualitativo de las neuronas: la *excitabilidad*.

## 1.2 El sistema nervioso

Los animales multicelulares, por ser individuos que se autoregulan, tienen que registrar continuamente las variables internas de su organismo a fin de mantenerlas dentro de un cierto nivel “permitido”. En condiciones normales, de detectarse alguna desviación peligrosa, el cuerpo responde inmediatamente. También, registra y responde a los más variados estímulos externos. Como ya lo mencionamos, el sistema nervioso coordina esta diversidad de actividades y funciones. A lo largo de toda esta sección hemos seguido como referencias principales a: [1], [49] y [68].

### 1.2.1 Sus funciones

Las funciones básicas del sistema nervioso son:

1. **Recepción.** Los receptores son las partes del sistema nervioso que perciben los cambios en los medios internos o externos al cuerpo. Los

registros de entrada pueden ser de formas muy variadas, por ejemplo: la presión, el gusto, el sonido, la luz, el pH en la sangre, los niveles hormonales, etc., y son convertidas en señales que se envían al cerebro o a la médula espinal<sup>1</sup>.

2. **Integración.** La información de entrada se procesa en los centros sensoriales del cerebro o de la columna vertebral, así se genera una respuesta.
3. **Generación de respuesta.** La respuesta de salida, es una señal que se transmite a los órganos, que pueden convertirla en alguna forma de acción: movimientos, cambios en el ritmo cardiaco, liberación de hormonas, etc. Los músculos y las glándulas, son ejemplos de órganos de generación de respuesta.

Las tres funciones mencionadas, caracterizan a todo proceso de comunicación. Determinar, para el caso del SN, qué tipo de información se transmite, quién o quiénes lo hacen y cuáles son los mecanismos subyacentes, resultaron grandes problemas científicos.

Ahora se sabe que la transferencia de información en el SN es a través de las neuronas y que el mecanismo subyacente no es de tipo difusivo sino eléctrico. De hecho, un cálculo sencillo muestra que si la difusión fuese el mecanismo responsable, se necesitarían hasta décadas para que la información se trasladara un metro de distancia (véase [8]). Luego, son señales eléctricas por medio de las cuales se da la transferencia de información entre las células del SN. En efecto, son las propiedades electroquímicas de éstas las que hacen posible el funcionamiento del SN. Pero antes de adentrarnos en la fisiología y las propiedades de las neuronas, hagámos una breve —suficiente para nuestros fines— descripción de este sistema director.

### 1.2.2 Las partes que lo constituyen

Dicho de forma esquemática, el SN consiste del:

1. **Sistema Nervioso Central (SNC).** El calificativo “central” le viene por que está formado por células que se agrupan en ganglios o centros que están conectados. La agregación de las células nerviosas en ganglios, está asociada con la complejidad de la respuesta que puede producir el sistema.

---

<sup>1</sup>Ver sección siguiente

El SNC está compuesto por el cerebro y la médula espinal; ambos están rodeados de tejido y líquido y protegidos por huesos: el cráneo y la columna vertebral, respectivamente.

- **El cerebro.** El cerebro está compuesto de tres partes: los hemisferios cerebrales, el cerebelo y la médula oblonga.
  - **Hemisferios cerebrales.** Es aquí donde se coordinan la inteligencia y el razonamiento, el aprendizaje y la memoria. Son dos los hemisferios: el derecho y el izquierdo conectados por el cuerpo calloso. Los hemisferios están cubiertos por una capa delgada (de 1 a 4 mm.) de materia gris: la corteza cerebral. Los pliegues dividen a la corteza en cuatro lóbulos: occipital, temporal, parietal y frontal. Aunque ninguno funciona de forma separada, la mayoría de las funciones de los lóbulos ha sido determinada. El occipital recibe y procesa la información visual; el temporal recibe las señales auditivas, procesa el lenguaje; el parietal procesa información del tacto, el sabor, la presión arterial, el dolor, el calor y el frío; el frontal la actividad motora e integración de la actividad muscular, el habla y procesos del pensamiento.
  - **Cerebelo.** Sus funciones incluyen la coordinación motriz fina, el movimiento del cuerpo, la postura y el balance.
  - **Médula oblonga.** Es la más cercana a la médula espinal y está involucrada con la regulación de los latidos del corazón, la respiración, la presión sanguínea. También regula los centros reflejo para el vómito, la tos, el estornudo, la masticación y el hipo.
- **La médula espinal.** La médula espinal corre por el lado dorsal del cuerpo y lo liga con el cerebro. En los vertebrados, la médula espinal está encerrada en el hueco que deja el arreglo de las vértebras que forman la columna vertebral. La médula está formada por la llamada materia gris y la materia blanca que la rodea está hecha de un haz de fibras nerviosas interneuronales<sup>2</sup> que actúan como rutas. Unas suben trayendo mensajes al cerebro; mientras que otras bajan llevando información de éste. La médula espinal también está involucrada en los reflejos en los cuales no interviene el cerebro de forma inmediata.

---

<sup>2</sup>Ver más adelante

**2. Sistema Nervioso Periférico (SNP).** Éste conecta al SNC con tejidos y órganos (por ejemplo, los sensoriales) del cuerpo y lo hace a través de nervios<sup>3</sup>. Estos a su vez están formados por agregados de neuronas. El SNP lo constituyen todos los nervios del cuerpo y su función depende de dónde a dónde estén conectados. Por ejemplo, los nervios espinales conducen información desde la médula espinal hacia el SNC.

El SNP contiene neuronas aferentes (sensoriales) que llevan información hacia el SNC o neuronas eferentes (motoras) que llevan información hacia músculos o glándulas. En el SNP hay dos tipos de rutas motoras: las somáticas y las autónomas. Para su estudio se suele separarlo:

- **Sistema Nervioso Somático (SNS).** Éste incluye todos los nervios que controlan el sistema muscular y a los receptores sensoriales externos. Los órganos de los sentidos externos (en los que se incluye la piel) son receptores. Las fibras musculares y las glándulas son efectores.

Los arcos reflejos son reacciones automáticas e involuntarias a un estímulo. Dentro de éstos se incluyen el control del diámetro de las pupilas en los ojos de los vertebrados o el hipo.

- **Sistema Nervioso Autónomo (SNA).** Consiste de neuronas motoras que controlan los órganos internos sobre los que no tenemos control consciente como los músculos del corazón, músculos blandos del estómago, próstata, el útero, etcétera.

Las neuronas del SNA no llegan de forma directa (como sí lo hacen las del SNS) a sus objetivos sino que se conectan a neuronas motoras secundarias las cuales, a su vez, estimulan el órgano objetivo.

El SNA tiene dos subsistemas: el nervioso simpático y el parasimpático, cada uno de los cuales opera de forma opuesta. Ambos estimulan los mismos órganos y su actuar opuesto es a fin de mantener la homeostásis. Por ejemplo, cuando nos espantamos, el primero hace que el corazón palpite más rápido; mientras que el parasimpático revierte el efecto.

En general, los sistemas nerviosos consisten de células nerviosas interrelacionadas formando una complicada red nerviosa. Una idea de lo complicado

<sup>3</sup>Un nervio está compuesto de axones (en la siguiente sección se describe esta parte de la neurona) agrupados y por vasos sanguíneos. La imagen que uno se puede hacer de un nervio es la de un grueso cable en cuyo interior corren muchos cables de menor diámetro: éstos son los axones.

que puede ser ésta, la da el número de células que lo constituyen. Los humanos tenemos alrededor de  $10^{12}$  neuronas y cada una puede estar conectada con otras  $10^5$ .

A través de la comunicación entre estos componentes se lleva a cabo la coordinación de las diversas funciones vitales.

## 1.3 La fisiología de las neuronas

Antes de exponer la fisiología de la neurona conviene hacer una breve revisión de lo que sin duda es una de las contribuciones más importantes a la fisiología del siglo XX. Nos referimos al descubrimiento de que la neurona era la unidad funcional del sistema nervioso.

### 1.3.1 Las neuronas de Don Ramón

Fue el fisiólogo español Santiago Ramón y Cajal quien se dio cuenta de que las neuronas eran las células constituyentes del SN. Por su trabajo recibió el premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1906, que compartió con el italiano Camillo Golgi, quien inventó la técnica gracias a la que Ramón y Cajal pudo realizar sus experimentos.

A pesar de haber compartido el premio, tenían ideas opuestas sobre la estructura del SN. En particular Cajal no estaba de acuerdo con el punto de vista de Golgi, quien sostenía que el SN estaba constituido por un continuo de tejidos. Por su parte, Cajal creía que más bien estaba hecho de billones de células nerviosas separadas, que después fueron llamadas neuronas, por Waldeyer. Es decir, uno creía que la red nerviosa era un extenso filamento de nervios y el segundo sostenía que está constituida por células individuales, aunque muy próximas.

Golgi desarrolló un método llamado *impregnación de plata*, que permitía identificar pequeñas secciones de tejido. El método de Golgi resultó ser una aportación fundamental pues hasta antes de ella la principal dificultad para estudiar el SN era que bajo el microscopio aparecía como una enorme masa muy enredada de filamentos. Su técnica permite colorear secciones del tejido y de esta manera aislarlos fácilmente. Cajal empezó a usar dicha técnica casi catorce años después de que fue desarrollada por Golgi.

El estudio de Cajal sobre el SN se inició cuando ilustraba un tratado de técnicas histológicas que escribió su padre. Así fue como se dio cuenta de que

los métodos para estudiar el tejido nervioso no eran adecuados. Descubrió la técnica que Golgi había inventado gracias a un colega médico. A partir de entonces comenzó un asombroso trabajo de investigación y descubrimiento. Gracias a lo que observaba en las preparaciones que obtuvo, a sus originales ideas y a su impecable técnica de ilustración, aportó una descripción de la organización de las células nerviosas del SNC y del SNP de varias especies de animales, tanto de su estructura como de sus funciones. Además, estableció que las células nerviosas estaban polarizadas y que recibían información de otras gracias a su estructura. También estudió la retina, el cerebelo, la médula espinal, así como la regeneración de las fibras nerviosas periféricas, la reacción del SN a lesiones y el desarrollo del SN en la fase embrionaria. Sin embargo, su aportación fundamental fué la idea de que el sistema nervioso estaba constituido por células nerviosas individuales, que eventualmente concluyó en que la unidad básica del SN era la neurona.

Se considera que su obra central es: *Textura del Sistema Nervioso del Hombre y los Vertebrados* (1894-1904), su traducción al francés fue la que permitió conocer su trabajo. Este libro contiene la mayor parte de sus descubrimientos: los fundamentos de la neuroanatomía moderna. Incluye una detallada descripción de la organización del SN de muchas especies de animales. Este tratado está enteramente ilustrado por el propio Santiago Ramón y Cajal.

A pesar de que Golgi no interpretó correctamente la estructura del SN —incluso sostenía tener la prueba en sus preparaciones para demostrar su conjetura—, su trabajo fué también fundamental, no sólo inventó la herramienta a través de la que Cajal hizo sus fundamentales observaciones, también contribuyó en describir otros tipos de células y estudió las funciones de la médula espinal.

Otro error conceptual de Golgi fué que consideró a las dendritas<sup>4</sup> como elementos nutritivos para las neuronas y no las relacionaba con la conducción de impulsos nerviosos. A pesar de esto, sus contribuciones científicas fueron muy importantes. Razón por la cual ya había sido nominado para el premio nobel desde 1901 (año en que se otorgó el primer premio) pero fué hasta 1906 que lo recibió (año en el que por primera vez se compartía un Nobel).

La decisión de otorgar el premio Nobel conjunto no fué sencilla y tuvo importantes opositores. Sin embargo, finalmente gracias a un extenso análisis de cada uno de los candidatos se llegó a la conclusión de que el asombroso

---

<sup>4</sup>Véase la Sección 1.3.2.

trabajo de Cajal no hubiera sido posible sin la técnica de Golgi, por lo que era imposible valorar más alguno de los dos. Sin embargo, las palabras de uno de los miembros de la Academia Sueca de Ciencias –quienes en ese entonces seleccionaban a los ganadores– hace evidente la importancia de la aportación de Cajal:

...Cajal ha construido casi el marco completo de nuestra estructura de pensamiento, al que otros menos afortunados han hecho sus contribuciones, y lo seguirán haciendo. (Holmgren, 1906).

### 1.3.2 Sus partes y funciones

Las dimensiones de una neurona cambian, no sólo de individuo a individuo, sino que también dependen de su localización (y función) en el cuerpo (véase la Figura 1.1). Aunque de tamaños y formas diferentes, todas las neuronas tienen tres partes fundamentales<sup>5</sup>:

- **Cuerpo celular o soma.** Éste contiene al núcleo, a las mitocondrias y a otros organelos propios de células eucariontes.
- **Dendritas.** Son ramificaciones que, originadas en el cuerpo celular, reciben información de otras células para transmitirla a éste.
- **Axón.** Es una fibra nerviosa que conduce el mensaje hacia afuera del cuerpo celular. Como toda célula, la neurona, está cubierta por una *membrana*, donde como veremos, se realizan fenómenos electroquímicos fundamentales para la conducción nerviosa.

El axón puede ser visto como una dendrita con pocas ramificaciones.

Debido a la estructura de las neuronas, éstas pueden estar conectadas a otras a través de una red nerviosa constituida por los axones y las dendritas. El axón puede estar unido a una o varias neuronas, con una fibra muscular o con otros tipos de células.

<sup>5</sup>Es preciso señalar que la descripción que aquí ofrecemos sobre la fisiología de las neuronas es muy general, ya que existen células nerviosas que no tienen axón y otras no tienen dendritas. Hay evidencia incluso de que algunos axones no conducen impulsos o que algunos sistemas dendríticos tienen la capacidad de hacerlo (véase [55]).

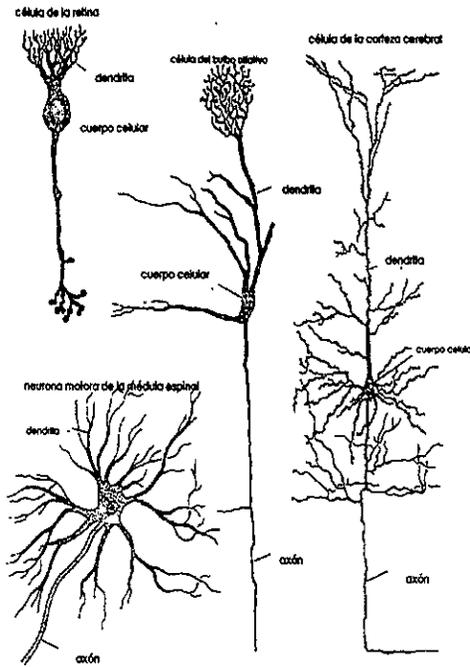


Figura 1.1: Esquema de diversas neuronas, es su mayoría son ilustraciones de Ramón y Cajal. Figura tomada de [46].

Los puntos de contacto entre dos neuronas se llaman *sinapsis*, que no es una unión física, se trata de la existencia de sustancias electroquímicas que hacen posible la transmisión de una señal de una neurona a otra.

Las regiones que conforman una neurona son específicas y cada una de ellas realiza funciones también específicas en el proceso de comunicación. Conviene entonces identificar al mecanismo básico en términos funcionales como sigue:

- **Región de entrada.** Es el área de la neurona que está en contacto sináptico con otras y por la cual entra la información; normalmente

consiste de dendritas y quizás alguna región de la superficie del soma de la neurona.

- **Región de conducción.** Ésta consiste del axón, el cual, como mencionamos, usualmente termina en finas ramas que hacen contacto sináptico con otras células. El tamaño de axón puede variar pero es posible incluso que exceda a un metro.

Es importante hacer notar que la comunicación que se transmite a lo largo del axón es de un tipo muy particular: sólo se da en un sentido y lo que se transmite son señales que producirán una respuesta de tipo binario, es decir, una neurona sólo puede o no responder a una señal, y si lo hace la respuesta no lleva información sobre el estímulo que la provocó inicialmente. En este sentido, aunque nos hemos hecho la imagen de un nervio en términos de un cable<sup>6</sup>, el modo en que la información se transmite no es de ninguna forma como en un cable común y corriente.

no funciona como un cable usual que habíamos planteado

- **Región de salida.** La forman las ramas terminales del axón. En esta región es donde usualmente se secreta una sustancia química llamada *neurotransmisor*, secreción de la cual depende que continúe o no el proceso. Puede verse esta secreción como una señal.

En la región de salida, la siguiente neurona (o cada una de las que constituyen esta región) recibe a su vez esta señal, que transmitirá o no de acuerdo con el resultado de la *integración*<sup>7</sup> de los estímulos de cada neurona a la que está conectada. Realizará esta transmisión a la llegada de un estímulo sólo si éste de nuevo estimula la secreción de un neurotransmisor. Después, los neurotransmisores se combinan con receptores de las siguientes neuronas o incluso de membranas musculares.

Funcionalmente hablando, las neuronas se clasifican en los siguientes tres grupos:

1. **Motoras.** Tienen axón largo y dendritas cortas. Éstas transmiten mensajes del SNC a los músculos o a las glándulas.

<sup>6</sup>Ver pie de página 3.

<sup>7</sup>La integración se refiere a la manera en la que las señales sinápticas se combinan y se transmiten en los árboles dendríticos y el cuerpo celular.

2. **Sensoriales.** Normalmente tienen dendritas largas y axón corto y llevan los mensajes de los receptores sensoriales al SNC.
3. **Interneuronas.** Éstas se encuentran sólo en el SNC donde conectan una neurona con otra.

Sin embargo en términos generales se tiene que las señales nerviosas son conducidas a lo largo del axón, y podemos decir que son los axones los principales responsables de la transmisión de información entre los diferentes puntos del SN. Para tener una idea clara de cómo se lleva a cabo el proceso de la transmisión de los impulsos neuronales, requeriremos hacer más precisas las propiedades del axón.

### 1.3.3 La membrana del axón

*La superficie de una célula no es una simple demarcación pasiva, sino una parte compleja y esencial de la organización celular. Es una parte viva y móvil de la célula.*

E. Just, *The Biology of the cell surface*, 1939.

El axón, por ser parte de una célula, está cubierto por una membrana. Las características de ésta son las principales responsables de la transmisión de información en el SN. En esta sección precisaremos de qué manera se lleva a cabo dicha transmisión.

La membrana del axón tiene la propiedad de ser selectivamente permeable, es decir, permite el paso de algunos materiales e impide el paso de otros. La permeabilidad se da en los dos sentidos, es decir, de afuera hacia adentro y de adentro hacia afuera.

La permeabilidad no tendría mayor importancia, si no fuera por el tipo de material que alberga en su interior el axón y aquél que se encuentra en su exterior. Dicho material está constituido —entre otras cosas— por una solución de sales cuyos componentes principales son iones. De éstos, son tres los principales: los iones de sodio,  $Na^+$ , de potasio,  $K^+$ , y de cloro,  $Cl^-$ . La notación anterior hace explícito de qué manera están cargadas eléctricamente las distintas sustancias. Así,  $Na^+$  significa que se ha retirado un electrón de su composición neutra.

Por ser iones cargados lo que fluye a través de la membrana del axón, la permeabilidad se vuelve un mecanismo muy importante. Precisemos, en

condiciones de reposo, dentro y fuera de la célula existe una concentración específica de los diversos iones. Como la membrana es permeable, los iones pueden fluir hacia dentro o hacia fuera de la célula, lo que provoca que cambien sus concentraciones en ambos lados de dicha membrana. Así, la permeabilidad de la membrana le confiere propiedades eléctricas al axón, pues el flujo provocado por el cambio en las concentraciones de iones cargados genera una *corriente eléctrica*<sup>8</sup>.

El flujo de iones cargados a través de la membrana celular, no se da en cualquier lugar, está restringido a sitios específicos llamados *canales*, que están esparcidos por la superficie de la membrana. Existen varios tipos de canales (uno específico para cada ion). Éstos se abren y cierran de acuerdo a su conformación de proteínas y lo hacen en respuesta a condiciones locales que precisaremos más adelante.

Las concentraciones de los iones también cambian por mecanismos que bombean iones dentro y fuera de la membrana. La función de éstas bombas químicas es uno de los procesos fundamentales de la célula, pues al establecer y mantener diferencias de concentración a través de la membrana celular, ésta puede controlar su volumen. Estas bombas son de hecho vitales para la célula, pues debido a que la membrana no es capaz de resistir una diferencia de presión causada por concentraciones intracelulares muy grandes, si no tuviera un mecanismo (la permeabilidad) que controle su volumen, podría explotar.

Como veremos, lo interesante es a lo que puede dar lugar este movimiento de iones cargados. Para entenderlo mejor requeriremos de ciertos conceptos y leyes de electricidad. Para su presentación, haremos un pequeño paréntesis después del cual, retomaremos el tema principal de este capítulo.

## 1.4 El modelo eléctrico de la neurona

La descripción de cómo se lleva a cabo la transmisión de los impulsos neuronales a través de un modelo eléctrico (del cual surge el modelo matemático que más adelante se deduce y analiza), constituye una de las aportaciones más importantes que se han hecho a la biología teórica.

---

<sup>8</sup>Más adelante se precisa este concepto.

### 1.4.1 Los conceptos y leyes básicas

#### El campo y el potencial eléctricos

La interacción mecánica entre dos masas,  $m_1$  y  $m_2$ , se manifiesta a través de la fuerza de atracción entre ellas y está dada por la *ley de Gravitación Universal*. A diferencia de la interacción gravitatoria, la interacción eléctrica entre dos cargas,  $q_1$  y  $q_2$ , puede ser de atracción o de repulsión dependiendo del signo que tengan: es de atracción si tienen signos opuestos; mientras que la fuerza es de repulsión, si su signo es el mismo. La magnitud de una fuerza eléctrica la da la *ley de Coulomb*.

De forma análoga a como una masa crea su propio campo gravitacional, también lo hacen las cargas eléctricas al generar su *campo eléctrico*. Éste se manifiesta cuando queremos mover una carga eléctrica en la zona del campo eléctrico producido por otra. Si el signo de la carga que se pretende mover coincide con el signo de la primera, será más difícil la tarea, mientras que si sus signos son opuestos, la tarea se facilita.

No importando cuál sea su origen, hay dos conceptos importantes asociados con una fuerza: trabajo y energía. Cuando las fuerzas involucradas son eléctricas, estos dos conceptos nos llevan a otro, el *potencial eléctrico*. Para introducirlo, consideremos dos cargas. Para mover una de las dos, es necesaria la realización de un trabajo (en el sentido que se le da en Física a esta palabra).

El *potencial eléctrico* es la energía potencial por unidad de carga, esto es, una medida del trabajo necesario para trasladar una carga eléctrica en presencia de el campo eléctrico generado por otra.

Supongamos que lo que tenemos es un conjunto de cargas y queremos determinar el trabajo que se necesitaría “gastar” para mover otra hasta un punto  $P$ , en presencia del campo eléctrico generado por todas ellas. Una medida de ello es el potencial eléctrico evaluado en el punto  $P$ , cuyo valor es la suma de los potenciales parciales en ese mismo punto. Sin embargo, aquí aparece el siguiente problema. ¿Desde qué “punto de referencia” traemos a la carga para colocarla exactamente en  $P$ ? Esto nos habla de que el potencial eléctrico en sí mismo no es una cantidad absoluta, sino que está referido a “puntos o niveles de referencia”. En tal caso, en realidad el potencial es más bien una diferencia de dos potenciales. A saber:

(el potencial asignado al punto  $P$ ) – (el potencial asignado al punto de referencia).

De esta manera, de lo que se habla es de la *diferencia de potencial* entre dos puntos. A la diferencia de potencial se le llama también *voltaje*.

Con frecuencia suele tomarse como "punto de referencia" el "infinito" y se conviene asignarle a este "punto" el potencial cero.

### Los conductores y los aislantes

Desde el punto de vista eléctrico una primera división de los materiales puede ser: *conductores* y *aislantes*. En un conductor, las cargas pueden moverse más o menos libremente; mientras que en un aislante las cargas no fluyen.

Empecemos por describir un dispositivo eléctrico importante para nuestros fines. Ésta lo forman dos placas conductoras separadas por el vacío o por un aislante. A este arreglo se llama *condensador* o *capacitor*.

A medida que avancemos iremos relacionando estos conceptos con el fenómeno eléctrico que ocurre en el axón y su membrana. Por ejemplo, según lo hemos dicho, los medios internos y externos de la membrana, están formados por partículas cargadas que fluyen de un lado hacia el otro, esto es, tales medios son conductores. Luego, echando mano del dispositivo eléctrico descrito líneas atrás, podemos identificar a la membrana del axón como un condensador, pues está constituida por una capa molecular que separa dos medios conductores.

Como hay un flujo de partículas cargadas a través de la membrana, una de las variables que nos proveerá de información importante es el *potencial eléctrico de la membrana*. Lo que nos interesará estudiar son los cambios en este potencial (véase la Sección 1.5). Para este fin necesitaremos conocer otros conceptos.

### La capacitancia

Para poder hacer el movimiento de cargas de un conductor a otro es necesaria energía, ésta se almacena en el condensador. ¿Pero qué tanta energía puede almacenar un condensador?, ¿cuál es su capacidad de almacenar?. Se introduce la simple pero descriptiva palabra *capacitancia*, para caracterizar a la capacidad de almacenar energía de un condensador. Para su evaluación, supongamos dos conductores neutros separados por un condensador. Además supongamos un proceso en el que se llevan pequeñas cantidades de carga de un conductor a otro. A medida que se van acumulando cargas en uno de los conductores se establece una diferencia de potencial,  $v$ , entre éstos.

Si se traslada una carga  $q$  y como resultado se establece una diferencia de potencial  $v$ , entonces el cociente  $q/v$  mide la capacitancia y la denotaremos por  $C$ . Por tanto

$$C = \frac{q}{v}.$$

Para el caso de la membrana, el proceso explícito mediante el cual se llevan cargas de un lado a otro de aquélla, se precisará en la Sección 1.5.1. Ahí la energía que se requiere es energía metabólica. Sin embargo, lo que podemos adelantar es que a la membrana también se le puede asociar una capacitancia. De manera que la razón de la carga que pasa a través de la membrana y el voltaje que es necesario para sostener esa carga, es la capacitancia eléctrica de la membrana y la denotaremos como:  $C_m$ .

### La corriente eléctrica

Cuando las cargas fluyen en un conductor se produce una *corriente eléctrica*. Para introducir la definición de **corriente**, que denotaremos por  $I$ , consideremos un medio conductor dentro de un cilindro, en el que circulan cargas bajo la influencia de un campo eléctrico.

Si en el punto  $x$  consideramos una sección transversal de área  $A$  y nos fijamos en la cantidad de carga  $q$  que cruza esa sección transversal en un lapso de duración  $h$ , entonces la corriente o intensidad media estará dada por:

$$I_{med} = \frac{q(t+h) - q(t)}{h},$$

Véase la Figura 1.2.

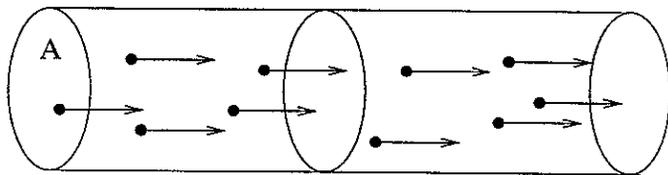


Figura 1.2: Esquema de un flujo de corriente.

Si ahora queremos calcular la corriente instantánea, ésta se obtiene calculando el límite (cuando la duración del intervalo de tiempo tiende a cero) de la corriente media. Luego

$$I(t) = \lim_{h \rightarrow 0} I_{med} = \lim_{h \rightarrow 0} \left[ \frac{q(t+h) - q(t)}{h} \right] = \frac{dq}{dt}, \quad (1.1)$$

por lo que la carga neta que cruza la sección transversal durante un tiempo  $t$  es simplemente

$$q(t) = \int_0^t I(s) ds.$$

La dirección del flujo se establece usualmente por convención. En el caso de la membrana, la consideraremos positiva cuando iones positivos fluyen del interior al exterior.

### La resistencia y conductividad

A pesar de que un conductor permite el movimiento de cargas a través de él, en realidad estos materiales presentan cierta oposición<sup>9</sup>, cierta *resistencia* a dicho movimiento. Se introduce una magnitud que la cuantifica. Ésta es la *resistencia eléctrica*,  $R$ , de un conductor y es la razón entre la diferencia de potencial  $v$  —medida entre sus extremos— y la corriente que pasa por él, es decir<sup>10</sup>

$$R = \frac{v}{I}. \quad (1.2)$$

La resistencia de un conductor depende de su tamaño, geometría y composición química. Por lo tanto, la resistencia eléctrica es una característica asociada a un conductor que nos permite distinguir a uno de otro.

Un conductor cuya función sea proporcionar determinada resistencia, se llama **resistor**. Precisemos, como cada conductor tiene una resistencia asociada resultará que, dependiendo del valor que tome la razón (1.2), algunos

<sup>9</sup>Esto es claro en conductores de los que están hechos algunos electrodomésticos como la plancha, pues esa resistencia se manifiesta como energía calorífica gracias a la cual es posible planchar.

<sup>10</sup>Cuando la relación entre el voltaje  $v$  y la corriente  $I$  es de proporcionalidad —siendo la resistencia la constante de proporcionalidad— se dice que el material es *ohmico*. Sin embargo, la realidad es más complicada y más bien ocurre que la relación entre  $v$  e  $I$  es no lineal.

permiten el flujo de partículas cargadas y que más bien otros la impiden. Si para determinado objetivo requerimos una resistencia específica, usamos aquél conductor que la posea.

En nuestro contexto, la resistencia de la membrana reside en los canales iónicos, pues estos componentes de la membrana celular impiden el flujo de ciertas partículas cargadas pero, de acuerdo a su composición, permiten el paso de otras. Como hay varios canales iónicos involucrados, usando consideraciones que precisaremos más adelante, la resistencia de la membrana será la suma de las contribuciones que hagan cada uno de ellos. Si la calculamos en términos de valores conocidos para un axón dado, encontraremos que esta resistencia es muy grande, equivalente a la de uno de los mejores aislantes, un alambre de cobre.

Asociada a las resistencia, hay una variable que es importante. Nos referimos a la *conductividad*. Ésta suele representarse como  $g$  y su valor es el inverso multiplicativo de la resistencia.

Volvamos brevemente a nuestro problema. Por sus características geométricas y sus propiedades eléctricas podemos considerar al axón como un cable cilíndrico, que contiene dentro un medio conductor. La corriente viaja por el fluido y puede escaparse a través de la membrana porosa, es decir, como si el cable estuviera recubierto por un aislante defectuoso de modo que permite a la carga salir por diversos puntos.

A fin de establecer de forma apropiada nuestra analogía, dividamos al axón en muchos segmentos muy pequeños. En cada una de estas secciones podemos hablar de la resistencia y la capacidad del axón por unidad de área de membrana. En cada uno de estos segmentos se llevarán a cabo diversos procesos, que se describirán a través de un modelo eléctrico.

Continuemos con la presentación de las herramientas que nos permitirán comprender lo que pasa globalmente.

### Las leyes de Ohm y Faraday

Las leyes que aquí exponemos y que se pueden expresar matemáticamente, relacionan a algunos de los conceptos que hemos introducido anteriormente. Éstas son:

1. *Ley de Ohm*: El voltaje a través de un resistor es proporcional a la corriente a través de éste y el factor de proporcionalidad es la resistencia  $R$ . Luego  $v = RI$ , la que al usar la conductividad toma la forma

$$v = \frac{I}{g}, \quad (1.3)$$

2. *Ley de Faraday.* El voltaje a través de un capacitor es proporcional a la carga eléctrica siendo el factor de proporcionalidad  $\frac{1}{C}$ , por tanto

$$v(t) = \frac{q(t)}{C}. \quad (1.4)$$

Esto quiere decir que si se aplica una diferencia de potencial  $v$  a través de un capacitor, se genera sobre los conductores que forman el capacitor, una cantidad de carga  $q(t)$ , que es proporcional a la diferencia de potencial.

### 1.4.2 Sobre circuitos eléctricos

La construcción del modelo eléctrico de la neurona hace necesaria la introducción de las leyes básicas que rigen a los circuitos eléctricos.

Un circuito eléctrico es un arreglo cerrado de elementos eléctricos cada uno de los cuales son conductores.

Para que una corriente eléctrica fluya en un circuito, se necesita una fuente de energía. Un ejemplo de fuente es una batería.

Cuando se estudia un circuito eléctrico, es común hablar de *nodos* y de *ramas*. Un nodo es un punto donde dos o más caminos conductores que forman el circuito se unen; en ese punto no se puede crear ni almacenar carga. Una rama es cualquier trayectoria del circuito que comienza en un nodo y termina en otro.

No importando cual sea la geometría de un circuito eléctrico, para establecer su dinámica, además de las leyes y conceptos que hemos presentado antes, se echa mano de leyes de carácter general como la conservación de la carga y de la energía. La forma particular que éstas toman en el contexto que nos ocupa, son las así llamadas *Leyes de Kirchoff*. Éstas son:

1. **Ley de los voltajes.** El voltaje total en cualquier ciclo cerrado en un circuito es cero es decir, la suma de las diferencias de potencial a lo largo del camino conductor cerrado es cero.
2. **Ley de las corrientes.** La corriente total en cualquier nodo del circuito es cero.

Los diagramas a través de los que se representan los elementos de circuito eléctrico que utilizaremos, son otro ingrediente importante.



Figura 1.3: Una resistencia.



Figura 1.4: Un capacitor.

Una batería se suele denotar del siguiente modo. No lo definimos por que para nuestros fines será considerada sólo como una fuente de voltaje.



Figura 1.5: Una batería,  $E$ .

### El inductor

Otro de los elementos de un circuito eléctrico que usaremos, es el **inductor**. La corriente que pasa a través de él induce un campo magnético<sup>11</sup> que crea un voltaje. Como en el caso del capacitor, el inductor almacena energía en el campo eléctrico que generan los conductores que lo forman, pero en este caso es en el campo magnético que rodea a sus conductores. El inductor se caracteriza por su *inductancia*.

El voltaje que crea el inductor con la velocidad instantánea de cambio de la corriente, están relacionadas de la siguiente manera:

$$v = L \frac{dI}{dt}, \quad (1.5)$$

donde  $L$  es la inductancia.

A la constante  $L$  se le llama inductancia. Se suele usar el símbolo  para referirse a un inductor.

Cuando un circuito contiene un inductor y un capacitor, la energía almacenada dentro del circuito puede oscilar entre ellos.

<sup>11</sup>Una carga eléctrica en movimiento, genera un campo magnético, el cual ejerce una fuerza magnética sobre otras cargas en movimiento, por ejemplo en un conductor.

cierto suministro de energía. Éstos son denominados *procesos activos*, como el que desarrollado por la bomba  $Na - K$ . Es una de los bombas químicas que mencionamos atrás.

Los dos procesos recién citados, provocan cambios en el potencial de reposo de la membrana. Más precisamente, provocan una *despolarización* de ésta, situación que no se da bajo régimen de potencial de reposo, entonces se dice que la membrana está *polarizada*. Lo que hemos dicho aquí, puede caracterizarse así: una reducción en la diferencia de potencial que hay entre ambos lados de la membrana de la célula, mientras que una hiperpolarización es un aumento en el potencial.

La Figura 1.7 ilustra el proceso.

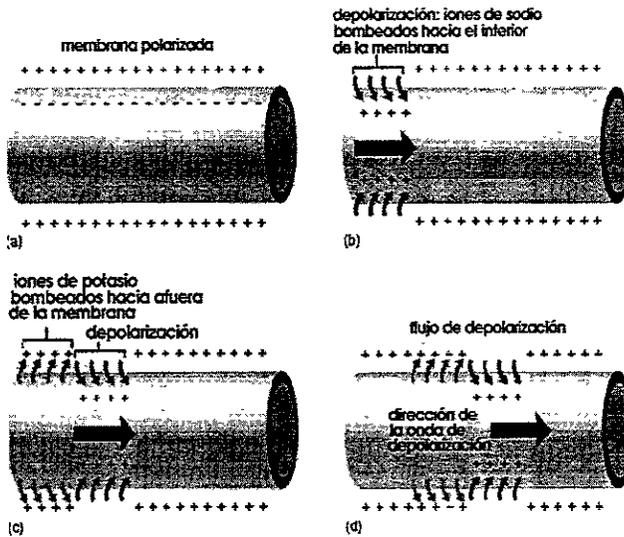


Figura 1.7: Proceso de bombeo de los iones.

Hay dos tipos significativos de cambios en el potencial: los *locales* y los de *acción*. Los primeros se originan en la superficie de una célula o en una sinapsis. Las amplitudes de los potenciales locales están en relación directa con la amplitud del estímulo, se extienden lentamente y disminuyen al ir aumentando la distancia desde donde se originaron.

Como una sola neurona recibe estímulos de distintas sinapsis y en este proceso hay varios potenciales involucrados, entonces sólo si la integración produce una despolarización suficiente, se origina un potencial de acción. Al valor que debe alcanzarse para que se produzca el potencial de acción, se le llama *umbral*.

Sin embargo, si esto ocurre, la única información que se transmite es que la célula se ha activado pero no se conserva información sobre la naturaleza de los impulsos recibidos inicialmente.

El potencial de acción (el impulso neuronal) aparece por que al despolarizarse la membrana, aumenta su permeabilidad<sup>15</sup> al  $Na^+$ , entonces entra  $Na^+$  y así el potencial de membrana  $v$  aumenta. Después comienza a disminuir la permeabilidad al  $Na^+$  y la permeabilidad al  $K^+$  aumenta. Los iones de  $K^+$  empiezan a fluir rápidamente hacia el exterior.

Hay entonces una carga positiva en exceso en el exterior, ésta atrae a los iones negativos del interior. Algunos iones negativos pasan al exterior, reduciendo el exceso en carga positiva, pero sin eliminarlo completamente.

En consecuencia  $v$  desciende de nuevo de valor. Finalmente, se activa una bomba química, —la bomba  $Na - K$ — en la membrana que elimina el exceso de  $Na^+$  e introduce  $K^+$ . Así se recuperan concentraciones cercanas a las que había inicialmente.

Estos cambios en el potencial, funcionan como una señal eléctrica que estimula la realización de ciertos eventos químicos.

El potencial de acción es lo que constituye la señal nerviosa. Sus propiedades le permiten transportar información eficientemente: puede llegar muy lejos en muy poco tiempo, se autopropaga y se autodetiene.

Se autopropaga debido a que los cambios en el potencial de la membrana y en las concentraciones de iones provocan también una despolarización en las regiones adyacentes de la fibra nerviosa. Avanza cuando los potenciales locales suben por encima del umbral. Además, se auto-detiene porque los iones vuelven a las concentraciones originales y la membrana es inmune a nuevos estímulos durante un cierto intervalo de tiempo. Este intervalo se llama *periodo refractario*.

Según las evidencias experimentales, el potencial de acción tiene las propiedades cualitativas que se ilustran en la Figura 1.8. Los fisiólogos suelen reco-

---

<sup>15</sup>Que la membrana sea más permeable a un ion que a otro significa que una misma diferencia de potencial producirá un flujo mucho mayor de los iones a los que es más permeable.

nocer cuatro fases en el potencial de acción: ascenso, excitación, refracción y recuperación. Cada una de éstas identificada en la figura a través de las letras *A*, *B*, *C* y *D*, respectivamente. En la fase de ascenso, un estímulo —por arriba del umbral— causa un aumento rápido de  $v$ . Después de la fase de excitación,  $v$  disminuye lentamente cuando la permeabilidad al  $K^+$  aumenta. Como mencionamos, en el periodo refractario cualquier estímulo adicional no provoca un cambio en  $v$ . Después  $v$  recupera su estado de reposo gracias a la bomba  $Na - K$ .

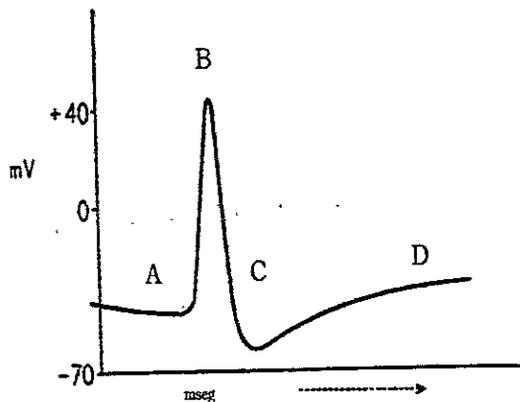


Figura 1.8: El impulso nervioso o potencial de acción.

La velocidad de propagación del potencial de acción es constante: del orden de 1 a 100 metros por segundo. (Ver Tabla 2.1)

La excitabilidad de las neuronas está dada porque las neuronas propagarán una señal sólo si la despolarización alcanza un nivel crítico. Hay un umbral eléctrico de excitación. La señal se propagará a lo largo de la fibra nerviosa y se regresará al estado original una vez que se haya recuperado la permeabilidad original.

Entonces, las características de la membrana hacen que las neuronas sean un ejemplo típico de células excitables: si se le aplica una corriente suficientemente fuerte, el potencial de la membrana experimenta un potencial de acción y luego regresa al reposo.

Podemos incluso clasificar a las células como excitables y no excitables. Las células cuyo potencial de equilibrio cambia si se les aplica una corriente por un periodo corto de tiempo pero regresa directamente a su valor de

equilibrio después de que se deja de aplicar la corriente, son no excitables. Un ejemplo de éstas son las células epiteliales. Mientras que a las células excitables si se les aplica una corriente lo suficientemente grande (por arriba de cierto umbral), el potencial de membrana aumenta considerablemente (potencial de acción) pero después disminuye hasta regresar a su estado de reposo. Ejemplos de este tipo de células son las que forman el músculo cardíaco<sup>16</sup>, las musculares, etcétera.

Las neuronas no son las únicas células que usan el potencial de membrana como una señal, las células musculares por ejemplo, controlan a través de estas señales, la contracción muscular.

La distribución espacio-temporal del potencial de acción a lo largo de la membrana es una señal, por medio de ésta la comunicación neuronal se lleva a cabo. Las variaciones en su estructura y disposición están asociadas con diferentes funciones de las señales.

---

<sup>16</sup> Ver Capítulo 5.

# Capítulo 2

## Los modelos continuos de la conducción nerviosa

### 2.1 Introducción

Sin duda alguna, la primer teoría matemática sistemática de la transmisión de los impulsos neuronales, fué la reportada en 1952 por Alan Hodgkin, Andrew Huxley y Bernard Katz. Sus estudios los realizaron y de hecho, éstos fueron las bases experimentales de su teoría, en el axón gigante del calamar *Loligo*, cuyas células nerviosas poseen un diámetro axonal de 0.5 mm y una longitud de alrededor de 5 cm. Recibe el calificativo de “gigante” debido a sus poco usuales dimensiones en estos sistemas, éstas permiten el registro del voltaje por medio de microelectrodos.

En este capítulo exponemos la deducción de los modelos matemáticos sobre los cuales hay acuerdo de que han jugado un papel importante en los esfuerzos por entender, explicar y describir el fenómeno de la conducción nerviosa. Trataremos de enfatizar las premisas que los sustentan.

Nuestra presentación empieza deduciendo el llamado modelo de Hodgkin-Huxley. Enseguida se presenta una simplificación importante de éste, que no sólo captura las principales características cualitativas del fenómeno de conducción nerviosa, sino que hace más simple su análisis: el modelo de FitzHugh-Nagumo.

Hemos escogido el modelo para la conducción nerviosa como prototipo de sistema excitable primero, por la inegable importancia que tiene en sí mismo y después, por que una parte importante de los métodos de análisis

y resultados que de él se obtienen, se pueden extender a otros sistemas que, no importando su origen, exhiben una dinámica similar.

## 2.2 La generalidad de Hodgkin y Huxley

Fué hasta que se supo que la membrana celular era permeable a diferentes tipos de iones cargados, que se consideró la importancia de ésta. Muchos intentos fueron realizados para explicar el papel del potencial de acción en la propagación de señales en el SN antes de que Hodgkin y Huxley desarrollaran el primer modelo de la propagación de una señal eléctrica lo largo del axón a través del estudio de la dinámica de las corrientes iónicas que lo generan. Su trabajo, tanto experimental como teórico, los hizo merecedores junto con el fisiólogo de origen australiano John C. Eccles, del Premio Nobel de Fisiología o Medicina 1963.

### 2.2.1 Algunos antecedentes

Podemos decir que ya desde 1902 se había observado (Bernstein) que la permeabilidad de la membrana cambiaba debido al potencial de acción.

En 1921 un biólogo de apellido Young descubrió que los axones de las neuronas en una variedad de calamares eran, relativamente hablando, muy largos y gruesos, lo que facilitaba la experimentación. Este descubrimiento hizo que este animal se convirtiera en el material favorito para quienes hacían investigación experimental sobre la conducción nerviosa.

Por su parte, desde 1937, durante una estancia posdoctoral en Estados Unidos, Hodgkin, junto con Cole y Curtis de Columbia, ya trabajaban intentando medir el potencial de acción,  $v$ , a través de la perforación de un túnel en el axón gigante de *Loligo*.

Para 1940 Cole y Curtis ya tenían evidencia de que la permeabilidad de la membrana si experimentaba diversos cambios cuando tenía lugar un potencial de acción. Sin embargo, no contaban con una forma directa de medir los efectos de la permeabilidad en el potencial de membrana. Fueron Cole y Marmont quienes, alrededor de 1947, formalizaron la técnica que permitía medir directamente la corriente total en la membrana a través de microelectrodos (véase la Sección 2.2.3).

Hodgkin regresó en 1948 con el grupo de Cole para aprender dicha técnica. El año siguiente, Hodgkin y Bernard Katz trabajando ya en el Laboratorio

de Ciencias Marinas en Plymouth, Inglaterra, usaron la técnica de Cole y Marmont para encontrar que el cambio en la permeabilidad del sodio era el responsable de la despolarización y la consecuente aparición del potencial de acción [32].

Para finales de 1949 Hodgkin, Huxley y Katz ya tenían claro el efecto de los cambios en la permeabilidad de la membrana al sodio y el proceso de despolarización. Aplicaron la técnica para hacer registros de los flujos de iones sujetos a distintos voltajes, esto les permitió identificar la contribución de cada tipo de ion. Se dieron cuenta que los cambios en la permeabilidad para distintos iones afectaba el valor de  $v$  cuando el tiempo transcurría.

Finalmente sus observaciones las reportaron en una serie de artículos que aparecieron en el *Journal of Physiology* ([34], [35], [36], [37]) donde ya establecían como los cambios en la permeabilidad afectaban  $v$ . Su publicación se retrasó debido a que los avances tecnológicos de la época no permitieron avanzar rápidamente con el análisis numérico del sistema de ecuaciones asociado (véase la Sección 2.2.4).

Su trabajo consistió de varias partes. Primero, usando la técnica de fijación de voltaje realizaron diversos experimentos, basados en sus observaciones propusieron el modelo matemático y finalmente llevaron a cabo el análisis numérico. Uno de los resultados más impresionantes que obtuvieron con su modelo es el de la aproximación de la velocidad de propagación de los impulsos, que en los experimento resulta de 21.2 m/seg y en la aproximación numérica fué de 18.8 m/seg [18]. A fin de tener una idea del tipo de valores que tiene la velocidad en distinto tipo de fibras, en la Tabla 2.1 hemos reportado algunos.

El modelo que propusieron los fisiólogos ingleses es sin duda uno de los más importante en biología teórica, refleja de manera bastante aproximada las características cualitativas de los impulsos eléctricos que se propagan en el axón. Sin embargo, debido a la *no linealidad* de su modelo, tuvieron que pasar varios años para que se conociera la riqueza no sólo matemática de éste.

En la literatura uno encuentra que el crédito se otorga principalmente a Hodgkin y Huxley por que Katz sólo colaboró en la primera parte de las investigaciones (Ver [33]).

Tejido excitable	Velocidad (m/seg)
<i>Fibras nerviosas mielinadas</i> <sup>1</sup>	
Diámetro de 16 – 20 $m\mu$	100-120
Diámetro de 10 – 12 $m\mu$	60-70
Diámetro de 4 – 6 $m\mu$	30-50
<i>Fibras nerviosas no mielinadas</i>	
Diámetro de 3 – 5 $m\mu$	15-20
<i>Fibras musculares</i>	6
Músculo cardíaco	0.5

Tabla 2.1: Velocidades de propagación en algunos nervios y músculos [46].

### 2.2.2 Los experimentos

Puede decirse que una de las aportaciones más importantes de Hodgkin y Huxley fué reconocer que la membrana en reposo es diferenciadamente permeable a diversos iones. En particular, ellos notaron que es casi impermeable al  $Na^+$ , algo permeable al  $K^+$  y bastante permeable al  $Cl^-$ .

Además notaron que, como resultado de la despolarización, cambia esta permeabilidad: aumenta la permeabilidad al  $K^+$  pero la permeabilidad al  $Na^+$  aumenta con mayor rapidez. Después comienza a disminuir la permeabilidad al  $Na^+$  y los iones de  $K^+$  empiezan a fluir rápidamente hacia el exterior (Ver Sección 1.5.1).

Después de varios experimentos, tenían bien identificados estos procesos, por lo que determinaron que los elementos principales en su modelo serían los iones de potasio  $K^+$  y de sodio  $Na^+$ .

<sup>1</sup> Muchas fibras nerviosas están cubiertas con un material lípido llamado *mielina*. Esta capa aumenta la resistencia de la membrana por un factor de 100 y disminuye la capacitancia en el mismo factor.

Gracias a los experimentos realizados, Hodgkin y Huxley fueron capaces de reconocer los mecanismos principales que dan lugar a la propagación de un potencial de acción, con base en ellos, establecieron que:

- El cambio del potencial de membrana  $v$  es la variable fundamental del proceso,
- Los cambios en el potencial de membrana se deben a la permeabilidad de la membrana a los diversos iones,
- Los cambios en la permeabilidad están gobernados, a su vez, por el voltaje  $v$ .

Considerando entonces las propiedades de permeabilidad de la membrana del axón como elemento fundamental y por sus características (actúa como un capacitor) eléctricas, su comportamiento puede ser modelado con un circuito eléctrico. Luego, al usar los conceptos y leyes introducidos en el Capítulo 1 podemos expresar su dinámica en términos matemáticos. Esto lo haremos paulatinamente tratando de reflejar la lógica (no necesariamente los detalles específicos) que siguieron los fisiólogos ingleses.

### 2.2.3 Fijación del voltaje

Para modelar una membrana axonal como un circuito eléctrico se refieren a un elemento de membrana de dimensiones pequeñas y se considera al axón como un cable cilíndrico, cuyo núcleo es conductor y la cubierta es un aislante defectuoso. (Ver Sección 1.4)

Para fines de la modelación matemática conviene primero pensar en pequeñas “porciones” de membrana. Como lo hicieron Hodgkin y Huxley, se usa la técnica experimental de *fijación del voltaje*<sup>2</sup>, las variables relevantes sólo cambiarán con el tiempo por lo que, al usar las leyes que rigen a los circuitos eléctricos, tendremos que la dinámica de aquéllas se expresará en términos de ecuaciones diferenciales ordinarias. Ahora bien, el tejido completo consiste de un continuo de estos parches acoplados espacialmente por lo que si ahora se prescinde de la fijación del voltaje, las variables cambiarán su valor no sólo con el tiempo, sino de punto a punto. Como veremos más adelante, en este caso la dinámica de la transmisión del impulso nervioso se hace en términos de ecuaciones diferenciales parciales.

---

<sup>2</sup>Véase más adelante.

Primero nos referiremos a un pedazo pequeño de membrana de dimensiones tal que el potencial pueda ser considerado constante a lo largo de la membrana. Esto que matemáticamente se enuncia en una frase, por tratarse de un sistema que en sí mismo es pequeño, tiene complicaciones experimentales para hacerla real. Como ya lo adelantamos, los fisiólogos ingleses usaron la técnica experimental conocida como fijación del voltaje. Este método permite medir la corriente en la membrana de modo uniforme espacialmente, esta corriente es generada por un electrodo.

La técnica misma consiste en extirpar el axón de la célula nerviosa y vaciar su contenido, para controlar la corriente se introduce un conductor metálico (un alambre delgado de plata, que reemplazará el citoplasma) en el axón hueco, esto produce baja resistencia axial y por lo tanto elimina los gradientes de voltaje a lo largo de la longitud del axón. Luego, se aplica un voltaje constante simultáneamente a lo largo de su longitud. Bajo estas condiciones, el potencial de membrana sólo es función del tiempo.

### 2.2.4 El modelo

Nos referiremos primero al modelo eléctrico de la neurona o más específicamente, de una membrana con un canal iónico. Requeriremos los conceptos y leyes expuestos en la Sección 1.4. Además, usaremos la ecuación que describe a un mecanismo que abre y cierra, también llamado de *activación-inhibición*.

Que el potencial de membrana sea sólo función del tiempo, implica suponer que el voltaje se aplica al axón de modo que las variables dependan sólo del tiempo por lo que podemos escribir:

$$q = q(t) \tag{2.1a}$$

$$I = I(t) \tag{2.1b}$$

$$v = v(t). \tag{2.1c}$$

Luego, todos los puntos en el interior del axón están al mismo voltaje en cualquier instante y la carga no se moverá longitudinalmente.

Normalmente los modelos eléctricos de la membrana celular estaban basados en la ecuación de Nerst, que determina el potencial de membrana a partir de las concentraciones iónicas cerca de ésta. Sin embargo, el trabajo de Hodgkin y Huxley difiere de esto en que ellos escribieron una ecuación

para cada una de las corrientes iónicas relevantes.

### Modelo eléctrico con un canal iónico

Deduciremos primero el modelo correspondiente al caso en que solo hay un canal como lo ilustra la Figura 2.1.

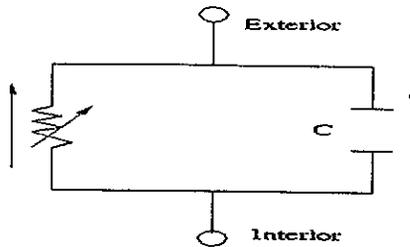


Figura 2.1: Modelo eléctrico con un canal iónico.

El circuito consta de un capacitor (con capacitancia  $C$ ) el cual representa la impermeabilidad al ion: acumula la carga cuando la membrana es impermeable a este ion. Cuando el canal se abre, hay una resistencia al flujo de iones, que se representa en el circuito a través de un resistor.

De la ley de Faraday (1.4) se tiene que,

$$\begin{aligned} v(t) &= \frac{q(t)}{C} \\ \Rightarrow q(t) &= Cv(t). \end{aligned}$$

Si calculamos la derivada respecto a  $t$  en ambos lados de la última igualdad obtenemos

$$\frac{dq}{dt} = C \frac{dv}{dt},$$

además tenemos que en un circuito eléctrico de este tipo, la corriente generada por el ion,  $I_{ion}(t)$ , está dada por,

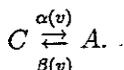
$$I_{ion}(t) = \frac{dq}{dt}. \quad (2.2)$$

De donde, usando las leyes de Kirchhoff, la suma de la corriente total en el circuito (corriente capacitiva y corriente generada por el ion) llegamos a,

$$C \frac{dv}{dt} + I_{ion}(t) = 0. \quad (2.3)$$

### Modelo del proceso activación-inhibición

Este tipo de proceso también se llama *de dos estados*, supone que existe un canal que puede estar cerrado  $C$  o abierto  $A$ . También supone que la tasa de conversión de un estado a otro depende del voltaje, según lo ilustra el siguiente diagrama



Si  $p = p(t)$  es la proporción de canales que al tiempo  $t$  están abiertos, entonces  $1 - p(t)$  es la proporción de los que están cerrados en ese mismo instante. En términos probabilísticos  $\alpha$  y  $\beta$  tienen la siguiente interpretación:  $\alpha$  es la probabilidad de que, estando cerrado, se abra; mientras que  $\beta$  mide la probabilidad de que estando abierto, se cierre. Por lo que la velocidad instantánea de cambio de  $p$  es:

$$\frac{dp}{dt} = \alpha(v)(1 - p) - \beta(v)p. \quad (2.4)$$

### Ecuación para la corriente

Haciendo uso de lo que hemos expuesto, podemos ahora plantear la primera ecuación del sistema de Hodgkin y Huxley. Ésta corresponde a la corriente  $I(t)$  que, como hemos mencionado, cambia sujeta a las propiedades de permeabilidad de la membrana.

El modelo eléctrico formulado por estos científicos, considera tres tipos de canales iónicos: de sodio, potasio y al resto de los iones que, estando presentes, su efecto no es tan relevante por lo que los asociaron en una sola categoría iónica: de dispersión. La Figura 2.2 ilustra el modelo eléctrico de Hodgkin y Huxley.

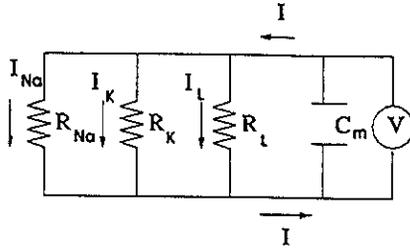


Figura 2.2: Modelo eléctrico considerado por Hodgkin y Huxley.

La corriente  $I(t)$  puede ser generada por una despolarización local respecto al estado de reposo, es debida a estos tres tipos de iones que pasan a través de la membrana y a la contribución del potencial de la membrana influida por la contribución de la capacitancia (permeabilidad) de la membrana.

Si en la ecuación (2.3) que es válida en general, le damos a las variables que ahí aparecen la interpretación apropiada, tenemos

$$C_m \frac{dv}{dt} + I(t) = 0, \tag{2.5}$$

donde  $C_m$  es la capacitancia de la membrana,  $v$  es el potencial de membrana medido con respecto al potencial de reposo ( $v = E - E_m$ ) y la corriente  $I(t)$  es debida al movimiento de los tres tipos de iones a través de la membrana, por lo que<sup>3</sup>:

$$I(t) = I_{Na}(t) + I_K(t) + I_L(t), \tag{2.6}$$

donde  $I_{Na}$ ,  $I_K$  y  $I_L$  son las corrientes de sodio, potasio y de dispersión, respectivamente.

Las corrientes  $I_{Na}$  e  $I_K$  son independientes, lo que está sustentado en el hecho de que cada uno de los iones correspondientes se mueven a través de diferentes canales. A su vez, estas corrientes están relacionadas con el potencial de membrana según lo establece la Ley de Ohm (1.3), por lo que:

<sup>3</sup>La expresión para  $I$  surge porque como a través de la membrana del axón pasan diversos tipos de iones, requerimos considerar un circuito eléctrico con varios elementos en paralelo, en este caso la corriente total es igual a la suma de corrientes en cada rama, y el voltaje a través de cada rama es la misma (Leyes de Kirckoff). Ver Sección 1.4.2

$$I_{Na} = g_{Na}(v - v_{Na}) \quad (2.7a)$$

$$I_K = g_K(v - v_K) \quad (2.7b)$$

$$I_L = g_L(v - v_L), \quad (2.7c)$$

donde  $v_{Na}$ ,  $v_K$  y  $v_L$  representa la parte del potencial de membrana en reposo que se debe a las contribuciones de los iones  $Na^+$ ,  $K^+$  y  $L$ . Son los potenciales de equilibrio respectivos. Las conductancias  $g_K$ ,  $g_{Na}$  y  $g_L$  representan la resistencia a cada uno de los flujos iónicos a través de la membrana.

Para entender más su efecto consideremos, por ejemplo, que en reposo la membrana es más permeable al  $K^+$ , entonces  $v$  se acerca a  $v_K$ . Si  $g_K$  decrece y  $g_{Na}$  crece, entonces  $v$  tendería a  $v_{Na}$ , que es positiva, lo que despolariza la membrana.

Como hemos mencionado en el Capítulo 1, por convención se tomará que la dirección positiva para la corriente de la membrana  $I(t)$  sea hacia el exterior del axón.

Hodgkin y Huxley pensaron primero en escribir una ecuación diferencial para  $g_K$ . Sin embargo, debido a que sus resultados experimentales mostraban que esta conductancia tenía un aumento sigmoidal y un decrecimiento exponencial, determinaron escribir a  $g_K$  como potencia de una nueva variable, que llamaron  $n$ .

Los datos experimentales sugerían además que había otros dos procesos relevantes interviniendo, uno que activa la corriente de sodio y uno que la desactiva.

Después de numerosos experimentos determinaron entonces tres nuevas variables, que pueden interpretarse como concentraciones de proteínas que actúan para abrir o cerrar los poros por los que pasan los iones. Estas tres variables corresponden a los procesos de activación ( $m$ ) e inhibición ( $h$ ) del sodio y a la activación del potasio ( $n$ ). Estos procesos son paralelos aunque se desarrollan a distintas escalas de tiempo.

### Determinación de las ecuaciones para las variables $m$ , $n$ y $h$

Las variables  $m$ ,  $n$  y  $h$  se determinan a través del conjunto de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(v)(1 - m) - \beta_m(v)m \quad (2.8a)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(v)(1 - n) - \beta_n(v)n \quad (2.8b)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(v)(1 - h) - \beta_h(v)h. \quad (2.8c)$$

Que hayan sido escogidas de esta forma obedece a la expresión de los procesos de cerrar o abrir los canales iónicos en respuesta a cambios en el potencial de membrana. Por esto, la forma de cada una de las ecuaciones (2.8a), (2.8b) y (2.8c) representan un típico proceso de dos estados: abierto y cerrado. Donde, como ya vimos antes, las funciones  $\alpha(v)$  y  $\beta(v)$  son las tasas de conversión de un estado a otro. Véase la ecuación (2.4).

Recordemos que este abrir y cerrar de canales iónicos (cambios en la permeabilidad de la membrana) es la base de la actividad eléctrica que permite la transmisión de los impulsos.

Las funciones  $\alpha, \beta$  en (2.8), dependen de  $v$  y se determinan empíricamente ajustando curvas a datos experimentales. Las siguientes, son las expresiones reportadas por Hodgkin y Huxley (véase [37]):

$$\alpha_m(v) = 0.1 \frac{v + 25}{\exp(\frac{v+25}{10}) - 1} \quad (2.9a)$$

$$\beta_m(v) = 4 \exp\left(\frac{v}{18}\right) \quad (2.9b)$$

$$\alpha_h(v) = 0.07 \exp\left(\frac{v}{20}\right) \quad (2.9c)$$

$$\beta_h(v) = \frac{1}{\exp(\frac{v+30}{10}) + 1} \quad (2.9d)$$

$$\alpha_n(v) = 0.01 \frac{v + 10}{\exp(\frac{v+10}{10}) - 1} \quad (2.9e)$$

$$\beta_n(v) = 0.125 \exp\left(\frac{v}{80}\right). \quad (2.9f)$$

El comportamiento cualitativo de  $\alpha_m$  y  $\alpha_n$  es como el que se muestra en las Figuras 2.3 y 2.4

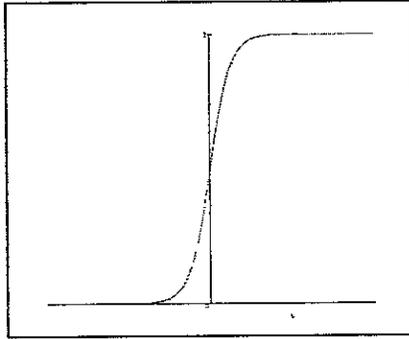


Figura 2.3: Así cambia  $\alpha_m$  con el voltaje.

Más adelante, cuando obtengamos el modelo completo, se podrá hacer más claro que las variables  $m$ ,  $n$  y  $h$  efectivamente funcionan adecuadamente como procesos de activación-inhibición.

Con ayuda de estas nuevas variables, Hodgkin y Huxley precisaron las conductancias que aparecen en (2.7). Veamos cómo. Para llegar a expresiones precisas para estas cantidades, se supone que el canal de  $Na^+$  consiste de tres puertas  $m$  y una puerta  $h$ , cada una puede estar abierta o cerrada. Si las puertas operan independientemente, entonces la fracción de canales de  $Na^+$  abiertos es  $m^3h$ . Similarmente, si hay cuatro puertas  $n$  por canal de potasio, todas las cuales deben estar abiertas para que  $K^+$  fluya, entonces la fracción de canales abiertos de  $K^+$  es  $n^4h$ . Esto lo determinaron así por que de este modo se ajustaba a las observaciones experimentales.

Luego, ellos tomaron las siguientes expresiones para cada una de las corrientes:

$$I_{Na} = m^3 h g_{Na} (v - v_{Na}) \quad (2.10a)$$

$$I_K = n^4 h g_K (v - v_K) \quad (2.10b)$$

$$I_L = g_L (v - v_L). \quad (2.10c)$$

Por lo que, al sustituir estas corrientes en la ecuación (2.6), la transforman en:

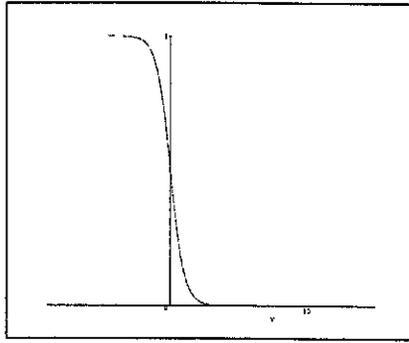


Figura 2.4: Así cambia  $\alpha_n$  con el voltaje.

$$I = g_{Na}m^3h(v - v_{Na}) + g_Kn^4h(v - v_K) + g_L(v - v_L). \quad (2.11)$$

Quizá de la ecuación anterior ahora sea más claro por que  $m$ ,  $h$  y  $n$  se llaman de activación, inhibición y activación, respectivamente: la variable  $m$  es pequeña en reposo y luego crece, cuando  $h = 0$  la corriente de sodio se inactiva completamente y en potenciales grandes  $n(t)$  aumenta exponencialmente hacia su valor de reposo, activando la corriente de potasio.

Ahora, (2.5) se vuelve

$$C_m \frac{dv}{dt} + g_{Na}m^3h(v - v_{Na}) + g_Kn^4h(v - v_K) + g_L(v - v_L) = 0, \quad (2.12)$$

o bien,

$$C_m \frac{dv}{dt} = - (m^3hg_{Na}(v - v_{Na}) + n^4hg_K(v - v_K) + g_L(v - v_L)). \quad (2.13)$$

Si además se aplica una corriente externa  $I_a(t)$ , la ecuación anterior toma la forma:

$$C_m \frac{dv}{dt} = -g_{Na}m^3h(v - v_{Na}) - g_Kn^4h(v - v_K) - g_L(v - v_L) + I_a(t). \quad (2.14)$$

El sistema de ecuaciones diferenciales formado por (2.8) y (2.14), constituyen el celebrado *modelo de Hodgkin y Huxley* (HH). Como puede verse, se trata de un sistema de ecuaciones diferenciales *no lineales*, razón por la cual su análisis se dificulta. En su defensa debemos decir que, no obstante la dificultad que representa su análisis o quizás más bien por ella, aquél también ha sido el origen de muchos estudios tanto teóricos como experimentales. Partiendo de él, se han construido modelos para describir la propagación de impulsos nerviosos en el músculo cardiaco.

En este trabajo, dado que en los siguientes capítulos nos restringimos a hacer el análisis de algunas simplificaciones del modelo (HH), es que ahora iniciamos la presentación de dos de las más importantes simplificaciones. Éstas tienen la particularidad de que son más manejables analíticamente.

## 2.3 Lo más manejable: FitzHugh-Nagumo

En esta sección revisamos lo que ahora se conoce como el modelo de FitzHugh-Nagumo, que surgió de dos de los principales intentos que se hicieron para simplificar el modelo de Hodgkin y Huxley.

A partir de la publicación del trabajo de Hodgkin y Huxley, surgieron diversas consideraciones que permitieron facilitar el análisis del modelo. Por su parte, Fitzhugh reconoció importantes características de las variables involucradas y Nagumo mostró lo esencial del proceso al proponer un modelo eléctrico más sencillo. Su aportación conjunta permitió conocer la enorme riqueza dinámica de las ecuaciones asociadas, según lo veremos más adelante.

Como ocurre en ciencia usualmente, ellos no fueron los únicos que hicieron aportaciones relevantes, pero sin duda su trabajo de simplificación es muy representativo de la dinámica observada y resultó ser el más útil pues es más manejable matemáticamente.

### 2.3.1 El modelo parsimonioso

En 1960 FitzHugh intentó explicar parte de la dinámica del modelo (HH), para esto usó primero métodos numéricos que implementó en una rudimentaria computadora. Como este proceso era muy complicado debido a que involucra cuatro ecuaciones, después —lo que resultó ser lo más importante de su aportación— consideró al sistema original por secciones. Con esto lo que queremos decir es que, a través de suposiciones relativas a los mecanismos

subyacentes en el proceso de conducción de los impulsos nerviosos, inferir la dinámica de parejas de ecuaciones tomando a las restantes como parámetros. Esto fué posible a través de consideraciones en las escalas de tiempo de las variables del modelo. Además fué FitzHugh el primero en usar análisis cualitativo en las ecuaciones resultantes.

Para reducir el sistema (HH), FitzHugh notó que las variables en (2.8) y (2.14) no son todas del mismo orden. En particular, en ciertos intervalos de tiempo  $v$  y  $m$  cambian más rápido que  $h$  y  $n$  (véase la Sección 2.2.2).

Entonces consideró que  $m$  y  $v$  son variables *rápidas*, esto significa que el canal de  $Na^+$  se activa rápidamente y, por lo tanto, el potencial de membrana cambia rápidamente; mientras que las variables  $n$  y  $h$  son *lentas*, que significa que los canales de  $K^+$  se activan lentamente y los canales de  $Na^+$  se inactivan también lentamente.

Ya Hodgkin y Huxley, con base en sus resultados experimentales —usando fijación del voltaje—, habían establecido que en la etapa inicial del potencial de acción  $n$  y  $h$  permanecían esencialmente constantes por lo que, en esa etapa, podemos considerar

$$\dot{h} \approx 0 \text{ y } \dot{n} \approx 0.$$

Esto reduce el sistema original de cuatro ecuaciones diferenciales a otro con sólo dos, aunque centrando la atención exclusivamente en la dinámica de las variables rápidas.

Para hacer la reducción, fijemos las variables lentas en sus respectivos estado de reposo. Éstos son:

$$n_{\infty} = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n} \text{ y } h_{\infty} = \frac{\alpha_h}{\alpha_h + \beta_n}. \quad (2.15)$$

La expresión anterior surge de considerar (2.8). Notemos que las  $\alpha$ 's y  $\beta$ 's en (2.15) dependen de  $v$ , es decir  $n_{\infty}$  y  $h_{\infty}$  son “estados de reposo” solo en el sentido de que su valor en (2.14) no involucra ya a  $n$  y  $h$  como funciones del tiempo, pero siguen dependiendo de  $v$ .

Usando lo que ahora hemos expuesto, el sistema original (HH) se reduce al par de ecuaciones:

$$C_m \frac{dv}{dt} = -g_K n^4 (v - v_K) - g_{Na} m^3 h_{\infty} (v - v_{Na}) - g_L (v - v_L) \quad (2.16a)$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m. \quad (2.16b)$$

Las ecuaciones (2.16) describen la parte inicial del potencial de acción. Precisemos, Hodgkin y Huxley encontraron que el cambio en el potencial en esta parte, es debido principalmente a una corriente generada por los iones de sodio<sup>4</sup>. En concordancia con esto, el sistema (2.16), considera la activación del sodio (2.16b) y la ecuación para  $v$  (2.16a), donde las variables lentas no influyen de manera determinante.

De nuevo basado en los resultados experimentales de Hodgkin y Huxley — para describir otra fase del potencial de acción— FitzHugh considera después solo una variable rápida. La justificación es la siguiente, después de que la corriente de sodio lleva al potencial de membrana a un valor cercano al potencial del sodio,  $v_{Na}$ , comienza a disminuir la permeabilidad al  $Na^+$  y la permeabilidad al  $K^+$  aumenta. Los iones de  $K^+$  empiezan a fluir rápidamente hacia el exterior. En esta parte la corriente es debida principalmente a estos iones. (Ver sección 1.5.1.)

Para describir esta fase, FitzHugh ahora supone que  $m$  es una variable tan rápida, que cambia instantáneamente con  $v$ , y entonces se toma  $m = m_{\infty}(v)$  para toda  $t$ . Esto es equivalente a suponer que la activación de la conductancia de  $Na^+$  se activa sobre una escala de tiempo aún más rápida que la del voltaje. Por otro lado, Fitzhugh notó que durante el potencial de acción  $h + n \approx 0.8$  por lo que  $h$  se puede expresar en términos de  $n$  así  $h = 0.8 - n$ . Con esta simplificación, el modelo (HH) contiene ahora una variable rápida y una lenta

$$C_m \frac{dv}{dt} = -g_K n^4 (v - v_K) - g_{Na} m_{\infty}^3 (0.8 - n) (v - v_{Na}) - g_L (v - v_L) \quad (2.17a)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n. \quad (2.17b)$$

Como vemos, las ecuaciones (2.17) involucran la contribución a la corriente de los iones de potasio a través de (2.17b) y por supuesto el cambio en el

<sup>4</sup>Ver Sección 1.5.1

potencial de membrana (2.17a) con las adecuaciones señaladas.

Cada uno de los sistemas (2.16) y (2.17) describen una "fase del potencial de acción". Las llamadas *de ascenso* y *de recuperación*, respectivamente. Sin embargo, hay una relación clara entre los modelos (2.16) y (2.17) de dos variables que hemos presentado en los párrafos anteriores, pues para ambos la dinámica para  $v$  esta dada por una ecuación que tiene la misma forma, solo que para la segunda fase, se considera la relación entre  $h$  y  $n$ , además de la ecuación diferencial para  $n$ .

Basándose en esta observación y en los resultados que había obtenido numéricamente al analizar ambos sistemas, FitzHugh entonces propuso que el modelo (HH), en esta versión simplificada, pertenece a una clase más general de sistemas, de las que como prototipo usó el oscilador de Van der Pol. Precisemos, lo que propuso FitzHugh fué un mecanismo que comprendiera la dinámica de los dos sistemas anteriores.

Las variables relevantes de su modelo de Nagumo serían dos: la variable rápida  $x$ , de excitación, y  $y$ , la variable lenta o de recuperación. Además considera el efecto de una corriente aplicada, a través de  $z(t)$ :

$$\frac{dx}{dt} = C \left( y + x - \frac{x^3}{3} + z(t) \right) \quad (2.18a)$$

$$\frac{dy}{dt} = -\frac{x - A - By}{C} \quad (2.18b)$$

Si bien el sistema que propuso parece no tener significados muy precisos en términos del sistema original, lo que intentaba FitzHugh para este momento era exhibir las interacciones típicas que exhiben características de excitabilidad, como había encontrado numéricamente que lo hacían (2.16) y (2.17). De manera que, la razón por la que escogió esta forma de las ecuaciones en (2.18) provino de sus observaciones de las propiedades que presentaban los osciladores de relajación como el de Van der Pol. En particular, los cambios muy lentos al principio tanto en la variable de excitación como en la de recuperación, seguidos por cambios muy rápidos debido al efecto de la variable de recuperación.

Pero no sólo el hizo observaciones relevantes a fin de simplificar las ecuaciones de Hodgkin y Huxley.

**Ecuaciones del circuito eléctrico de Nagumo**

En 1960 el ingeniero en electrónica de origen japonés J. Nagumo, construyó un circuito eléctrico para simplificar el modelo de la membrana celular con los siguientes componentes: un capacitor, un dispositivo de corriente-voltaje, un resistor, un inductor y una batería para la recuperación de la corriente [53].

Antes de obtener las ecuaciones que describen su circuito, conviene hacer la deducción de las correspondientes para un circuito "cercano". Así, consideremos primero un circuito eléctrico con los siguientes componentes: un resistor, un inductor y un capacitor al que se le aplica cierto voltaje a través de una batería  $E$ . A estos arreglos de elementos se les llama *circuitos RLC* (véase la Figura 2.5). Las ecuaciones que los describen se obtienen usando la ley de Kirchhoff sobre el voltaje total en el circuito (véase la Sección 1.4.2),

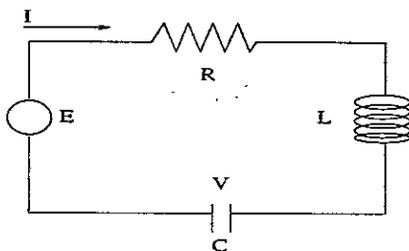


Figura 2.5: Circuito RLC.

$$\left( \begin{array}{l} \text{voltaje aplicado} \\ E, \text{ medido en} \\ \text{dirección de} \\ \text{las manecillas} \\ \text{del reloj} \end{array} \right) + \left( \begin{array}{l} \text{voltaje} \\ \text{a través} \\ \text{del resistor} \\ \text{(Ley de Ohm)} \end{array} \right) + \left( \begin{array}{l} \text{voltaje} \\ \text{a través} \\ \text{del inductor} \\ \text{Ecuación (1.5)} \end{array} \right) + \left( \begin{array}{l} \text{voltaje} \\ \text{a través} \\ \text{del capacitor} \end{array} \right) =$$

por lo que

$$-E + RI + L \left( \frac{dI}{dt} \right) + V = 0. \quad (2.19)$$

Por otro lado, la corriente  $I$  y la capacitancia del capacitor, están relacionados así:

$$I = C \frac{dv}{dt}, \quad (2.20)$$

por lo que, al reordenar la ecuación (2.19) se obtiene el siguiente sistema de dos ecuaciones diferenciales:

$$C \frac{dv}{dt} = I \quad (2.21a)$$

$$L \frac{dI}{dt} = E - v - RI. \quad (2.21b)$$

El circuito RLC descrito por estas ecuaciones es lineal. De hecho, las soluciones de éste son oscilatorias. Como puede verse, si se considera resistencia nula se obtiene un sistema como el que describe a un oscilador armónico.

Retomemos la deducción del modelo de Nagumo. Éste se basó en un túnel diodo (válvula con dos electrodos), que es un dispositivo que se denota como en la Figura 2.6.

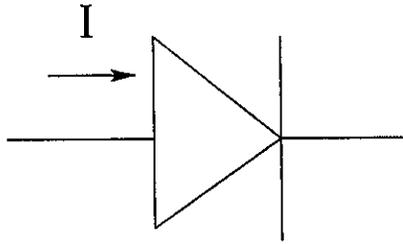


Figura 2.6: Túnel diodo  $f(v)$ .

El túnel diodo tiene una corriente característica en forma de “N” suave. Es decir  $I = f(v)$  donde  $f$  es cualitativamente como un polinomio cúbico con tres raíces reales, esto en analogía con el oscilador de Van der Pol que había usado FitzHugh. Véase la Figura 3.2.

La Figura 2.7 muestra un circuito con un diodo.

Las ecuaciones que lo describen se obtienen usando de nuevo las leyes de Kirchhoff y haciendo analogía con la deducción de las ecuaciones para el circuito RLC. Procediendo de esta manera se obtiene el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales para el circuito de la figura 2.7:

$$C \frac{dv}{dt} = I - f(v) \quad (2.22a)$$

$$L \frac{dI}{dt} = E - v - RI. \quad (2.22b)$$

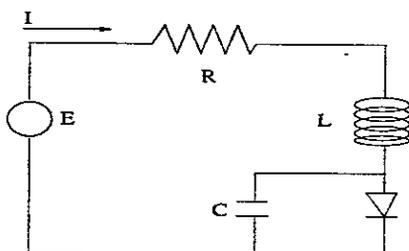


Figura 2.7: Circuito con un túnel diodo.

La primera ecuación viene de balancear la corriente en el nodo entre el inductor y el túnel diodo. La segunda resulta de balancear el potencial a través de todo el circuito en el ciclo exterior.

Tanto FitzHugh como Nagumo, habían llevado sus simplificaciones a conclusiones muy relacionadas, en particular la cero-clina asociada al voltaje representada a través de un polinomio cúbico. Con base en los elementos expuestos aquí, ahora estamos en condiciones de presentar el *modelo de FitzHugh-Nagumo* (FN). Éste resulta ser una aproximación cualitativa al sistema (2.22), seguido de una adimensionalización. Luego, en la notación apropiada, el modelo de FitzHugh-Nagumo se escribe así (véase [52]):

$$\frac{dv}{dt} = f(v) - w \quad (2.23a)$$

$$\frac{dw}{dt} = bv - \gamma w, \quad (2.23b)$$

donde  $f(v) = v(a - v)(v - 1)$ ,  $0 < a < 1$  y  $\gamma, b$  son constantes positivas. Aquí  $v$  corresponde a el potencial de la membrana  $V$  y  $w$  juega el papel de las variables restantes  $m, n, h$ .

Como veremos más adelante, el análisis del modelo (FN) también se ha podido realizar debido a una simplificación adicional hecha por McKean quien, diez años más tarde, conservando algunas propiedades cualitativas de la función  $f$ , propuso que ésta se descompusiera en tres tramos, en cada uno de los cuales fuese lineal. Esto facilita el análisis e incluso permite encontrar algunas soluciones explícitas, como veremos en los siguientes capítulos. Por otra parte, desde el punto de vista experimental, Keener propuso reemplazar el diodo por otros materiales que resultan más prácticos.

## 2.4 El modelo espacio-temporal

La restricción de fijar el valor del voltaje, aunque experimentalmente tiene las dificultades que ya comentamos, desde el punto de vista de la modelación matemática “facilita” las cosas, pues los modelos resultantes son ecuaciones diferenciales ordinarias. Sin embargo, la propagación de los impulsos nerviosos es un fenómeno espacio-temporal por lo que éstas describen sólo un aspecto de lo que en verdad ocurre. Así, en esta sección final quitaremos la restricción de fijar espacialmente el voltaje y deduciremos los modelos de la conducción nerviosa bajo esta nueva premisa. La primera diferencia con respecto a lo expuesto en la sección anterior es que ahora las variables relevantes (una de ellas es el potencial de membrana) dependerán de ambos: del espacio y del tiempo.

### 2.4.1 Difusión espacial del potencial de membrana

Las características geométricas (ser relativamente delgado) permiten considerar como modelo de axón un segmento “infinito” unidimensional.

Haciendo una analogía con lo que hemos expuesto en el Apéndice A, en esta sección deducimos una ecuación de balance para el potencial de membrana, que incorpora el efecto del transporte en la dirección del axón. Para esto introduzcamos la siguiente notación:

$x$	distancia a lo largo del axón
$q(x, t)$	densidad de carga por unidad de longitud en el punto $x$ del axón al tiempo $t$
$J(x, t)$	flujo de partículas cargadas (corriente) dentro del axón en $x$ al tiempo $t$
$\omega(x, t)$	tasa a la cual la carga entra o deja el axón a través de membrana en $(x, t)$

En estos términos, al usar la ley de conservación (A.6) se tiene:

$$\frac{\partial q(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x} \pm \omega(x, t), \quad (2.24)$$

donde, una vez que se sustituya la forma del flujo y de las “fuentes”, se obtendría la ley que nos da la dinámica espacio-temporal de la (o las) variables que interesen.

Para el flujo, echaremos mano de la ley de Fick (véase el Apéndice A Sección A.2) misma que, con las adecuaciones de interpretación correspondientes, dice: el flujo (en la dirección axial) es directamente proporcional al

gradiente del voltaje e inversamente proporcional a la resistencia del fluido intracelular. Luego

$$J = - \left( \frac{1}{R} \right) \nabla v, \quad (2.25)$$

donde, para el caso unidimensional que estamos suponiendo, esta expresión se reduce a

$$J = - \left( \frac{1}{R} \right) \frac{\partial v}{\partial x}, \quad (2.26)$$

siendo  $R$  es la resistencia de la membrana.

Ahora, la tasa a la cual la carga entra en el axón (corriente) está dada por  $\omega$ , una fuente local de carga, es decir

$$\omega(x, t) = \frac{dq}{dt} = I, \quad (2.27)$$

donde  $I$  es la corriente iónica neta dentro del axón. Por otro lado, de la ley de Faraday (1.4) se tiene,

$$q(x, t) = Cv(x, t), \quad (2.28)$$

siendo  $C$  la capacitancia de la membrana. Al sustituir (2.25), (2.27) y (2.28) en (2.24), ésta se transforma en

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{1}{RC} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - \frac{I}{C}. \quad (2.29)$$

El lado derecho de (2.29) es la corriente neta a través de la membrana, la cual se puede descomponer como la suma de un término que incorpora la capacidad de la membrana y el término de las corrientes iónicas.

### 2.4.2 El modelo (FN) espacio-temporal

Si ahora incorporamos la variación espacial en las ecuaciones (2.23) y usamos la ecuación (2.29), obtenemos un sistema de las ecuaciones que dan la dinámica espacio-temporal de las variables  $v$  y  $w$ . Aquéllas son:

$$D \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} = \frac{\partial v}{\partial t} + v(1-v)(v-a) - w \quad (2.30a)$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = bv - \gamma w. \quad (2.30b)$$

Donde  $v = v(x, t)$  es el potencial eléctrico a través de la membrana del axón al tiempo  $t$  y en el punto  $x$  (medida desde algún punto de referencia) a lo largo del axón,  $w = w(x, t)$  es una función de  $x$  y  $t$  que determina la permeabilidad de la membrana a los componentes iónicos principales de la corriente que, como en el modelo de FitzHugh-Nagumo con el voltaje fijo espacialmente, permite condensar varios aspectos del proceso en una sola ecuación.  $\gamma, a, b$  son constantes positivas con  $0 < a < 1$ . La constante de difusión  $D$  resulta de hacer un re-escalamiento adecuado de las constantes en la ecuación (2.29).

La ecuación (2.30) también se suele estudiar considerando una corriente aplicada  $I_a$ , como veremos en el capítulo 4.

## Capítulo 3

# Dinámica ondulatoria en la ecuación de Nagumo

### 3.1 Introducción

Las características físicas que tiene el movimiento de los impulsos nerviosos a través del axón: viajar a velocidad constante conservando su forma, hacen que éstos puedan ser modelados matemáticamente por un tipo particular de comportamiento en dinámica ondulatoria: *las ondas viajeras*. Éstas, deben ser soluciones de ciertos problemas con condiciones iniciales y de frontera<sup>1</sup> asociados a las ecuaciones –con las que contamos– que describen la dinámica espacio-temporal de los impulsos nerviosos.

En este capítulo abordaremos el problema de existencia de soluciones de tipo onda viajera (s.t.o.v) para la ecuación de Nagumo que es, una simplificación del modelo de FitzHugh-Nagumo (FN). Este análisis, además de su importancia matemática, nos proveerá de la metodología con la que estudiaremos la existencia de pulsos (un tipo particular de onda viajera) para el sistema (FN).

---

<sup>1</sup>Ver Apéndice A Sección A.3

## 3.2 El primer acercamiento

### 3.2.1 ¿Qué es una onda viajera?

Las ondas viajeras son un ejemplo de la dinámica ondulatoria que puede aparecer en medios excitables. En este contexto, una onda viajera transporta información en forma de diferencia de potencial, que es importante para coordinar muchas de las actividades del SN.

Para los fines de este trabajo, nos restringiremos a ondas que viajan en medios unidimensionales.

Dicho coloquialmente, una onda viajera es una onda que viaja sin cambiar de forma y su velocidad de propagación es constante. Para introducir la definición formal, consideremos la ecuación de reacción-difusión escalar:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) \quad (3.1)$$

donde  $u$  representa la variable de estado,  $D$  es el coeficiente de difusión y la función  $f$  determina de la cinética de reacción, es el término fuente, como también se le llama.

**Definición 3.2.1.** Una solución  $u(x, t)$  de la ecuación (3.1) es llamada **onda viajera**, si existe una constante  $c$  tal que  $u$  se represente:

$$u(x, t) = \phi(x - ct). \quad (3.2)$$

La constante  $c$  es la velocidad con la que viaja la onda. Luego, de (3.2) puede verse que si  $c > 0$  la onda se mueve de izquierda a derecha; mientras que si  $c < 0$ , lo hace de derecha a izquierda.

Las s.t.o.v. además de las propiedades mencionadas, tienen otras. Por ejemplo, si una s.t.o.v. se mueve a velocidad  $c$  y se observa desde un sistema de coordenadas que también viaja a velocidad  $c$ , se verá como una onda estacionaria.

Otra propiedad es su invariancia ante traslaciones espaciales. En efecto, si  $x_1 \neq x_2$ , las funciones  $u_i(t) = u(x_i - ct)$  con  $i = 1, 2$  son traslaciones una de otra, sin distorsión o cambio de amplitud. Es decir, son invariantes bajo traslaciones.

Como la forma particular de una s.t.o.v. determina un sistema coordinado, es común escribir  $u(x, t) = \phi(x - ct) \equiv \phi(\xi)$  donde  $\xi = x - ct$ . A la variable  $\xi$  se le llama *variable de la onda*.

Como ya lo señalamos, la forma de una onda viajera no cambia a medida que ésta viaja. Sin embargo, hay ondas viajeras de distinta forma. Dentro de las ondas viajeras unidimensionales, principalmente nos interesarán dos tipos: frente y pulso. En la Figura 3.1 se ilustran ambos.

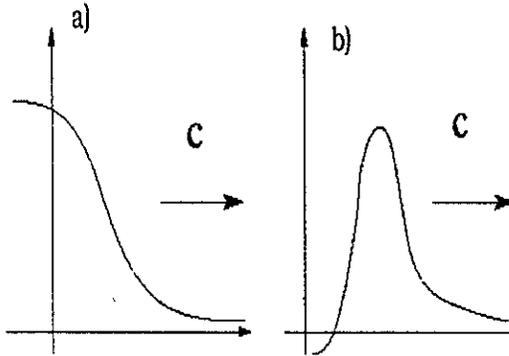


Figura 3.1: a) Frente b) Impulso

Aunque nosotros sólo estamos interesados en ondas viajeras unidimensionales, debemos decir que también las hay en dimensiones mayores.

### 3.2.2 Dos problemas importantes

La ecuación (3.1) junto con condiciones iniciales y de frontera (véase el Apéndice A) plantea diversos problemas de interés. En la dinámica de las ondas viajeras, son dos los problemas relevantes:

1. **Existencia.** Aquí el problema es dar las condiciones que deben satisfacer los sistema de ecuaciones de reacción-difusión, para que tengan por solución a una onda viajera cumpliendo determinadas condiciones de frontera. Uno de los objetivos de los análisis de existencia de s.t.o.v. es: determinar el rango de variación de los parámetros (en ellos se incluye la velocidad  $c$  de la onda) del sistema, para el cual éstas existen. Los métodos a través de los cuales actualmente se estudia la existencia de ondas viajeras, son variados. En este trabajo usaremos un enfoque considerado como "clásico", fue bosquejado por el estadístico y biólogo

inglés Ronald Fisher y desarrollado formalmente por los matemáticos rusos A. Kolmogorov, I. Petrovsky e I. N. Piskunov en 1937. Véase el Apéndice B.

2. **Convergencia o estabilidad.** Una vez que se logra determinar la existencia de s.t.o.v., otro problema es averiguar cómo se comportan las demás soluciones de las ecuaciones, respecto a las ondas viajeras. Precisemos. Supóngase que para cierto valor de  $c$ ,  $u(x, t) = \phi(x - ct)$  es solución de una ecuación de reacción-difusión unidimensional. Sea  $\bar{u}(x, t)$  solución a un problema con condiciones iniciales y de frontera asociado a dicha ecuación. El problema de convergencia o estabilidad consiste en estudiar el comportamiento del límite:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |\bar{u}(x, t) - \phi(x - ct)|,$$

para toda  $x \in (-\infty, +\infty)$ . Si para un conjunto dado de condiciones iniciales, ocurre que este límite es cero, entonces se dice la onda viajera  $\phi$  es *estable*.

### 3.2.3 El problema de este capítulo

Se considerará la ecuación de reacción-difusión:

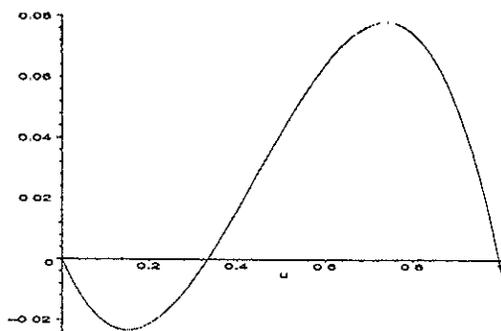
$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) \quad \forall (x, t) \in \mathbf{R} \times \mathbf{R}^+, \quad (3.3)$$

donde  $f$  es una función definida en el intervalo  $[0, 1]$  y ahí satisface:

1.  $f(0) = f(a) = f(1) = 0$ , con  $0 < a < 1$ ,
2.  $f(u) < 0 \forall u \in (0, a)$  y  $f(u) > 0 \forall u \in (a, 1)$ ,
3.  $f \in C^1_{[0,1]}$  con  $f'(0) < 0$ ,  $f'(a) > 0$  y  $f'(1) < 0$ .

La Figura 3.2 ilustra las propiedades cualitativas de  $f$ .

Los ceros,  $0$ ,  $a$  y  $1$ , de  $f$  (la parte reactiva) definen a la terna de soluciones *estacionarias* y *homogéneas*:  $u_0(x, t) \equiv 0$ ,  $u_a(x, t) \equiv a$  y  $u_1(x, t) \equiv 1$  de la ecuación (3.3).

Figura 3.2: Gráfica de la función  $f$ 

La ecuación (3.3), donde  $f$  cumple con las condiciones 1-3, se le conoce como la *ecuación de Nagumo*. Un caso particular de ésta que ha sido abundantemente estudiado en la literatura es cuando  $f$  toma la forma:

$$f(u) = u(1-u)(u-a). \quad (3.4)$$

También, con frecuencia a la ecuación de Nagumo se le llama *ecuación bistable*. La razón de esto viene de que  $u_0(t) \equiv 0$  y  $u_1(t) \equiv 1$  son soluciones de equilibrio estables de la ecuación diferencial  $\frac{du}{dt} = f(u)$ .

El siguiente problema es del que nos ocuparemos:

**Problema 1 (P1).** Determinar las condiciones bajo las cuales la ecuación (3.3) tiene diferentes clases de s.t.o.v.,  $u(x, t) = \phi(x-ct)$  cumpliendo distintas condiciones a la frontera<sup>2</sup> y que además satisfaga:

1.  $u(x, 0) = \phi(x)$  con  $0 \leq u(x, 0) \leq 1 \forall x \in (-\infty, +\infty)$ ,
2.  $0 \leq \phi(\xi) \leq 1 \forall \xi \in (-\infty, +\infty)$ .

Para empezar, a continuación enunciamos y demostramos un resultado que nos indica el signo de  $c$  para distintas s.t.o.v., si es que éstas existen.

<sup>2</sup>Éstas se precisan más adelante.

### 3.2.4 El signo de la velocidad

Supongamos que la ecuación (3.3) tiene s.t.o.v.,  $u(x, t) = \phi(\xi)$  y definamos

$$I = \int_0^1 f(s) ds,$$

entonces se demuestra el siguiente lema:

**Lema 3.2.1.** *Si la ecuación (3.3) tiene s.t.o.v. que conecta los estados homogéneos y estacionarios (exactamente en el orden que aparecen):*

1.  $u_1(x, t) \equiv 1$  con  $u_0(x, t) \equiv 0$  entonces:

- $c > 0$  si  $I > 0$ ,
- $c = 0$  si  $I = 0$ .

2.  $u_0(x, t) \equiv 0$  con  $u_a(x, t) \equiv a$ , entonces  $c > 0$ .

3.  $u_1(x, t) \equiv 1$  con  $u_a(x, t) \equiv a$ , entonces  $c > 0$ .

*Demostración.* Al sustituir  $u(x, t) = \phi(\xi)$  en la ecuación (3.3), llegamos a que  $\phi$  satisface la ecuación diferencial de segundo orden:

$$-c\phi'(\xi) = D\phi''(\xi) + f(\phi(\xi)).$$

Si ahora multiplicamos ambos lados de esta igualdad por  $\phi'(\xi)$  e integramos respecto a  $\xi$  desde  $-\infty$  hasta  $+\infty$  obtenemos:

$$-c \int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi = D \int_{-\infty}^{+\infty} \phi''(\xi) \phi'(\xi) d\xi + \int_{-\infty}^{+\infty} f(\phi(\xi)) \phi'(\xi) d\xi,$$

la cual, al notar que

$$\left[ \frac{d}{d\xi} \phi'(\xi) \right]^2 / 2 = \phi''(\xi) \phi'(\xi)$$

y haciendo  $s = \phi(\xi)$ , se transforma en

$$-c \int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi = D \frac{\phi'(\xi)^2}{2} \Big|_{-\infty}^{+\infty} + \int_{\phi(-\infty)}^{\phi(+\infty)} f(s) ds.$$

Cada tipo de onda viajera listada del 1 al 3 del Lema, tiene un comportamiento asintótico a una constante para cuando  $\xi \rightarrow |\infty|$  por lo que, cualquiera que sea el caso, el primer término de la derecha en la igualdad anterior se anula, quedándonos:

$$-c \int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi = \int_{\phi(-\infty)}^{\phi(+\infty)} f(s) ds.$$

Aquí los límites de integración (las condiciones de frontera de  $\phi$ ) del término del lado derecho serán diferentes dependiendo del caso que se considere.

Para el caso 1.,  $\phi(-\infty) = 1$  y  $\phi(+\infty) = 0$  por lo que la igualdad anterior se transforma en

$$-c \int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi = \int_1^0 f(s) ds,$$

de donde

$$c = \frac{\int_0^1 f(s) ds}{\int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi}. \quad (3.5)$$

Dado que el denominador es mayor que cero, entonces el signo de  $c$  es el mismo que el del área bajo la gráfica de  $f$  entre 0 y 1. Claramente, si  $I > 0$ ,  $c > 0$ ; mientras que si  $I = 0$ ,  $c = 0$ .

Para el caso 2., la expresión para la velocidad toma la forma:

$$c = -\frac{\int_0^a f(s) ds}{\int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi},$$

y como  $f(u) < 0 \forall u \in (0, a)$  entonces  $c > 0$ .

Finalmente, para el caso 3. la velocidad se calcula según la expresión:

$$c = \frac{\int_a^1 f(s) ds}{\int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi},$$

y como  $f(u) > 0 \forall u \in (a, 1)$  se concluye que  $c > 0$ . ■

Nótese que si en el enunciado del Lema 3.2.1 se intercambia el orden en el que los estados estacionarios y homogéneos se conectan, ello cambia las condiciones a la frontera para  $\phi$  y por tanto, también cambian las cualidades de la onda. Para ejemplificar, tomemos el caso 2. En éste demostramos que, de existir la onda viajera (que puede ser estrictamente creciente<sup>3</sup>), conectando  $u_0$  con  $u_a$ ,  $c > 0$  lo que significa que la onda viaja de izquierda a derecha. Si ahora nos interesa la que conecta  $u_a(x, t) \equiv a$  con  $u_0(x, t) \equiv 0$ , además de que ha ser decreciente, las condiciones de frontera para  $\phi$  son:  $\phi(-\infty) = a$  y  $\phi(+\infty) = 0$  y entonces la expresión para la velocidad es

$$c = \frac{\int_0^a f(s) ds}{\int_{-\infty}^{+\infty} [\phi'(\xi)]^2 d\xi},$$

que, por las características de  $f$  en el intervalo  $(0, a)$ , resulta negativa, es decir, la onda viaja de derecha a izquierda.

En lo sucesivo supondremos  $c > 0$  (Ver más adelante condición (3.15)).

Empecemos ahora el análisis de existencia de s.t.o.v.

### 3.3 Primera mirada a la existencia de s.t.o.v.

El primer tratamiento formal sobre análisis de existencia de s.t.o.v. fué introducido por Kolmogorov, *et al.* [47]. En su artículo presentan lo que después se convertiría en una técnica para tratar problemas más generales. Dicho de manera sencilla, la metodología que introdujeron consiste en re-enunciar el problema (P1) en términos dinámicos en donde hay que estudiar la dinámica global de un sistema de ecuaciones diferenciales al variar los parámetros.

#### 3.3.1 La reformulación dinámica

Supóngase que la ecuación (3.3) tiene soluciones de la forma

$$u(x, t) = \phi(\xi)$$

---

<sup>3</sup>Como veremos en la siguiente sección, esta es sólo una posibilidad, pues también las hay oscilatorias.

Se determinarán las condiciones para las que esto ocurre. Sustituyendo en (3.3) llegamos a que  $\phi$  satisface la ecuación diferencial ordinaria

$$D\phi''(\xi) + c\phi'(\xi) + f(\phi(\xi)) = 0, \quad (3.6)$$

la cual, introduciendo  $v$  como  $\phi'(\xi) = v$ , se escribe como el sistema autónomo de dos ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden:

$$\phi' = v \quad (3.7a)$$

$$v' = \frac{-cv - f(\phi)}{D}. \quad (3.7b)$$

Por las características cualitativas de  $f$ , este sistema tiene tres puntos de equilibrio:

$$P_0 = (0, 0), \quad P_a = (a, 0) \quad \text{y} \quad P_1 = (1, 0).$$

Notemos que la frase: “tiene s.t.o.v. que conecta los estados estacionarios y homogéneos” del Lema 3.2.1 impuso, para cada caso, condiciones a la frontera distintas para  $\phi$  y  $\phi'$  cuando  $\xi \rightarrow |\infty|$ . Por la forma como introdujimos a  $v$ , éstas tendrán su traducción en términos de las condiciones de frontera para las trayectorias,  $(\phi(\xi), v(\xi))$ , del sistema (3.7). Por ejemplo, para la s.t.o.v. de (3.3) que conecta los estados  $u_1(x, t) \equiv 1$  y  $u_0(x, t) \equiv 0$ , las condiciones para la solución  $(\phi(\xi), v(\xi))$ , serían:

$$\phi(-\infty) = 1, \quad v(-\infty) = 0, \quad (3.8a)$$

$$\phi(+\infty) = 0, \quad v(+\infty) = 0 \quad (3.8b)$$

junto con  $v(\xi) < 0$  (por que  $\phi$  es decreciente) y  $0 \leq \phi(\xi) \leq 1$  para toda  $\xi \in (-\infty, +\infty)$ . Esto a su vez, tiene el siguiente significado dinámico: se trata de la trayectoria de (3.7) que conecta los puntos de equilibrio  $P_1$  con  $P_0$ , exactamente en ese orden.

De forma análoga se pueden rephrasar las otras condiciones impuestas a las distintas s.t.o.v. de las que habla el Lema 3.2.1 y expresarlas en términos de las correspondientes que habrían de satisfacer, si es que existen, algunas trayectorias del sistema (3.7). Esto nos habla de que el problema original de dar condiciones bajo las cuales la ecuación (3.3) tiene s.t.o.v., se entenderá ahora como: estudiar la dinámica global del sistema (3.7) —con énfasis en

existencia de las trayectorias que conectan a sus equilibrios— al variar los parámetros que en él aparecen.

Conviene aquí introducir un poco de terminología.

### 3.3.2 Órbitas homoclínicas y heteroclínicas

Cuando se tiene un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineal en el que aparecen parámetros, su dinámica es en general cualitativamente distinta si éstos cambian. Algo que será de interés para nosotros, es determinar el comportamiento de las trayectorias a largo plazo. En otras palabras, determinar de dónde “vienen” y hacia dónde “van”. Las posibilidades geométricas de los conjuntos “origen” y “destino”, puede ser muy variadas. Quizás el caso más simple de éstos son los puntos de equilibrio.

Antes de dar la definición formal, digámoslo en palabras simples. Cualquier trayectoria de un sistema de EDO, se llama *heteroclínica* si ésta conecta a dos puntos de equilibrio (diferentes) de tal sistema. En el caso de que los puntos de equilibrio coincidan, a dicha trayectoria se le llama *homoclínica*.

Más formalmente, definiremos dichas órbitas en términos de su comportamiento para “tiempos grandes”, es decir, en términos de sus conjuntos límite. Para esto, supóngase que  $P$  y  $Q$  son dos puntos de equilibrio hiperbólicos de un sistema de EDO.

**Definición 3.3.1.** *Una órbita cuyo conjunto  $\alpha$ -límite es un punto de equilibrio ( $P$ ) y su conjunto  $\omega$ -límite es otro punto de equilibrio ( $Q$ ) se llama órbita o trayectoria heteroclínica de tal sistema.*

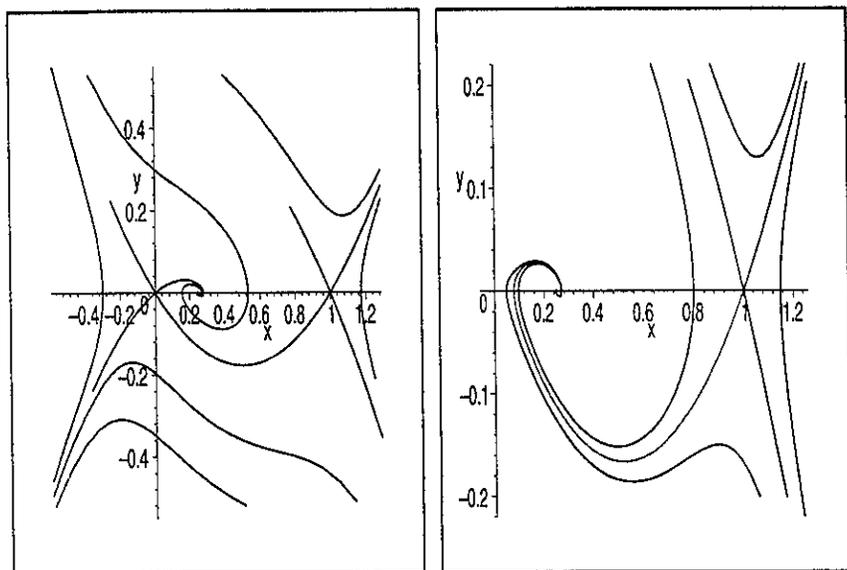
**Definición 3.3.2.** *Una órbita cuyos conjuntos  $\alpha$  y  $\omega$ -límite son ambos el mismo punto de equilibrio ( $P = Q$ ) se llama una órbita o trayectoria homoclínica.*

Para sistemas planos, la variedad de trayectorias heteroclínicas incluye: conexiones silla-silla, silla-foco, etc. En la Figura 3.3 se ilustran dos ejemplos.

En el caso de sistemas de EDO en dimensiones mayores a dos, la variedad de trayectorias homoclínicas o heteroclínicas, es mucho más rica.

Como veremos más adelante, en nuestro contexto las órbitas heteroclínicas corresponden a s.t.o.v. de los llamados frente; mientras que las órbitas homoclínicas representan impulsos.

En la ecuación que estamos considerando en este capítulo, puede verse que, bajo condiciones apropiadas, existe una solución de tipo frente viajero



(a) silla-silla

(b) silla-foco

Figura 3.3: Ejemplos de trayectorias heteroclínicas para sistemas planos.

que une a los puntos de equilibrio  $P_1$  y  $P_0$ . En términos de los sistemas en el capítulo anterior, esto corresponde a considerar el sistema (FN) si sólo se considera la variable de excitación. Sin embargo, si además se considera el efecto de la variable de recuperación, la solución eventualmente regresa al estado de equilibrio y el frente es ahora un pulso.

Procederemos al análisis detallado de la dinámica asociada al sistema (3.7).

### 3.3.3 Análisis local

Sin pérdida de generalidad, en lo sucesivo supondremos  $D = 1$ . Por lo que (3.7) toma la forma:

$$\phi' = v \quad (3.9a)$$

$$v' = -cv - f(\phi) \quad (3.9b)$$

Obtengamos la aproximación lineal local del sistema (3.9) para todo punto  $(\phi_0, v_0)$  del plano fase. Ésta es:

$$\begin{aligned}\phi' &= v \\ v' &= -f'(\phi_0)\phi - cv.\end{aligned}$$

A fin de determinar el retrato fase de (3.9) en vecindades de cada equilibrio, consideremos la matriz de Jacobi

$$J(\phi_0, v_0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -f'(\phi_0) & -c \end{bmatrix},$$

cuyos valores propios son:

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4f'(\phi_0)}}{2}.$$

Hagámos ahora la evaluación en cada punto de equilibrio.

En  $P_0$ .

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -f'(0) & -c \end{bmatrix}$$

y

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4f'(0)}}{2}.$$

Como  $f'(0) < 0$ ,  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son números reales con distinto signo, por lo que  $P_0$  es un punto silla hiperbólico para todo  $c$ . Los vectores propios asociados a  $\lambda_1, \lambda_2$  son

$$\vec{v}_1 = (\lambda_1/f'(0), 1)^T \quad \text{y} \quad \vec{v}_2 = (\lambda_2/f'(0), 1)^T, \quad (3.10)$$

respectivamente. Aquí el exponente  $T$  significa transpuesto.

La dinámica local la determinan dos conjuntos:

- la recta que pasa por  $P_0$  y es paralela al vector propio  $\vec{v}_1$ . Esta es la aproximación local a la *variedad inestable* del sistema (3.9) alrededor de  $P_0$ . La trayectoria de (3.3) que deja (para  $\xi \rightarrow -\infty$ ) a  $P_0$ , tiene por vector tangente en ese punto a  $\vec{v}_1$ . Nótese que la aproximación local a

la variedad inestable (de hecho toda ella) tiene dos ramas: la derecha y la izquierda.

- la recta que pasa por  $P_0$  y es paralela al vector propio  $\vec{v}_2$ . Esta es la aproximación local a la *variedad estable* del sistema (3.9) alrededor de  $P_0$  por lo que la trayectoria que termina (para  $\xi \rightarrow +\infty$ ) en  $P_0$ , tiene por vector tangente en este equilibrio a  $\vec{v}_2$ . Desde luego, la variedad estable de (3.9) en  $P_0$  también tiene una rama izquierda y otra derecha.

Nótese que la aproximación local a ambas variedades, depende de la velocidad  $c$ . Esta dependencia se da no sólo localmente: las variedades estable e inestable de (3.9) en  $P_0$  dependen de  $c$ .

En  $P_1$ .

$$J(1,0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -f'(1) & -c \end{bmatrix},$$

y

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4f'(1)}}{2}.$$

Por el mismo argumento usado para  $P_0$ , se concluye que  $P_1$  es un punto silla hiperbólico. Los vectores propios de  $J(1,0)$  son:

$$\vec{v}_1 = (\lambda_1/f'(1), 1)^T \quad \text{y} \quad \vec{v}_2 = (\lambda_2/f'(1), 1)^T. \quad (3.11)$$

En términos de dinámica local, aquí se tiene la misma situación que la descrita en vecindades de  $P_0$ .

En  $P_a$ .

$$J(a,0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -f'(a) & -c \end{bmatrix},$$

y

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4f'(a)}}{2}.$$

Como  $f'(a) > 0$  la dinámica local alrededor de  $P_a$  dependerá del signo del subradical  $c^2 - 4f'(a)$ . Pero como  $Re(\lambda_i) = -c < 0$  para  $i = 1, 2$ , entonces  $P_a$  es asintóticamente estable localmente de tipo:

- foco, si  $0 < c < 2\sqrt{f'(a)}$ ,
- nodo, si  $c \geq 2\sqrt{f'(a)}$ ,

mientras que para  $c = 0$ ,  $P_a$  es un centro. Los vectores propios de la matriz de Jacobi  $J(a, 0)$  son:

$$\vec{v}_1 = (\lambda_1/f'(a), 1)^T \quad \text{y} \quad \vec{v}_2 = (\lambda_2/f'(a), 1)^T,$$

La Figura 3.4 ilustra la dinámica local del sistema (3.9) para distintos valores de  $c$ .

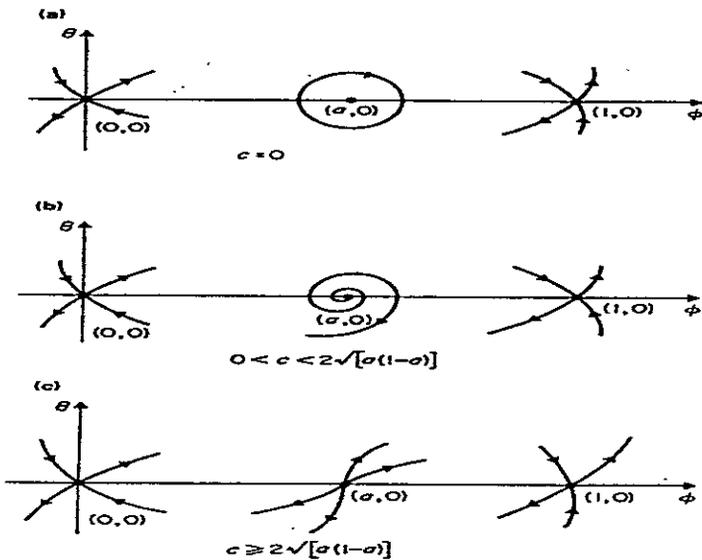


Figura 3.4: Dinámica local del sistema (3.9): a) Para  $c = 0$ . b) Para  $0 < c < 2\sqrt{f'(a)}$ . c) Para  $c \geq 2\sqrt{f'(a)}$ .

Para los análisis subsecuentes, los siguientes conjuntos serán importantes:

$$\mathcal{F}_1 \equiv \{(\phi, v) | 0 < \phi < 1, v > 0\},$$

y

$$\mathcal{F}_2 \equiv \{(\phi, v) | 0 < \phi < 1, v < 0\}.$$

Por la condición  $0 \leq \phi(\xi) \leq 1 \forall \xi \in (-\infty, +\infty)$  que han de cumplir las s.t.o.v. de la ecuación (3.3) y el re-enunciado dinámico del problema, vemos que será importante “seguir” el comportamiento de la trayectoria de (3.9) que:

- deja el equilibrio  $P_1$  a través de la rama izquierda de la variedad inestable de (3.9) en  $P_1$ , denotémosla así:  $W_c^u(P_1)$ , y entra a la región  $\mathcal{F}_2$ .
- deja el punto  $P_0$  a través de la rama derecha de la variedad inestable de (3.9) en  $P_0$ , denotémosla como:  $W_c^u(P_0)$ , y entra en la región  $\mathcal{F}_1$ .
- llega al punto  $P_0$  a través de la rama derecha de la variedad estable de (3.9) en  $P_0$ , denotémosla por  $W_c^s(P_0)$ .

El análisis local sugiere que pueden existir varios tipos de trayectorias heteroclínicas, pues tenemos comportamientos cualitativamente diferentes cuando cambian los parámetros, sin embargo, como sabemos, la información obtenida a partir de los análisis locales, aunque importante, es insuficiente para dar la dinámica del sistema en estudio en regiones grandes del plano fase. Por ello, ahora iniciamos el análisis global de la dinámica asociada al sistema (3.9) al cambiar  $c$ .

## 3.4 Segunda mirada a la existencia de s.t.o.v.

### 3.4.1 Análisis global I, $c = 0$

El sistema (3.9) se reduce a

$$\phi' = v \tag{3.12a}$$

$$v' = -f(\phi) \tag{3.12b}$$

cuyos puntos de equilibrio  $P_0$  y  $P_1$  continúan siendo puntos silla, mientras que  $P_a$  se convierte en un centro.

**Lema 3.4.1.** *El sistema (3.12) es hamiltoniano*

*Demostración.* Considérese la función

$$H(\phi, v) = \frac{1}{2}v^2 + \int_0^\phi f(s)ds$$

Es inmediato ver que (3.12) se expresa como

$$\phi' = \frac{\partial H}{\partial v} \quad (3.13a)$$

$$v' = -\frac{\partial H}{\partial \phi} \quad (3.13b)$$

Debido a que el sistema es hamiltoniano, las trayectorias de (3.12) coinciden con la parametrización (por  $\xi$ ) de las curvas de nivel de  $H$ , de modo que podemos probar el siguiente resultado.

**Teorema 3.4.1 (Bifurcación de un ciclo heteroclínico).** *El sistema (3.12) tiene:*

- a) *Una trayectoria homoclínica basada en  $P_0$  que rodea al equilibrio  $P_a$ , si  $I > 0$*
- b) *Un ciclo heteroclínico que encierra al centro  $P_a$  y que conecta a  $P_0$  con  $P_1$  y a  $P_1$  con  $P_0$ , si  $I = 0$*
- c) *Una trayectoria homoclínica basada en  $P_1$  que encierra a  $P_a$ , si  $I < 0$*

*Demostración.* Consideremos las curvas de nivel

$$H(\phi, v) \equiv H(0, 0), \quad \text{y} \quad H(\phi, v) \equiv H(1, 0)$$

Éstas son

$$\frac{1}{2}v^2 + \int_0^\phi f(s)ds = 0$$

y

$$\frac{1}{2}v^2 + \int_0^\phi f(s)ds = \int_0^1 f(s)ds$$

de las cuales tenemos

$$v_0(\phi) = \pm \sqrt{-2 \left( \int_0^\phi f(s)ds \right)}$$

y

$$v_1(\phi) = \pm \sqrt{2 \left( \int_0^1 f(s) ds - \int_0^\phi f(s) ds \right)}$$

Para el inciso b) tenemos que  $I = 0$ , entonces

$$v_0(\phi) = v_1(\phi), \quad \forall \phi \in (0, 1)$$

y como se tiene que  $v_0(0) = 0, v_1(1) = 0$ , entonces al ser la gráfica de  $v_i(\phi)$  simétrica (tiene dos ramas, una es una reflexión de la otra con respecto al eje horizontal) se define el ciclo heteroclínico.

La demostración de a)  $I > 0$  se hace estudiando el comportamiento de  $v_0(\phi)$  y  $v_1(\phi)$ .

Se tiene que  $v_0(\phi) = \pm \sqrt{-2 \left( \int_0^\phi f(s) ds \right)}$  sólo estará definida para las

$$0 < \phi < 1$$

tales que  $\int_0^\phi f(s) ds \leq 0$ .

Por las características de  $f$ , esto se cumple claramente para  $0 < \phi < a$ , sin embargo existe  $a < \bar{\phi} < 1$  tal que  $\int_0^{\bar{\phi}} f(s) ds = 0$  y para  $\phi > \bar{\phi}$ ,  $\int_0^\phi f(s) ds > 0$ .

En tal caso la gráfica de  $v_0(\phi)$  - que sólo está definida para  $0 < \phi < \bar{\phi}$  - es simétrica y define la órbita homoclínica. Coinciden en cero, pues

$$v_0(0) = 0$$

y en donde la gráfica corta al eje  $\phi$ , esto es en  $\bar{\phi}$  pues  $v_0(\bar{\phi}) = 0$ .

Por su parte,  $v_1(\phi) = \pm \sqrt{2 \left( \int_0^1 f(s) ds - \int_0^\phi f(s) ds \right)}$ , está bien definida en  $0 < \phi < 1$  pues  $I > 0$  y se tiene que de nuevo es simétrica, una de las ramas corta al semi-eje positivo  $v$  en:

$$v_1(0) = \sqrt{2 \left( \int_0^1 f(s) ds \right)},$$

y la otra al semi-eje negativo  $v$  en:

$$v_1(0) = -\sqrt{2 \left( \int_0^1 f(s) ds \right)}.$$

Además ambas cortan al eje  $\phi$  en  $\phi = 1$ , pues  $v_1(1) = 0$ .

Ver figura 3.5 para mayor referencia.

El inciso c) es análogo al inciso a), pero ahora cambian las consideraciones sobre el rango de las  $\phi$  que definen a las funciones  $v_0(\phi)$  y  $v_1(\phi)$  pues  $I < 0$ . En particular  $v_0(\phi)$  está bien definida para  $0 < \phi < 1$ , es simétrica y pasa por el origen —siendo la única vez que corta al eje  $\phi$ —. Para  $v_1(\phi)$  se usa un argumento análogo al caso a) para  $v_0(\phi)$  para ver donde está bien definida, resultará que para las  $\underline{\phi} < \phi < 1$  tales que  $\left(\int_0^1 f(s)ds - \int_0^{\underline{\phi}} f(s)ds\right) > 0$ . Y por las características de  $f$  se tiene que  $\underline{\phi} < a$ . Además  $v_1(1) = 0$ . ■

Nótese que para el caso particular  $f(u) = u(1-u)(u-a)$ , las condiciones para  $I$  de los incisos a), b) y c) toman la forma  $0 < a < \frac{1}{2}$ ,  $a = \frac{1}{2}$  y  $\frac{1}{2} < a < 1$ , respectivamente.

Una forma equivalente de expresar el resultado a) del Teorema 3.4.1 es: Si  $I > 0$  y  $c = 0$ ,  $W_0^u(P_0) = W_0^s(P_0)$ ; mientras que  $W_0^u(P_1)$  deja la región  $\mathcal{F}_2$  en un punto (finito) sobre el semi-eje vertical negativo.

Conviene destacar aquí que el ciclo heteroclínico al que se refiere b) del Teorema 3.4.1, está compuesto por la unión de dos trayectorias heteroclínicas de tipo silla-silla. Por la importancia que tienen éstas en sistemas dinámicos, vale la pena definir las formalmente. Esto lo haremos en términos de sus respectivas variedades estables e inestables.

Sean  $\mathbf{x}_1$  y  $\mathbf{x}_2$  dos puntos de equilibrio de tipo silla del sistema de EDO  $\dot{\mathbf{x}} = F(\mathbf{x})$ .

**Definición 3.4.1.** Se dice que la ecuación  $\dot{\mathbf{x}} = F(\mathbf{x})$ ,  $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^2$  tiene una conexión silla-silla entre  $\mathbf{x}_1$  y  $\mathbf{x}_2$  si

$$W^u(\mathbf{x}_1) \cap W^s(\mathbf{x}_2) \neq \emptyset$$

De manera equivalente, si  $\exists \mathbf{p}$  tal que sus conjuntos  $\alpha$  y  $\omega$ -límite cumplen que  $\alpha(\mathbf{p}) = \mathbf{x}_1$  y  $\omega(\mathbf{p}) = \mathbf{x}_2$ . En tal caso la órbita es heteroclínica. En el caso de que  $\mathbf{x}_1 = \mathbf{x}_2$ , la órbita es homoclínica.

Terminamos este primer análisis global comentando que las s.t.o.v. para la ecuación (3.3), con  $c = 0$  son ondas quietas o estacionarias.

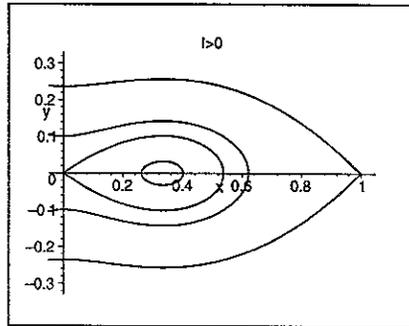
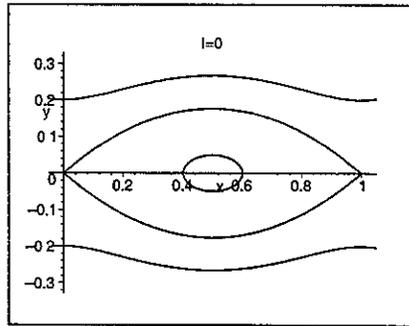
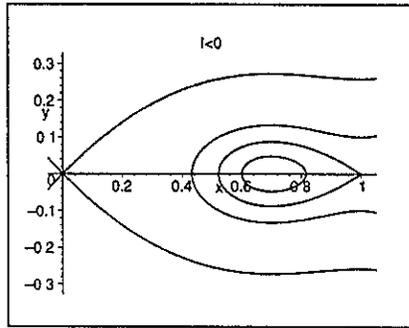


Figura 3.5: Retrato fase del sistema (3.12) al variar  $I$

### 3.4.2 Análisis global II, $c > 0$

Lo primero que nos damos cuenta es que si  $c > 0$ , la trayectoria homoclínica, llamémosle  $\mathcal{H}(P_0)$ , del Teorema 3.4.1 inciso *a*) se rompe, originando dinámicas por demás interesantes para las variedades  $W_c^u(P_0)$ ,  $W_c^s(P_0)$  y  $W_c^u(P_1)$ .

Aquí revisaremos los resultados que dan condiciones para la existencia (y unicidad cuando esto tenga sentido) de distintas s.t.o.v. para la ecuación (3.3) cumpliendo diferentes condiciones de frontera.

Empezamos estudiando el comportamiento del campo vectorial definido por el sistema (3.9) al variar  $c$ .

Sean:  $(\phi, v)$  un punto arbitrario en  $\mathcal{F}_1 \cup \mathcal{F}_2$  y  $\theta(\phi, v; c)$  el ángulo que forma el vector  $(v, -cv - f(\phi))$  con el semi-eje horizontal positivo.

**Proposición 3.4.1.** *Para  $(\phi, v)$  fijo con  $v \neq 0$ , el ángulo  $\theta$  es una función monótona decreciente de  $c$ .*

*Demostración.* Tenemos que

$$\tan \theta(\phi, v; c) = \frac{-cv - f(\phi)}{v}.$$

Para  $(\phi, v)$  fijo, el ángulo  $\theta$  es sólo función de  $c$ . Luego

$$\theta(c) = \tan^{-1} \left[ \frac{-cv - f(\phi)}{v} \right],$$

por lo que

$$\theta'(c) = \left[ \frac{-v^2}{v^2 + (-cv - f(\phi))^2} \right] < 0 \quad \forall (\phi, v) \text{ con } v \neq 0.$$

■

Esta proposición, tan simple como útil, será usada frecuentemente y su contenido se ilustra en la Figura 3.6.

Por otro lado, las ceroclinas del campo vectorial (3.9) son:

- la horizontal: el eje  $\phi$
- la vertical: la gráfica de  $V(\phi) = -f(\phi)/c$ . Su comportamiento al cambiar  $c$ , se ilustra en la Figura 3.7. Nótese que la gráfica se pega más al eje horizontal cuanto más grande sea  $c$ .

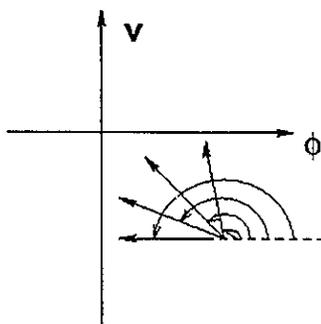


Figura 3.6: El ángulo  $\theta(c)$  decrece con  $c$ .

Introduzcamos la siguiente notación. Para cada  $c \geq 0$ , sean  $m_c^u(P_0)$ ,  $m_c^u(P_1)$  y  $m_c^s(P_0)$  la pendiente de la recta tangente a las variedades  $W_c^u(P_0)$ ,  $W_c^u(P_1)$  y  $W_c^s(P_0)$ , en los puntos  $P_0$ ,  $P_1$  y  $P_0$ , respectivamente. El siguiente resultado indica cuál es el comportamiento de éstas en una vecindad de los equilibrios, en particular cómo ingresan las variedades:  $W_c^u(P_0)$  a  $\mathcal{F}_1$  y  $W_c^u(P_1)$  a  $\mathcal{F}_2$  al aumentar  $c$ .

**Proposición 3.4.2.** *Las pendientes satisfacen las siguientes relaciones de orden:*

1.  $m_0^u(P_0) > m_c^u(P_0)$ ,
2.  $m_0^u(P_1) > m_c^u(P_1)$ ,
3.  $m_0^s(P_0) > m_c^s(P_0)$ ,
4.  $m_c^u(P_1) < V'(1)$ .

*Demostración.* Usando los vectores propios de la matriz de Jacobi en  $P_0$  y en  $P_1$ : (3.10) y (3.11), respectivamente, uno puede calcular los cocientes:

$$\frac{m_0^u(P_0)}{m_c^u(P_0)} = \frac{-c + \sqrt{c^2 - 4f'(0)}}{\sqrt{-4f'(0)}}, \quad \frac{m_0^u(P_1)}{m_c^u(P_1)} = \frac{-c + \sqrt{c^2 - 4f'(1)}}{\sqrt{-4f'(1)}},$$

$$\frac{m_0^s(P_0)}{m_c^s(P_0)} = \frac{c + \sqrt{c^2 - 4f'(0)}}{\sqrt{-4f'(0)}} \quad \text{y} \quad \frac{m_c^u(P_1)}{V'(1)} = \frac{2c}{c - \sqrt{c^2 - 4f'(1)}},$$

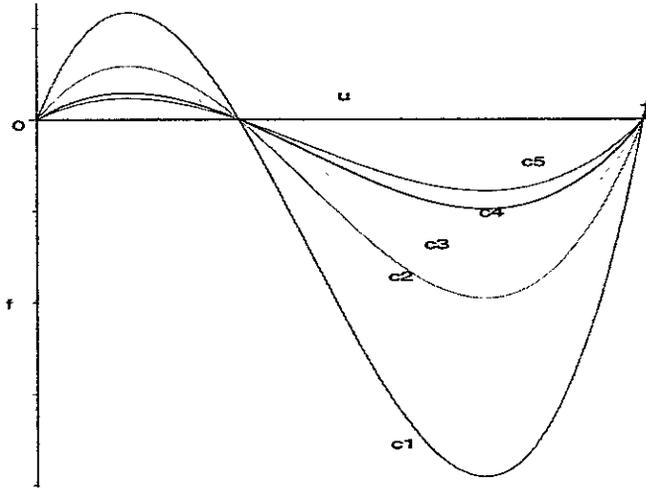


Figura 3.7: La ceroclina vertical del sistema (3.9) al aumentar  $c$ .

de las cuales se siguen las relaciones que se enuncian en la proposición. ■

La Proposición 3.4.2 nos asegura que, en vecindades de los equilibrios  $P_0$  y  $P_1$ , las pendientes de las rectas tangentes a las variedades  $W_c^u(P_0)$ ,  $W_c^s(P_0)$  y  $W_c^u(P_1)$  quedan dispuestas según lo ilustra la Figura 3.8.

La siguiente proposición nos indica el comportamiento de  $W_c^u(P_1)$  respecto a la ceroclina vertical.

**Proposición 3.4.3.** *Para cada  $c > 0$  la variedad  $W_c^u(P_1) = (\phi_c, v_c)$  cruza por primera vez la gráfica de la ceroclina vertical  $V$  en el punto  $(\phi^*, -f(\phi^*)/c)$  con  $\phi^* \in (a, \bar{\phi})$  donde  $\bar{\phi} = \max_{\phi \in (a, 1)} f(\phi)$ . Más aún:*

- $v_c$  tiene un mínimo en  $\phi^*$ ,
- $\phi^*$  es único si  $W_c^u(P_1)$  deja la región  $\mathcal{F}_2$  por el semi-eje vertical negativo, termina en  $P_0$  o termina en  $P_a$  para  $c \geq 2\sqrt{f'(a)}$ .

*Demostración.* Por el punto 4 de la Proposición 3.4.2 una vez que la variedad  $W_c^u(P_1)$  deja el punto  $P_1$ , entra a la región  $\{(\phi, v) | a < \phi < 1, V(\phi) < v_c < 0\}$

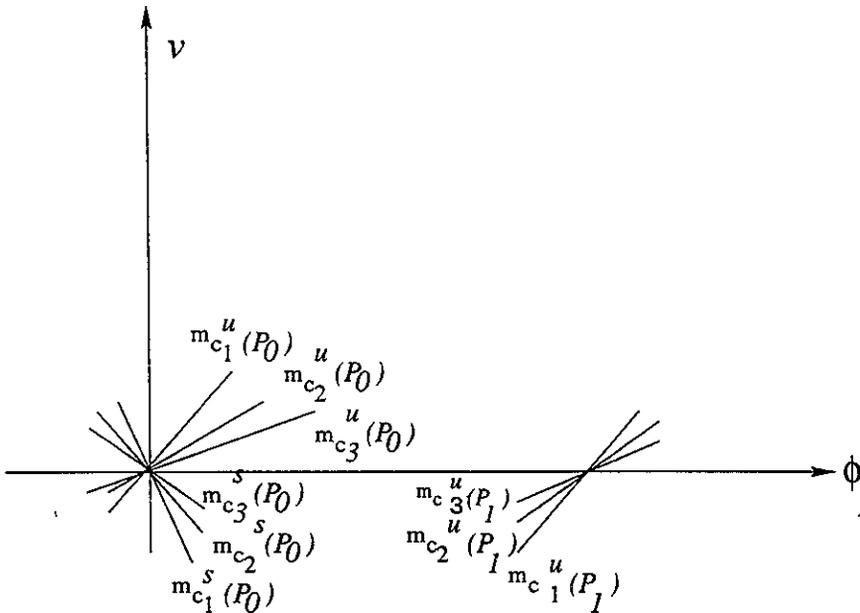


Figura 3.8: Si  $0 < c_1, c_2 < c_3, \dots$  esta es la disposición de las pendientes de las rectas tangentes a las variedades alrededor de los equilibrios.

donde el campo vectorial (3.9) la empuja hacia la izquierda y hacia abajo, por lo que necesariamente alcanza la gráfica de la ceroclina  $V$  y como debe cruzarla con vector tangente horizontal, no puede ser para algún valor de  $\phi > \bar{\phi}$ . Si  $\phi^*$  es la abscisa del punto de intersección, ahí debe pasar que

$$\frac{dv}{d\xi} = \frac{dv}{d\phi} \frac{d\phi}{d\xi} = 0,$$

y como en esa región  $d\phi/d\xi < 0$  entonces  $dv/d\xi = 0$ , por lo que  $v_c(\phi^*) = -f(\phi^*)/c$ , valor que coincide con la evaluación de  $V$  en  $\phi^*$ . Ahora, como  $f(\phi) > 0 \forall \phi \in (a, 1)$  y  $v_c(\phi^*) < 0$ , entonces  $\phi^* \in (a, 1)$  y, por lo dicho antes,  $\phi^* < \bar{\phi}$ .

Para demostrar que  $v_c$  tiene un mínimo en  $\phi^*$  usemos la ecuación diferencial que satisfacen las trayectorias de (3.9)

$$\frac{dv}{d\phi} = -c - \frac{f(\phi)}{v}, \quad (3.14)$$

de donde

$$\frac{d^2v}{d\phi^2} = -\frac{vf'(\phi) - f(\phi)dv/d\phi}{v^2},$$

como  $\phi^*$  es un valor crítico de  $v$ , entonces la igualdad anterior se simplifica y si lo que queda lo evaluamos en  $\phi^*$ , tenemos

$$\frac{d^2v}{d\phi^2}(\phi^*) = -\frac{f'(\phi^*)}{v(\phi^*)}.$$

Como  $v(\phi^*) < 0$  y  $f'(\phi^*) > 0$  concluimos que  $v$  alcanza un mínimo en  $\phi^*$ .

La unicidad de  $\phi^*$  en los casos que se mencionan, se sigue del comportamiento del campo vectorial (3.9) y de la dinámica local de ese sistema alrededor de  $P_a$ , para distintos valores de  $c$ . ■

Usando el comportamiento de la ceroclina vertical  $V$  al aumentar  $c$  y la proposición anterior se tiene que si  $0 < c_1 < c_2 < c_3 < \dots$ , entonces

$$\phi_{c_1}^* < \phi_{c_2}^* < \phi_{c_3}^* < \dots \quad \text{y} \quad v(\phi_{c_1}^*) < v(\phi_{c_2}^*) < v(\phi_{c_3}^*) < \dots$$

Usando las Proposiciones 3.4.2 y 3.4.3 se puede probar el siguiente lema:

**Lema 3.4.2.** *Para cada  $c > 0$ , el sistema (3.9):*

1. *tiene una trayectoria heteroclínica,  $W_c^u(P_0) = (\phi_c, v_c)$ , con  $v_c \geq 0$  que conecta a  $P_0$  con  $P_a$ , siempre que  $I > 0$ ,*
2. *tiene una trayectoria heteroclínica,  $W_c^u(P_1) = (\phi_c, v_c)$ , con  $v_c \leq 0$  que conecta los equilibrios  $P_1$  con  $P_a$ , siempre que  $I < 0$ .*

*Demostración.* Lo haremos por casos.

Para 1., consideremos la región encerrada por la trayectoria homoclínica  $\mathcal{H}(P_0)$  de (3.9) basada en  $P_0$  que, según el Lema 3.2.1, existe para las condiciones adoptadas aquí. Afirmamos que esta región es positivamente invariante del sistema (3.9) para  $c > 0$ . En efecto, restringamos el campo vectorial definido por (3.9) sobre  $\mathcal{H}(P_0)$ . Por la Proposición 3.4.1, excepto en dos puntos sobre el eje horizontal (donde  $\mathcal{H}(P_0)$  lo cruza y en  $P_0$ ), el campo vectorial (que para  $c = 0$  es tangente a  $\mathcal{H}(P_0)$ ) apunta hacia el interior de la región

cuya frontera es  $\mathcal{H}(P_0)$ . Por la Proposición 3.4.2,  $W_c^u(P_0)$  entra a la región que estamos estudiando; mientras que en el punto donde  $\mathcal{H}(P_0)$  cruza el eje horizontal, el campo (3.9) asigna un vector que apunta hacia  $\mathcal{F}_2$ . Luego, la región encerrada por  $\mathcal{H}(P_0)$  es positivamente invariante de (3.9). Véase la Figura 3.9a).

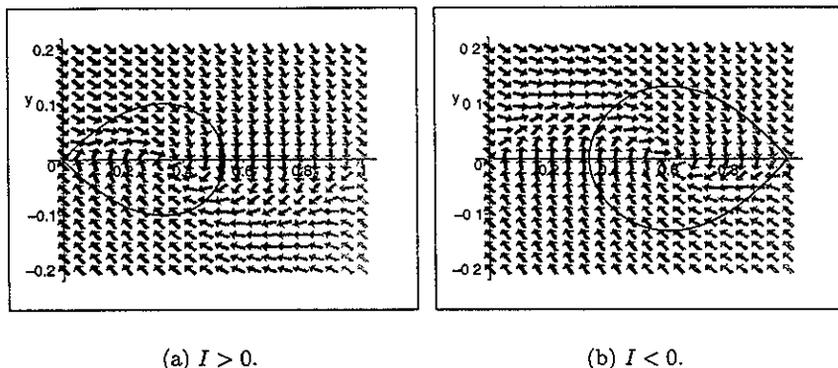


Figura 3.9: Regiones positivamente invariantes del sistema (3.9) para  $c > 0$ .

Ahora, usando el Criterio Negativo de Bendixon (véase el Apéndice C Sección C.1) uno puede verificar que en esta región, el sistema (3.9) no tiene trayectorias cerradas. Entonces, por el Teorema de Poincaré-Bendixon (véase el Apéndice C Sección C.2), la trayectoria  $W_c^u(P_0)$  termina en  $P_a$  cuando  $\xi \rightarrow +\infty$ .

La demostración del caso 2. sigue el mismo razonamiento sólo que ahora la región que resulta positivamente invariante de (3.9) es la encerrada por la trayectoria homoclínica  $\mathcal{H}(P_1)$  que, por el Lema 3.2.1, existe bajo las premisas de este caso. Véase la Figura 3.9b). ■

Hay dos consecuencias inmediatas del lema anterior. Para  $c > 0$ , el sistema (3.9) no tiene trayectoria heteroclínica que conecte:

- $P_0$  con  $P_1$  cumpliendo  $v_c \geq 0$ , si  $I > 0$ ,
- $P_1$  con  $P_0$  siendo  $v_c \leq 0$ , si  $I < 0$ .

Notemos que la componente  $\phi_c$  de las trayectorias heteroclínicas que asegura el Lema 3.4.2, existen, son las s.t.o.v. cuya existencia estamos intere-

sados en estudiar. Así, en términos de s.t.o.v. para la ecuación (3.3) el lema anterior tiene el siguiente significado:

**Lema 3.4.3.** *La ecuación de Nagumo (3.3) tiene s.t.o.v.*

1. *conectando los estados  $u_0(x, t) \equiv 0$  y  $u_a(x, t) \equiv a$  si  $I > 0$  y son*
  - *frentes oscilatorios amortiguados alrededor de  $a$ , uno para cada  $c$  tal que  $0 < c < 2\sqrt{f'(a)}$ ,*
  - *un frente amortiguado para  $c = 2\sqrt{f'(a)}$ ,*
  - *frentes monótonos crecientes, uno para cada  $c$  tal que  $c > 2\sqrt{f'(a)}$ .*
2. *conectando los estados  $u_1(x, t) \equiv 1$  y  $u_a(x, t) \equiv a$  si  $I < 0$  y son:*
  - *frentes oscilatorios amortiguados alrededor de  $a$ , uno para cada  $c$  tal que  $0 < c < 2\sqrt{f'(a)}$ ,*
  - *un frente amortiguado si  $c = 2\sqrt{f'(a)}$ ,*
  - *frentes monótonos decrecientes, uno para cada  $c$  tal que  $c > 2\sqrt{f'(0)}$ .*

En los análisis que siguen, supondremos que se cumple la condición

$$I = \int_0^1 f(s) ds > 0. \quad (3.15)$$

Esta tiene una motivación e interpretación fisiológica precisas. Esta condición es análoga a cierta noción intuitiva de los fisiólogos con respecto a la corriente interna necesaria para sostener la propagación de un impulso. Esto es, asegura que un estímulo aplicado efectivamente producirá un potencial de acción.

Dado que esta fué una de las premisas adoptadas en el resultado 1 del Lema 3.4.2, la dinámica que se habrá que estudiar después de esta adopción, es la de las variedades  $W_c^s(P_0)$  y  $W_c^u(P_1)$  a medida que  $c$  cambia.

La dinámica del sistema (3.9) para valores positivos de  $c$  pero extremos, además de ser ilustrativa, orienta nuestras búsquedas. Veamos por qué.

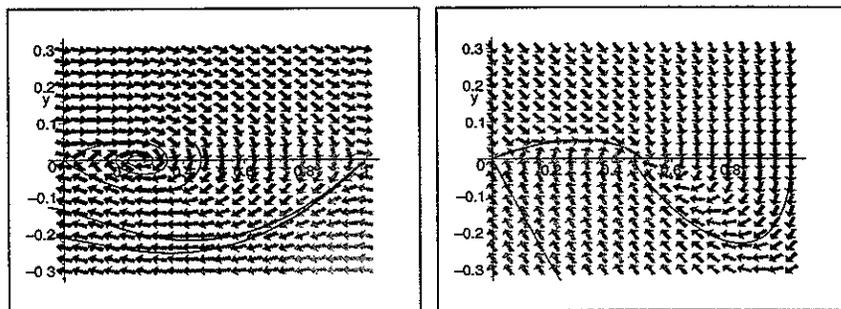
**Lema 3.4.4.** *Para valores positivos de  $c$ :*

- *“suficientemente pequeños”, el retrato fase de (3.9) es como lo ilustra la Figura 3.10.a)*

- tales que  $c \geq 2\sqrt{f'(a)}$ , el retrato fase de (3.9) es como se ve en la Figura 3.10.b).

*Demostración.* Por el Lema 3.4.2, la variedad  $W_c^u(P_0)$  termina en  $P_a$  cuando  $\xi \rightarrow +\infty$  para todo  $c > 0$  y la forma como lo hace para los distintos valores de  $c$  lo da el análisis local (véase la Sección 3.3.3). Esto demuestra parte de los dos puntos. Ahora, para valores positivos de  $c$ , pero “muy pequeños”, por continuidad del campo vectorial (3.9) y la monotonicidad de  $\theta$  respecto a  $c$ , la trayectoria  $W_c^u(P_1)$  estará “muy cercana” —por arriba— de  $W_0^u(P_1)$  y, en ese caso, también abandona  $\mathcal{F}_2$  en un punto sobre el semi-eje vertical negativo pero más cercano a  $P_0$ . Mientras que  $W_c^s(P_0)$ , una vez que se rompe la trayectoria homoclínica  $\mathcal{H}(P_0)$  y para valores “muy pequeños” de  $c$ , por los mismos argumentos de continuidad se comporta como se ve en la Figura 3.10.a).

La segunda parte se sigue al notar que para las  $\phi$  tales que  $a \leq \phi \leq 1$ , la función  $f$  tiene las mismas características cualitativas que la función usada por Fisher [16] y Kolmogorov *et al.* [47]. Luego, podemos usar el resultado que en ese caso se demuestra (véase el Apéndice B), a fin de asegurar que, para cada  $c > 0$  tal que  $c \geq 2\sqrt{f'(a)}$ , el sistema (3.9) tiene una trayectoria heteroclínica silla( $P_1$ )-nodo( $P_a$ ), con  $v_c \leq 0$ . En tanto, para esos valores de  $c$ , la variedad  $W_c^s(P_0)$  entra a la región  $\mathcal{F}_2$  por un punto (finito) sobre la recta  $\phi \equiv 1$  con  $v < 0$ . ■



(a) Para pequeños.

(b) Para grandes.

Figura 3.10: Retrato fase del sistema (3.9) para valores “extremos” de  $c$ .

Notemos que en los dos extremos de valores de  $c$  mencionados en el Lema 3.4.4, la variedad  $W_c^u(P_0)$  termina en  $P_a$  —de forma distinta pero termina ahí— cuando  $\xi \rightarrow +\infty$ . La situación es esencialmente distinta para las variedades  $W_c^s(P_0)$  y  $W_c^u(P_1)$ . En efecto, para valores pequeños de  $c$  (incluido  $c = 0$ ), la variedad  $W_c^s(P_0)$  anda por arriba de la variedad  $W_c^u(P_1)$ ; mientras que para valores “grandes” de  $c$ , estas variedades invierten su posición relativa en la región  $\mathcal{F}_2$  y  $W_c^u(P_1)$  termina en  $P_a$ . Sin embargo, lo destacable aquí es que pareciera que al aumentar  $c$ , una variedad huye de la otra y lo hacen exactamente como lo muestra la Figura 3.10.

Dado que el campo vectorial definido por el sistema (3.9) es continuo respecto al parámetro  $c$ , es razonable esperar que si se varía continuamente, entre los extremos ilustrados en la Figura 3.10, entonces en el camino se encuentre un valor crítico,  $c_0$ , de  $c$  para el que ocurra que  $W_{c_0}^s(P_0) = W_{c_0}^u(P_1)$ .

**Lema 3.4.5.** *Si la función  $f$  satisface las condiciones 1-3 del problema (3.3) y además se cumple la desigualdad (3.15), entonces existe un único valor,  $c_0$ , tal que  $0 < c_0 < 2\sqrt{f'(a)}$ , de  $c$  para el que el sistema (3.9) tiene una trayectoria heteroclínica que conecta los puntos  $P_1$  con  $P_0$  i.e.,  $W_{c_0}^u(P_1) = W_{c_0}^s(P_0)$  con  $v_{c_0} \leq 0$ .*

*Demostración.* Primero demostraremos la unicidad. Supóngase que hay dos valores positivos,  $c_1$  y  $c_2$  con  $c_2 > c_1$ , de  $c$  para los que se dan las igualdades

$$W_{c_1}^u(P_1) = W_{c_1}^s(P_0) \quad \text{y} \quad W_{c_2}^u(P_1) = W_{c_2}^s(P_0).$$

Por la forma en que estas variedades abandonan  $P_1$  y llegan a  $P_0$  (véase la Proposición 3.4.2), debe existir al menos un punto  $\tilde{\phi} \in (0, 1)$  en el cual éstas se intersecten. Pero si esto ocurre, en el punto de intersección los vectores tangentes (definidos por (3.9)), a las trayectorias estarían dispuestos de tal manera que la Proposición 3.4.2 se violaría. Luego, nuestra suposición es falsa y con esto demostramos la unicidad de la trayectoria heteroclínica de (3.9) conectando  $P_1$  con  $P_0$  para a lo más un valor de  $c$ , siendo  $v_c \leq 0$ . Véase la Figura 3.11.

A continuación probamos la existencia. Vamos a estudiar el comportamiento de las variedades  $W_c^u(P_1)$  y  $W_c^s(P_0)$  al cambiar  $c$ . Para  $c \geq 2\sqrt{f'(a)}$ , según el Lema 3.4.4, éstas no se tocan por lo que, de existir la trayectoria heteroclínica conectando  $P_1$  con  $P_0$ , necesariamente debe ser para un valor de  $c$  en el intervalo  $(0, 2\sqrt{f'(a)})$ .

Lo que queremos probar es que existe un valor,  $c_0 > 0$ , de  $c$  para el cual  $W_{c_0}^s(P_0) = W_{c_0}^u(P_1)$ . Aquí la de continuidad (respecto a  $c$ ) del campo

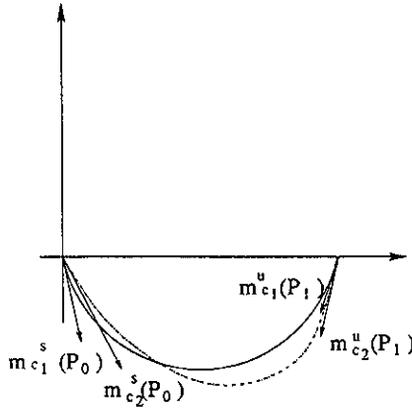


Figura 3.11: Prueba de la unicidad.

vectorial definido por el sistema (3.9) y la monotonicidad del ángulo  $\theta$  son fundamentales.

La continuidad del campo vectorial respecto a  $c$  implica que sus trayectorias varían continuamente al cambiar  $c$ . Por lo que si, a partir de  $c = 0$  empezamos a aumentar gradualmente  $c$ , tendremos que la trayectoria  $W_c^u(P_1)$ , aunque siga dejando la región  $\mathcal{F}_2$  sobre el semi-eje vertical negativo, al acercarse más y más al eje horizontal, lo hace en puntos más cercanos a  $P_0$ . En tanto que, para esos mismos valores de  $c$ , la variedad  $W_c^s(P_0)$  sigue entrando a la región  $\mathcal{F}_2$  pero lo hace en puntos más a la derecha de  $a$  y, una vez ahí, se aleja más del eje horizontal. Véase la Figura 3.12. Por argumentos de continuidad, al seguir aumentando  $c$  habrá un valor,  $c_0$ , de  $c$  para el que ambas variedades coincidan y, por lo que dijimos antes necesariamente  $0 < c_0 < 2\sqrt{f'(a)}$ . ■

La traducción que tiene el Lema 3.4.5 en términos de s.t.o.v. para la ecuación (3.3) es la siguiente:

**Lema 3.4.6.** *Si la función  $f$  satisface las condiciones 1-3 y además se cumple la desigualdad (3.15), entonces la ecuación (3.3) tiene una única s.t.o.v.,  $u(x, t) = \phi(x - c_0 t)$ , de tipo frente monótono decreciente conectando los estados  $u_1(x, t) \equiv 1$  y  $u_0(x, t) \equiv 0$ .*

Notemos que el parámetro  $c_0$  es una de las fronteras (en el conjunto de valores de  $c$ ) que divide dinámicas del sistema (3.9) cualitativamente diferentes

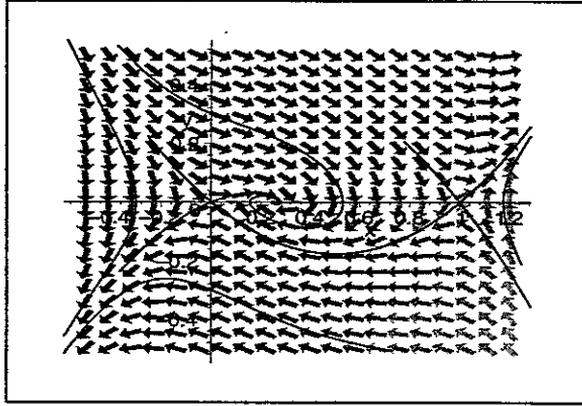


Figura 3.12: Demostración de la existencia de un valor  $c$  para el que existe la trayectoria heteroclínica de (3.9) que conecta  $P_1$  con  $P_0$ .

y que ahora podemos resumir en el siguiente lema:

**Lema 3.4.7.** *Existe un único valor,  $c_0 > 0$ , de  $c$  tal que:*

- Si  $0 < c < c_0$ ,  $W_c^u(P_0)$  termina (cuando  $\xi \rightarrow +\infty$ ) oscilando alrededor de  $P_0$ ,  $W_c^u(P_1)$  deja la región  $\mathcal{F}_2$  en el semi-eje vertical negativo y  $W_c^s(P_0)$  entra a  $\mathcal{F}_2$  en algún punto entre  $a$  y  $1$ ,
- Si  $c = c_0$ ,  $W_{c_0}^u(P_1) = W_{c_0}^s(P_0)$  y  $W_{c_0}^u(P_0)$  termina en  $P_0$  oscilando alrededor de este punto,
- Si  $c_0 < c < 2\sqrt{f'(a)}$  ambas,  $W_c^u(P_1)$  y  $W_c^u(P_0)$  terminan en  $P_a$  cuando  $\xi \rightarrow +\infty$  y lo hacen oscilando alrededor de él; mientras que  $W_c^s(P_0)$  deja (en tiempo inverso) la región  $\mathcal{F}_2$  en algún punto sobre  $\phi \equiv 1$  con  $v < 0$ ,
- Si  $c = 2\sqrt{f'(a)}$ , las variedades  $W_c^u(P_1)$  y  $W_c^u(P_0)$  terminan en  $P_a$  de forma amortiguada; mientras que  $W_c^s(P_0)$  entra a  $\mathcal{F}_2$  sobre  $\phi \equiv 1$  con  $v < 0$ ,
- Si  $c > 2\sqrt{f'(a)}$  ambas,  $W_c^u(P_1)$  y  $W_c^u(P_0)$ , terminan en  $P_a$  y lo hacen monótonamente; mientras que  $W_c^s(P_0)$  entra a  $\mathcal{F}_2$  sobre  $\phi \equiv 1$  con  $v < 0$ .

**Nota 3.4.1.** La ecuación de primer orden para las trayectorias del sistema (3.9) está dada por:

$$\frac{dv}{d\phi} = \frac{-cv - f(\phi)}{v} \quad (3.16)$$

Supongamos que para cierto valor de  $c$  existe una solución  $\phi(x-ct)$  de (3.16) que satisface  $v(\phi(-\infty)) = v(1) = 0$  y  $v(\phi(+\infty)) = v(0) = 0$ . Se puede verificar que (3.16) es invariante bajo la transformación  $v \rightarrow -v$  y  $c \rightarrow -c$ . Esta observación tiene un importante significado: Cuando existe una s.t.o.v. que viaja de izquierda a derecha para  $c = c^*$ , también existe una onda que viaja de derecha a izquierda que satisface  $\phi(-\infty) = 0$  y  $\phi(+\infty) = 1$  para cada  $c = -c^* < 0$ .

Por la nota anterior, hay otro rango de valores para  $c$ ,  $c \in (-\infty, -c_1]$  de velocidades de frentes monótonos que viajan a la izquierda cumpliendo las condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = a$ ,  $\phi(+\infty) = 0$ .

Usando el Lema 3.4.7 y la nota anterior podemos, a su vez, sintetizar en un teorema —el teorema de este capítulo— la dinámica ondulatoria de la ecuación de Nagumo (3.3).

### 3.4.3 La unificación

Reuniendo todos los resultados parciales sobre la existencia de distintos tipos de ondas viajeras para la ecuación (3.3), podemos enunciar en un solo teorema el resultado sobre s.t.o.v. para la ecuación de Nagumo. Este es el contenido del siguiente teorema:

**Teorema 3.4.2.** Si la función  $f$  satisface las condiciones 1-3 y se cumple la desigualdad (3.15), el conjunto de velocidades de frentes viajeros monótonos decrecientes para la ecuación (3.3) consiste de dos semi-rectas:

$(-\infty, -c_1]$ ,  $[c_1, +\infty)$  y un punto aislado  $c_0$ , que cumplen:

$$-\infty < -c_1 \leq -2\sqrt{f'(a)} < c_0 < 2\sqrt{f'(a)} \leq c_1 < +\infty$$

Según los cuales:

- Para  $c \geq c_1$ , el frente satisface  $\phi(-\infty) = 1$ ,  $\phi(+\infty) = a$ ,
- Para  $c = c_0$ , hay un único frente monótono decreciente que satisface  $\phi(-\infty) = 1$ ,  $\phi(+\infty) = 0$ ,

- Para  $c_0 \leq -c_1$ , el frente satisface  $\phi(-\infty) = a$ ,  $\phi(+\infty) = 1$ .

Además,

- Para  $c_0 < c < c^* = 2\sqrt{f'(a)}$  hay un frente oscilatorio con condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 1$ ,  $\phi(+\infty) = a$ ,
- Para  $c = 0$  hay soluciones periódicas y un único frente que no se anula con  $\phi(-\infty) = \phi(+\infty) = 0$ .

### 3.4.4 Un caso particular

Si en la ecuación (3.3) ponemos  $f(u) = u(1-u)(u-a)$ , el Teorema 3.4.2 puede reenunciarse. De hecho, pueden hacerse estimaciones más precisas de los distintos rangos de velocidades para los que se asegura la existencia de diferentes s.t.o.v.

**Teorema 3.4.3.** Sean

$$\begin{aligned} c^* &= 2\sqrt{a(1-a)} \\ c_1 &= \begin{cases} \frac{1+a}{\sqrt{2}} & \text{para } 0 < a \leq \frac{1}{3} \\ c^* & \text{para } \frac{1}{3} \leq a \leq \frac{1}{2} \end{cases} \\ c_0 &= \frac{1}{\sqrt{2}} - a\sqrt{2} \end{aligned}$$

Entonces

$$c^* < c_0 < c_1 \quad \text{para } 0 < a < \bar{a}$$

$$c_1 < c^* < c_0 \quad \text{para } \bar{a} < a < \frac{1}{3}$$

Se tiene que:

1. Para  $c \geq c_1$  hay un frente monótono decreciente con condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 1$ ,  $\phi(+\infty) = a$
2. Para  $c \geq c^*$  hay un frente monótono decreciente con condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 0$ ,  $\phi(+\infty) = a$

3. Para  $c = c_0$  hay un único frente monótono decreciente cumpliendo las condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 1, \phi(+\infty) = 0$
4. Para  $0 < c < c^*$  hay una onda oscilatoria con condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 0, \phi(+\infty) = a$
5. Para  $c_0 < c < c^*$  hay un frente oscilatorio con condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 1, \phi(+\infty) = a$
6. Para  $\max\{c_0, c^*\} < c < c_1$  hay un frente con condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 1, \phi(+\infty) = a$  que decrece monótonamente para algún valor de  $a$  y luego crece hacia  $a$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ .
7. Para  $c = 0$  hay soluciones periódicas y un único frente que no se anula con  $\phi(-\infty) = \phi(+\infty) = 0$

Para terminar este capítulo, construyamos una onda viajera.

### 3.5 Construcción de la onda de Huxley

Los resultados anteriores dan condiciones para la existencia de distintos tipos de soluciones de la forma  $u(x, t) = \phi(x - ct)$  para la ecuación (3.3), cumpliendo las condiciones de frontera apropiadas.

Desde el punto de vista práctico, además de saber que un problema con condiciones iniciales y de frontera asociado a una ecuación de reacción-difusión tiene una única solución, también es importante determinarla explícitamente, claro, siempre que esto sea posible.

En esta sección determinaremos la única s.t.o.v. que tiene la ecuación de Nagumo:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1-u)(u-a) \quad (3.17)$$

conectando los estados  $u_1(x, t) \equiv 1$  con  $u_0(x, t) \equiv 0$ . Esto se demuestra en la siguiente proposición:

**Proposición 3.5.1.** *La función  $\bar{u}(x, t) = \phi(x - \sqrt{2}(\frac{1}{2} - a)t)$  es la solución de tipo onda viajera de la ecuación (3.17) que satisface las condiciones de frontera  $\phi(-\infty) = 1$  y  $\phi(\infty) = 0$  con  $\phi'(\xi) < 0 \forall \xi \in (-\infty, \infty)$  y  $0 \leq \phi(\xi) \leq 1$ .*

*Demostración.* Partamos del sistema autónomo escrito en la coordenada de la onda viajera

$$\phi' = v \quad (3.18a)$$

$$v' = -cv - \phi(1 - \phi)(\phi - a) \quad (3.18b)$$

La ecuación diferencial que satisfacen las trayectorias de (3.18) es:

$$\frac{dv}{d\phi} = \frac{-cv - \phi(1 - \phi)(\phi - a)}{v} \quad (3.19)$$

que, aunada a las condiciones de frontera,  $v(0) = v(1) = 0$ , constituyen la reformulación del problema. Luego, definamos

$$v(\phi) = b\phi(\phi - 1), \quad (3.20)$$

afirmamos que existe  $b > 0$  tal que (3.20) es la solución de (3.19). Claramente, de la definición de  $v$  se sigue que satisface las condiciones de frontera y de pedir que (3.20) sea solución de (3.19) se obtienen condiciones para  $b$  y  $c$ . Sustituyendo (3.20) en (3.19) y reordenando se llega a

$$2b^2\phi^2 - 3b^2\phi + b^2 = \phi^2 + (-cb - 1 - a)\phi + (a + cb)$$

igualdad que se da si y sólo si, los respectivos coeficientes de las potencias de  $\phi$  son iguales. Es decir, si éstos satisfacen:

$$2b^2 = 1 \quad (3.21a)$$

$$3b^2 = cb + 1 + a \quad (3.21b)$$

$$b^2 = a + cb \quad (3.21c)$$

de los cuales se tiene que

$$b = \frac{1}{\sqrt{2}} \quad \text{y} \quad c = c^* = \sqrt{2}\left(\frac{1}{2} - a\right) \quad (3.22)$$

con  $0 < a < \frac{1}{2}$  a fin de asegurar la positividad de  $c$ . Por tanto,

$$v(\phi) = \frac{1}{\sqrt{2}}\phi(\phi - 1)$$

es la ecuación de la ruta que sigue la trayectoria heteroclínica del sistema (3.18) que conecta los equilibrios  $P_1$  y  $P_0$ . Ahora, usando la primera ecuación de (3.18) se tiene que  $\phi$  satisface la ecuación

$$\phi' = \frac{1}{\sqrt{2}}\phi(\phi - 1)$$

que al obtener su solución e imponer la condición inicial<sup>4</sup>  $\phi(0) = \frac{1}{2}$  conducen a

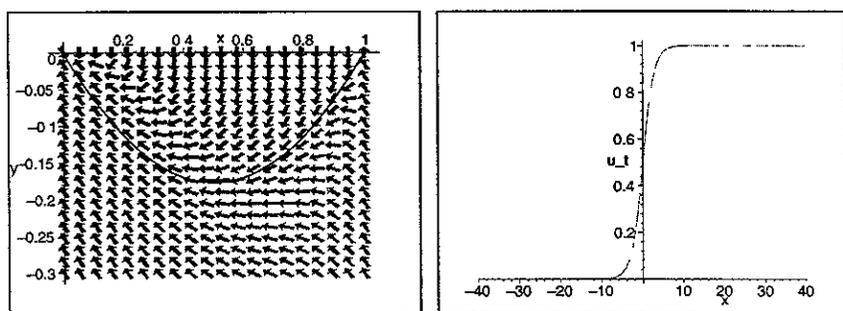
$$\phi(\xi) = \frac{1}{1 + e^{\frac{\xi}{\sqrt{2}}}} \quad (3.23)$$

o bien

$$\bar{u}(x, t) = \frac{1}{1 + e^{(x - \sqrt{2}(\frac{1}{2} - a)t)}} \quad (3.24)$$

es la única solución de tipo onda viajera de (3.17) que satisface las condiciones señaladas. ■

Esta solución ha sido llamada **solución de Huxley** en [50]. Tanto el retrato fase como la onda viajera se ilustran en la Figura 3.13.



(a) El retrato fase de (3.9) exhibiendo la trayectoria heteroclínica.

(b) La onda viajera para la ecuación (3.3)

Figura 3.13: La onda de Huxley

<sup>4</sup>En realidad, dada la invariancia de las s.t.o.v. ante traslaciones, la condición inicial pudo haber sido cualquier otra.

### 3.6 Comentario sobre estabilidad global

Aún con que conozcamos explícitamente la solución de (3.3) como ya lo apuntábamos antes, la estabilidad de las soluciones de tipo onda viajera de la ecuación es un problema de fundamental importancia. La convergencia uniforme al frente de onda del Lema 3.4.6 fue probado en diversos casos por Fife y McLeod[15]. Aquí sólo enunciamos uno de los más importantes.

**Teorema 3.6.1.** *Sea  $f(0) = f(1) = f(a) = 0, f'(0) < 0, f'(1) < 0$ . Entonces la solución acotada de la ecuación*

$$u_t = u_{xx} + f(u), \quad \forall (x, t) \in \mathbf{R} \times \mathbf{R}^+,$$

*con condición inicial*

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad 0 \leq u_0(x) \leq 1, \quad \forall x \in (-\infty, +\infty),$$

*que satisface*

$$\limsup_{x \rightarrow -\infty} u_0(x) < a, \quad \liminf_{x \rightarrow \infty} u_0(x) > a$$

*tiende uniformemente en  $x$  y exponencialmente en  $t$  a una solución de tipo onda viajera. Esto es, existen constantes  $c, \xi_0, \beta$  y  $K$  tales que*

$$|u(x, y) - \phi(x + ct - \xi_0)| < Ke^{-\beta t}$$

*donde  $\phi$  es la s.t.o.v. del Lema 3.4.6*

# Capítulo 4

## Las ondas en el modelo de FitzHugh-Nagumo

### 4.1 Introducción

Hemos establecido los fundamentos sobre la transmisión de los impulsos neuronales en términos de señales eléctricas. También hemos presentado la deducción de un modelo matemático que describe dicho proceso. Nos referimos al modelo de Hodgkin y Huxley. Al final del Capítulo 2 expusimos dos simplificaciones importantes de éste.

En el Capítulo 3 estudiamos cuidadosamente la dinámica ondulatoria de tipo onda viajera asociada a una de esas simplificaciones: la ecuación de Nagumo.

El capítulo que estamos iniciando, está dedicado a presentar la dinámica ondulatoria a la que da lugar un modelo que es el siguiente eslabón en complejidad: el de FitzHugh-Nagumo (FN) (véase el Capítulo 2) en una dimensión:

$$u_t = u_{xx} + u(1-u)(u-a) - w + I_a \quad (4.1a)$$

$$w_t = bu - \gamma w \quad (4.1b)$$

donde  $a, b$  y  $\gamma$  son constantes positivas; mientras que  $I_a$  es la corriente aplicada. Estamos interesados en demostrar la existencia de un pulso viajando, justo como sucede con el potencial de acción. Este pulso es la representación asintótica de un estado que se alcanza después de la aplicación de un estímulo.

Como veremos, debido al carácter excitable del sistema dicho pulso sólo se propagará si se aplica un estímulo mayor que un umbral *i.e.*, si dicho estímulo provoca que se exceda un cierto nivel de depolarización. La propagación del pulso da lugar a un cambio significativo en el estado del sistema, que en particular, servirá para transmitir un impulso nervioso.

Las características físicas con las que viaja el pulso hace que éste pueda ser representado por una onda viajera, según lo establecimos en el Capítulo 3.

El análisis del modelo (4.1) empieza por su dinámica temporal *i.e.*, en condiciones de fijación del voltaje. Este estudio —contenido en las Secciones 4.2 y 4.3— nos pondrá en contacto con una característica de sistemas como el (4.1): la existencia de un umbral. En efecto, por lo establecido en el Capítulo 2, uno de los fenómenos observados experimentalmente y que le sirven de base a los modelos, es cómo el potencial de membrana  $v$  responde a una corriente de estimulación  $I_a$ . En términos de esta corriente se modifica la permeabilidad de la membrana a los distintos tipos de iones. Para ciertos valores de depolarización, estos cambios producen la generación de un impulso nervioso. Consideraremos entonces el efecto que tiene en la dinámica el cambio en los valores de  $I_a$ .

En la Sección 4.4, hacemos el análisis quitando la restricción de fijación espacial del voltaje. Parte del análisis muestra el fenómeno de excitabilidad; otra parte de esta sección está dedicada a mostrar la plausibilidad de existencia de impulsos para el sistema (4.1).

A diferencia del Capítulo 3 —donde el análisis fue exhaustivo— en éste más que hacer una exposición detallada, por lo general presentamos el material en forma un tanto esquemática y, en la medida de lo posible, cualitativa.

## 4.2 La dinámica temporal I, $I_a = 0$

En esta sección haremos el análisis de la dinámica a la que se da lugar en condiciones de fijación (en espacio) del voltaje. Nuestro primer acercamiento considera corriente aplicada nula y nos dará los primeros elementos para caracterizar, desde la matemática, a los sistemas excitables.

Bajo las condiciones establecidas aquí, el sistema (4.1) toma la forma:

$$\dot{u} = u(1-u)(u-a) - w \quad (4.2\text{a})$$

$$\dot{w} = bu - \gamma w \quad (4.2\text{b})$$

No está por demás recordar que (4.2) proviene de haber hecho algunas simplificaciones al modelo (H-H). Por ejemplo, la forma de "N" suave<sup>1</sup> de la función  $f$  (como  $f(u) = u(1-u)(u-a)$ ) pretende simular el acoplamiento entre las variables  $m$  y  $v$  y la expresión para  $w$  entre las variables  $h$  y  $n$ . Véase el Capítulo 2.

Como ya lo vimos antes, la condición  $\int_0^1 f(u)du > 0$  sobre  $f$ , además de su interpretación fisiológica (véase Pag. 82), fué una de las premisas que permitió demostrar la existencia de varias s.t.o.v. para el modelo de Nagumo. Esta condición la supondremos en esta exposición.

Empecemos nuestro análisis delimitando el rango de los parámetros.

### 4.2.1 Los parámetros prohibidos

De las posibles combinaciones de los parámetros que aparecen en (4.2) no todas son consistentes con la dinámica que pretendemos describir. El siguiente resultado establece una restricción.

**Proposición 4.2.1.** *El sistema (4.2) tiene como único punto de equilibrio el origen de coordenadas si*

$$(1-a)^2 < 4\frac{b}{\gamma}. \quad (4.3)$$

*Demostración.* Los puntos de equilibrio del sistema (4.1) corresponden a la intersección de sus ceroclinas. Éstas son:

$$w_1(u) = u(1-u)(u-a) \quad \text{y} \quad w_2(u) = \frac{b}{\gamma}u,$$

cuyas gráficas se intersectan en las  $u$  que satisfacen la igualdad

$$u(1-u)(u-a) = \frac{b}{\gamma}u,$$

o bien

<sup>1</sup>La gráfica de la función  $f$  se muestra en la Figura 3.2.

$$u \left[ u^2 - (1+a)u + a + \frac{b}{\gamma} \right] = 0.$$

Como  $u \equiv w \equiv 0$  es el único estado estacionario del axón, entonces necesitamos imponer la condición de que la expresión dentro del paréntesis no tenga raíces reales. Esto se logra si

$$\left[ (1+a)^2 - 4\left(a + \frac{b}{\gamma}\right) \right] < 0,$$

o equivalentemente

$$(1-a)^2 < 4\frac{b}{\gamma},$$

según lo establece la proposición. ■

La Figura 4.1 muestra las ceroclinas del sistema (4.1) bajo las condiciones de la Proposición 4.2.1.

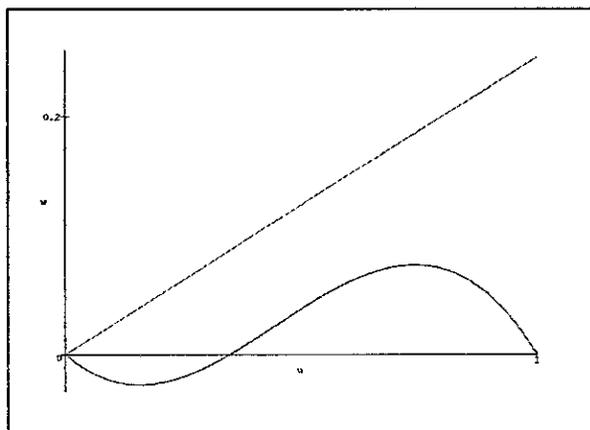


Figura 4.1: Las ceroclinas del sistema (4.1) para  $(1-a)^2 < 4\frac{b}{\gamma}$ .

### 4.2.2 El umbral y la excitabilidad

En esta sección intentamos empezar a hacer claros dos de los conceptos fundamentales asociados con dinámica ondulatoria en medios excitables: la existencia de un umbral y la excitabilidad. Esto lo hacemos estudiando la dinámica descrita por el sistema (4.2) para lo cual supondremos que la desigualdad (4.3) se cumple, por lo que (4.2) tiene un solo punto de equilibrio: el origen de coordenadas.

1. **Comportamiento local.** Linealizando (4.2) alrededor del origen, tenemos que éste es asintóticamente estable localmente, de tipo:

**nodo**, si  $[(a - \gamma)^2 - 4b] \geq 0$

**foco**, si  $[(a - \gamma)^2 - 4b] < 0$ .

Esto es así pues los valores propios de la matriz de Jacobi de (4.2) en  $(0, 0)$

$$J = \begin{bmatrix} -a & -1 \\ b & -\gamma \end{bmatrix}$$

son

$$\begin{aligned} \lambda_{1,2} &= \frac{-(a + \gamma) \pm \sqrt{(a + \gamma)^2 - 4(b + \gamma a)}}{2} \\ &= \frac{-(a + \gamma) \pm \sqrt{(a - \gamma)^2 - 4b}}{2} \end{aligned}$$

2. **Bosquejo de la dinámica global.** Consideremos el campo vectorial determinado por (4.2):

$$\vec{F}(u, w) = (u(1 - u)(u - a) - w, bu - \gamma w) \equiv (F(u, w), G(u, w)).$$

Un análisis de los signos de  $\dot{u}$  y  $\dot{w}$  muestra:

- a) Para valores de  $w$  por arriba de la gráfica de la ceroclina  $w_1$ ,  $F(u, w) < 0$ ; mientras que por abajo de dicha gráfica  $F(u, w) > 0$ . Esto lo

podemos reformular diciendo que, para cada  $u$  fija pero arbitraria,  $F_w(u, w) < 0$ .

b) Para  $w$  fija,  $G_u(u, w) > 0$  y para  $u$  fija,  $G_w(u, w) < 0$ .

En la Figura 4.2 se muestra lo que hemos dicho aquí.

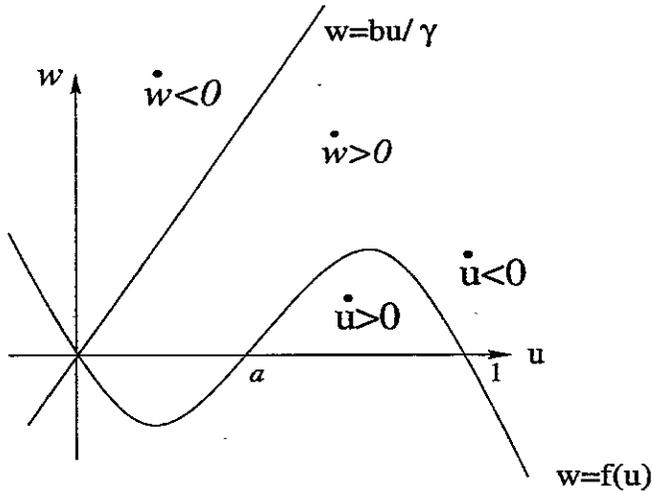


Figura 4.2: Signos de  $\dot{u}$  y  $\dot{w}$  en el plano fase.

El análisis anterior nos permite establecer que:

- Toda trayectoria de (4.2) cuya condición inicial  $(u_0, w_0)$  pertenezca a la región

$$R_1 = \{(u, w) \mid 0 < u < a, 0 < w < \infty\},$$

tiende al origen con  $u$  decreciente. En efecto, por las características de  $f$ , tenemos que  $f(u) < 0$  si  $0 < u < a$ . De donde para  $(u_0, w_0) \in R_1$ , de (4.2a) se tiene que  $\dot{u} < 0$ . De (4.2b), para  $u$  decreciente, se tiene también que  $w(t) \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow +\infty$ .

- Las trayectorias de (4.2) que empiezan en la franja

$$R_2 = \{(u, w) \mid a < u < 1, -\infty < w < 0\},$$

también tienden a  $(0, 0)$  cuando  $t \rightarrow +\infty$  pero  $u$  primero aumenta y después disminuye. Esto de nuevo puede verse a través de (4.2a) y (4.2b). Para  $(u_0, w_0) \in R_2$ , de (4.2a) se tiene que  $\dot{u} > 0$  y  $\dot{w} > 0$ , pero conforme  $w$  crece, cambian los signos de  $\dot{u}$  primero y de  $\dot{w}$  después, de donde el campo vectorial empuja ahora a la trayectoria hacia el origen.

En la figura 4.3 se ilustra el comportamiento descrito.

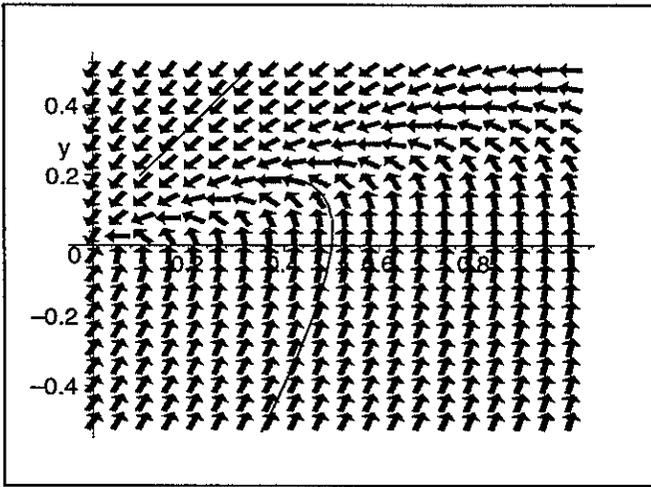


Figura 4.3: Comportamiento de las trayectorias de (4.2) con condición inicial en  $R_1$  y  $R_2$ , respectivamente con  $a = 0.4$ .

El análisis anterior muestra el importante papel que juega el parámetro  $a$ : es un umbral que delimita comportamientos cualitativamente diferentes. Para hacer más claro esto, notemos que si en (4.2)  $w = 0$ , el sistema se reduce a (4.2a) que es una ecuación diferencial ordinaria para  $u$  solamente cuyos estados de equilibrio son :  $0, a$  y  $1$ . La recta  $w = 0$  puede verse como la línea fase asociada. Por la forma de  $f$ , cualquier solución cuya condición inicial esté en el intervalo  $(0, a)$  tenderá a cero; mientras que si la condición inicial está en  $(a, 1)$ , la correspondiente solución tiende a  $1$ . Véase la Figura 4.4

Veámoslo desde otra perspectiva. Como la ceroclina  $w_1$ , por obtenerse resolviendo para  $w$  la igualdad  $F(u, w) = 0$ , es un polinomio cúbico entonces,

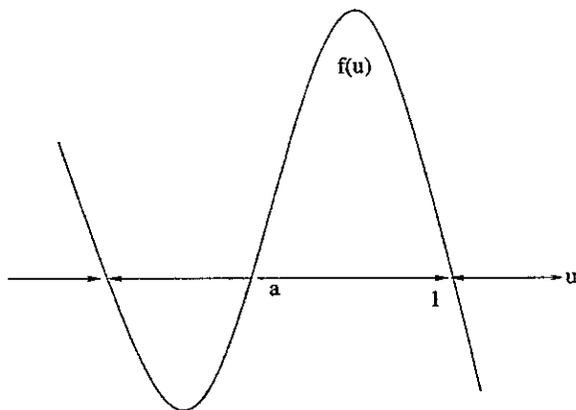


Figura 4.4: Línea fase de (4.2a) con  $w = 0$ .

para valores finitos de  $w$ , ésta tiene tres soluciones  $u = u(w)$ . Denotémoslas así:  $u = u_-(w)$ ,  $u = u_0(w)$  y  $u = u_+(w)$ , las cuales satisfacen la desigualdad  $u_-(w) \leq u_0(w) \leq u_+(w)$ .

Sea  $W_*$  el mínimo valor de  $w$  para el cual  $u_-(w)$  existe, y  $W^*$  el máximo valor de  $w$  para el cual  $u_+(w)$  existe.

Sigamos la evolución de la solución de (4.2) con condición inicial  $(u_0, w_0)$  cerca del equilibrio  $(0, 0)$ , con  $u_0 > 0$ . Si  $u_0 < u_0(w)$ , entonces  $u$  regresa directamente al estado estable. Si  $u_0 > u_0(w)$ , entonces  $u$  va rápidamente a  $u_+(w)$  y  $w$  permanece cerca de  $w_0$ . La curva  $u = u_0(w)$  es una curva umbral, mientras  $u$  permanezca en  $u_+(w)$ ,  $w$  crece de acuerdo con la dinámica dada por

$$\frac{dw}{dt} = G(u_+(w), w).$$

Sin embargo, en el tiempo finito

$$T = \int_{w_0}^{W^*} \frac{dw}{G(u_+(w), w)},$$

$w$  alcanza el máximo de la ceroclina  $F(u, w) = 0$ . Este periodo se le conoce como “fase de excitación” del potencial de acción. Cuando  $w$  alcanza  $W^*$ ,  $u$  ya no se queda en  $u_+(w)$ , de modo que regresa a  $u_-(w)$ . Una vez en esta rama,  $w$  decrece de acuerdo con la ley:

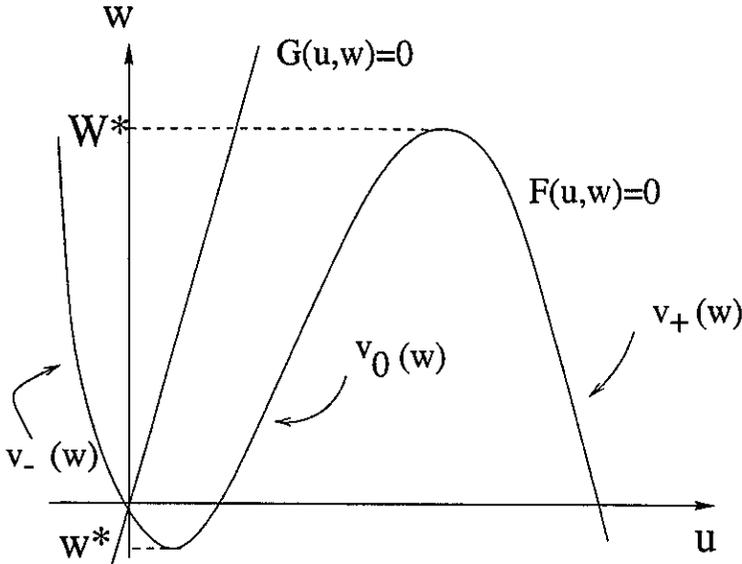


Figura 4.5: Plano fase de (4.2).

$$\frac{dw}{dt} = G(u_-(w), w),$$

y gradualmente regresa al punto de reposo. Véase la Figura 4.6.

La interpretación fisiológica es la siguiente:

- $u_0 = 0$  es el estado de reposo
- $u_0 = a$  es el umbral que un estímulo puede exceder para excitar el nervio
- $u_0 > a$  es el estado excitado

La característica de excitabilidad es ahora evidente. La solución de (4.2) cuya condición inicial sea una perturbación de  $(0, 0)$  que caiga sobre el eje  $u$  con  $u_0 > 0$ , antes de regresar al origen, hace un gran viaje. Esto ocurre sólo si el voltaje excede cierto valor crítico:  $a$ , *el umbral*.

En los siguientes párrafos demostramos un resultado que ayuda a completar el comportamiento cualitativo global del sistema (4.2).

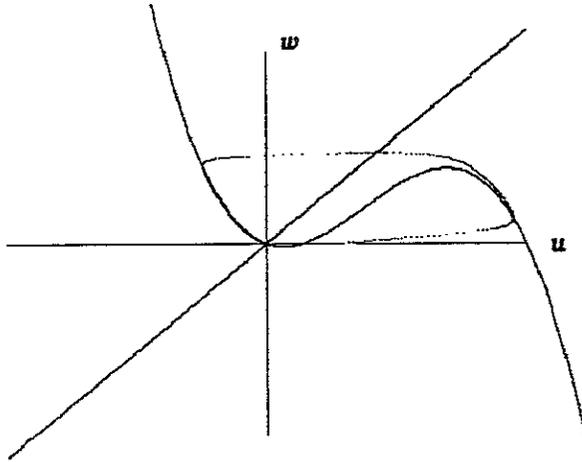


Figura 4.6: Trayectoria típica para (4.2).

### 4.2.3 Los ciclos límite

El sistema (4.2) tiene características dinámicas particulares en la región de nuestro interés, como lo muestra el siguiente resultado.

**Lema 4.2.1.** *El sistema (4.2) no tiene ciclos límite que rodeen al origen de coordenadas.*

*Demostración.* Consideremos el campo vectorial

$$[(F(u, w) \mu(w), G(u, w) \mu(w))] = [u(1-u)(u-a) - w, bu - \gamma w] \mu(w)$$

con  $\mu(w) = e^{\sigma w}$ . Aseguramos que puede seleccionarse  $\sigma$  de tal manera que la divergencia

$$\frac{\partial}{\partial u}(F(u, w) \mu(w)) + \frac{\partial}{\partial w}(G(u, w) \mu(w)),$$

no cambie de signo en la región de interés. Tenemos que,

$$\operatorname{div} \vec{F}(u, w) = [2(1+a)u - a - 3u^2 - \gamma + b\sigma u - \gamma\sigma w] e^{\sigma w},$$

lo cual, al seleccionar  $\sigma = \frac{-2(1+a)}{b}$ , se transforma en:

$$\operatorname{div} \vec{F}(u, w) = -a - 3u^2 - \gamma + 2\gamma \frac{(1+a)}{b} w.$$

Luego, si consideramos las  $u$  tales que

$$w < (3u^2 + a + \gamma) \frac{b}{2\gamma(1+a)},$$

concluimos que

$$\operatorname{div} \vec{F}(u, w) < 0.$$

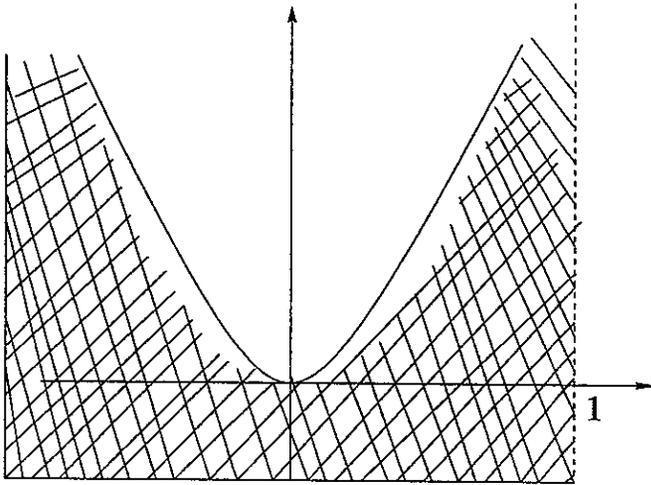


Figura 4.7: Demostración del Lema 4.2.1 En esta región es donde se cumple el criterio negativo de Bendixon.

El vértice de la parábola que aparece en el lado derecho de la penúltima desigualdad puede, seleccionando adecuadamente los parámetros, hacerse tan pequeña o tan grande como se desee. Véase la Figura 4.7. Podemos entonces aplicar el Criterio Negativo de Bendixon (véase el Apéndice C) para concluir lo que establece el lema. ■

A continuación estudiamos la dinámica temporal del sistema (4.1) con  $I_a > 0$ .

### 4.3 La dinámica temporal II, $I_a > 0$

Uno de los comportamientos dinámicos más interesantes que surgen del análisis del sistema de (FN) en condiciones de fijación de voltaje, se da cuando se permite la aplicación de una corriente positiva, debido a que los resultados experimentales coinciden con lo que más adelante se encuentre gracias al estudio de las ecuaciones asociadas.

En esta sección consideramos el sistema (4.2) permitiendo la aplicación de una corriente positiva  $I_a$ , por lo que aquél toma la forma:

$$\frac{du}{dt} = f(u) - w + I_a \quad (4.4a)$$

$$\frac{dw}{dt} = bu - \gamma w \quad (4.4b)$$

Suponer que hay una corriente aplicada  $I_a > 0$ , tiene el efecto geométrico de trasladar verticalmente la gráfica de la ceroclina horizontal  $w_1$  en  $I_a$  unidades hacia el semi-eje vertical positivo. Las distintas posibilidades se muestran en la Figura 4.8.

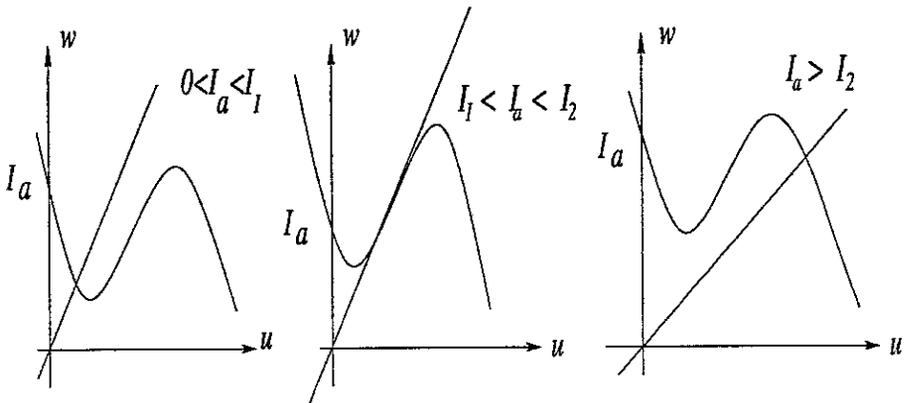


Figura 4.8: Ceroclinas de (4.4) para diferentes valores de  $I_a$ .

Enseguida establecemos una cota para los parámetros a fin de que el sistema (4.4) tenga un único punto de equilibrio.

### 4.3.1 Una cota para los parámetros

Igual que como lo hicimos para el caso de fijación de voltaje (véase la Sección 4.2.1), para el sistema (4.4), se puede acotar la búsqueda del comportamiento que nos interesa a través de la consideración fisiológica, de que el axón sólo tiene un estado de reposo. Se puede entonces probar la siguiente proposición:

**Proposición 4.3.1.** *Para cada valor constante  $I^*$  de  $I_a$ , el sistema (4.4) tiene un único punto de equilibrio si,*

$$\gamma < \frac{3b}{(1-a+a^2)}. \quad (4.5)$$

*Demostración.* Consideremos las ceroclinas  $w_1$  y  $w_2$ , una condición geométrica para asegurar sólo una intersección de la gráfica de éstas, sería que para cada valor constante  $I^*$ , de  $I_a$  en (4.4), las derivadas  $w'_1(u)$  y  $w'_2(u)$  satisfagan la desigualdad  $w'_1(u) < w'_2(u)$  para toda  $u$ , es decir

$$f'(u) < \frac{b}{\gamma},$$

o bien

$$-3u^2 - 2u(a+1) - a < \frac{b}{\gamma}.$$

Esta desigualdad define una región en el plano, pero nos interesa que la condición se cumpla en toda nuestra región de interés, por lo que de las  $u$  tales que:

$$-3u^2 - 2(a+1)u - a - \frac{b}{\gamma} = 0,$$

i. e. si

$$u_{1,2} = \frac{2(a+1) \pm \sqrt{(2(a+1))^2 - 4(-3)(-a - \frac{b}{\gamma})}}{2(-3)},$$

$$v_{1,2} = \frac{(a+1) \pm \sqrt{a^2 - a + 1 - 3\frac{b}{\gamma}}}{-3},$$

como requerimos sólo raíces reales, la condición será

$$a^2 - a + 1 - 3\frac{b}{\gamma} < 0,$$

que es equivalente a

$$\gamma < \frac{3b}{(1-a+a^2)}.$$

■

Hagámos el análisis local para este caso.

### 4.3.2 Análisis local

Denotemos por  $(u_{I_a}, w_{I_a})$  al punto de equilibrio de (4.4). Aunque éste depende de todos los parámetros que aparecen en (4.4), esta notación hace explícita la dependencia de  $I_a$ .

Primero obtenemos la aproximación lineal del sistema (4.4) para todo punto del plano fase  $(u_0, w_0)$ :

$$\begin{aligned} u' &= f'(u_0)u - w \\ w' &= bu - \gamma w \end{aligned}$$

Para determinar el retrato fase de (4.4) en vecindades de  $(u_{I_a}, w_{I_a})$ , consideremos la matriz de Jacobi

$$J(u_{I_a}, w_{I_a}) = \begin{bmatrix} f'(u_{I_a}) & -1 \\ b & -\gamma \end{bmatrix},$$

cuyos valores propios son:

$$\begin{aligned} \lambda_1, \lambda_2 &= \frac{(f'(u_{I_a}) - \gamma) \pm \sqrt{(f'(u_{I_a}) - \gamma)^2 - 4(b - \gamma f'(u_{I_a}))}}{2} \\ &= \frac{(f'(u_{I_a}) - \gamma) \pm \sqrt{(f'(u_{I_a}) + \gamma)^2 - 4b}}{2} \end{aligned}$$

por lo que la estabilidad local del equilibrio la determina el signo del término  $(f'(u_{I_a}) - \gamma)$  de la siguiente manera:

- Asintóticamente estable, si  $[f'(u_{I_a}) - \gamma] < 0$  con  $[b - \gamma f'(u_{I_a})] > 0$ ,
- Inestable, si  $[f'(u_{I_a}) - \gamma]$  con  $[b - \gamma f'(u_{I_a})] > 0$ ,
- Centro si  $[f'(u_{I_a}) - \gamma] = 0$  con  $[b - \gamma f'(u_{I_a})] > 0$

Usando las abscisas de los puntos en los que  $f$  alcanza su mínimo y su máximo, puede también caracterizarse la estabilidad del equilibrio. Ésta tiene la ventaja de que se puede visualizar rápidamente y se expresa en términos de  $f'(u_{I_a})$  y de la diferencia  $[f'(u_{I_a}) - \gamma]$ .

El mínimo y el máximo de  $f$  se alcanzan en

$$u_{min} = \frac{(a+1) - \sqrt{(a+1)^2 - 3a}}{3} \quad \text{y} \quad u_{max} = \frac{(a+1) + \sqrt{(a+1)^2 - 3a}}{3},$$

respectivamente. Luego, tenemos que:

$$\text{Si } u_{I_a} < u_{min} \Rightarrow f'(u_{I_a}) < 0, \quad (u_{I_a}, w_{I_a}) \text{ es loc. estable}$$

$$\text{Si } u_{min} \leq u_{I_a} \leq u_{max} \Rightarrow f'(u_{I_a}) \geq 0 \quad (u_{I_a}, w_{I_a}) \text{ será:}$$

loc. estable si  $(f'(u_{I_a}) - \gamma) < 0$ ,  
un centro si  $f'(u_{I_a}) - \gamma = 0$   
inestable si  $(f'(u_{I_a}) - \gamma) > 0$

$$\text{Si } u_{I_a} > u_{max} \Rightarrow f'(u_{I_a}) < 0 \quad (u_{I_a}, w_{I_a}) \text{ es loc. estable}$$

Concluimos esta parte señalando que, dependiendo del signo de  $(f'(u_{I_a}) - \gamma)$ , se puede probar que existen dos valores,  $I_1$  e  $I_2$ , de la corriente  $I_a$  con  $0 < I_1 < I_2$  para los que el equilibrio  $(u_{I_a}, w_{I_a})$ :

- Es estable localmente para las  $I_a$  que satisfacen  $0 \leq I_a < I_1$  o  $I_a > I_2$ ,
- Es inestable para los valores de  $I_a$  en el intervalo  $(I_1, I_2)$ .

Este comportamiento se ilustra en la Figura 4.9.

Véase [52] para mayor referencia, el trabajo completo sobre estos rangos se debe a Troy.

### 4.3.3 Análisis global

Debido a la cantidad de parámetros que aparecen en el sistema (4.4), el análisis de su dinámica global es un tanto engorroso. Por esta razón, aquí nos restringimos a hacer sólo una descripción a grandes rasgos de los resultados globales proporcionando las referencias en las que se hace el análisis detallado.

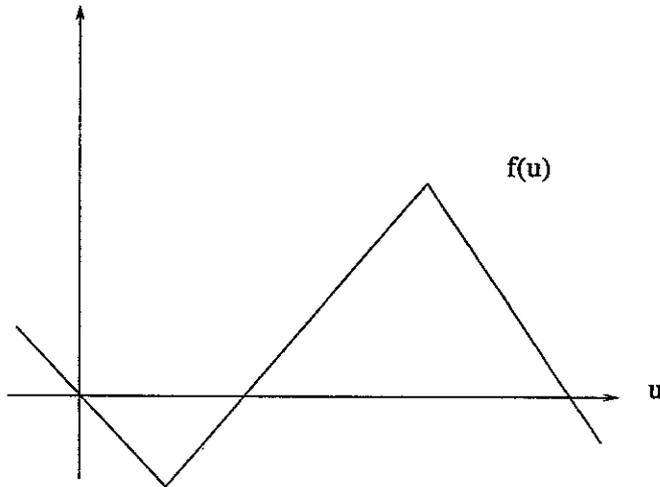


Figura 4.11: Aproximación lineal a trozos de  $f$ .

$$f(u) = \begin{cases} -u & \text{para } u < \frac{a}{2} \\ u - a & \text{para } \frac{a}{2} < u < \frac{1+a}{2} \\ 1 - u & \text{para } u > \frac{1+a}{2} \end{cases}$$

Otra forma de hacer la aproximación lineal a trozos, es usar las coordenadas del máximo y del mínimo de  $f$ , junto con los puntos donde su gráfica intersecta los ejes coordenados para aproximar la ceroclina horizontal del sistema (4.4) por funciones lineales.

Las abscisa del mínimo y del máximo son:

$$u_{min} = \frac{(a+1) - \sqrt{(a+1)^2 - 3a}}{3} \quad \text{y} \quad u_{max} = \frac{(a+1) + \sqrt{(a+1)^2 - 3a}}{3},$$

respectivamente. Mientras que las ordenadas son

$$w_1(u_{min}) = u_{min}(1 - u_{min})(u_{min} - a) + I_a,$$

y

$$w_1(u_{max}) = u_{max}(1 - u_{max})(u_{max} - a) + I_a.$$

La ecuación de las rectas, así como las condiciones sobre los parámetros para las intersecciones quedan en términos de  $u_{min}$ ,  $u_{max}$ ,  $w_1(u_{min})$ ,  $w_1(u_{max})$  e  $I_a$ . Lo anterior hace tedioso el estudio. Sin embargo, los resultados se pueden también expresar en términos del ángulo  $\theta$  donde

$$\theta = \tan^{-1} \left[ \frac{w_1(u_{max}) - w_1(u_{min})}{u_{max} - u_{min}} \right].$$

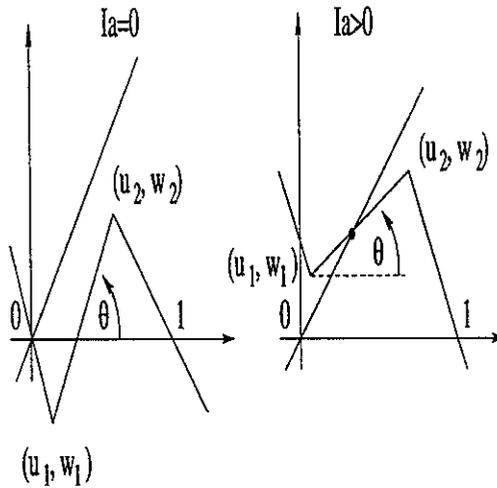


Figura 4.12: Ceroclinas para la aproximación lineal a trozos del modelo de (FN), (a) Con  $I_a = 0$ . (b) Con  $I_a > 0$ .

Una condición necesaria para las oscilaciones asociadas al ciclo límite para el modelo lineal a trozos, es:

$$\tan \theta = \frac{w_1(u_{max}) - w_1(u_{min})}{u_{max} - u_{min}} < \frac{b}{\gamma}.$$

Se ha probado, que este modelo puede presentar también ciclos límite, si se aplica una corriente  $I_a$  en un rango apropiado  $I_1 < I_a < I_2$ . La bifurcación donde sucede esto al aumentar  $I_a$  es de nuevo la bifurcación de Hopf.

Rinzel [55], [56] consideró el caso  $\gamma = 0$ , obteniendo resultados analíticos de existencia de pulsos viajeros y ondas periódicas. El enfoque de considerar

la aproximación lineal a trozos del modelo se ha usado también al analizar la dinámica espacio-temporal (véase la Sección 4.4.3).

## 4.4 Los impulsos viajando

Quitaremos ahora la restricción de haber fijado espacialmente el voltaje. La inclusión de la variable espacial, además de volver al sistema de ecuaciones diferenciales un modelo más realista, aumenta la riqueza dinámica.

El sistema (4.1) ha sido motivo de muchos estudios teóricos en los que se han usado enfoques y herramientas muy diversas. De hecho, los análisis han mostrado la existencia de soluciones que no se habían encontrado experimentalmente. Este es un sistema en el que la teoría ha ido por delante de la experimentación.

En esta sección describimos algunos de los enfoques que se han propuesto para estudiar el sistema (4.1), mencionamos algunos resultados que surgen al estudiar la existencia de trayectorias homoclínicas. Señalamos además, que el modelo lineal a trozos (resultado de aproximar a  $f$  a través de funciones lineales a trozos), también ha sido profusamente usado.

### 4.4.1 Una cota para la velocidad cuando $I_a = 0$

En esta sección demostramos un resultado análogo al que encontramos para la ecuación de Nagumo (véase Capítulo 3 Sección 3.2.4). Aquél nos dará una cota inferior para la velocidad de las supuestas s.t.o.v de sistema (4.1).

Así, supongamos que existe  $c > 0$  tal que

$$u(x, t) = \phi(x - ct), \quad w(x, t) = \psi(x - ct) \quad (4.6)$$

es solución de (4.1) con  $I_a = 0$ . Luego, de la misma forma que hicimos para la ecuación de Nagumo en el capítulo anterior al sustituir (4.6) en (4.1) se llega a que  $\phi$  y  $\psi$  satisfacen las ecuaciones:

$$-c\phi' = \phi'' + \phi(1 - \phi)(\phi - a) + \psi \quad (4.7a)$$

$$-c\psi' = b\phi - \gamma\psi \quad (4.7b)$$

Sea  $v = \phi'$ , entonces este par de ecuaciones se transforma en el sistema

$$\phi' = v \quad (4.8a)$$

$$v' = -cv - \phi(1 - \phi)(\phi - a) - \psi \quad (4.8b)$$

$$\psi' = -\frac{b}{c}\phi + \frac{\gamma}{c}\psi \quad (4.8c)$$

Dado que estamos interesados en la trayectoria homoclínica de este sistema que “sale” del origen y “regresa” a él, entonces las condiciones que tal trayectoria ha de satisfacer son

$$(\phi, v, \psi) \longrightarrow (0, 0, 0) \quad (4.9)$$

cuando  $\xi \rightarrow \pm\infty$ .

Esta condición refleja el estado de reposo del axón antes y después de un estímulo.

El siguiente resultado se puede demostrar.

**Proposición 4.4.1.** *Si el sistema (4.8) tiene una trayectoria homoclínica que satisface las condiciones (4.9), será para valores de  $c$  tales que  $c^2 > \gamma$ .*

*Demostración.* Multipliquemos (4.7a) y (4.7b) por  $\phi$  y  $\psi$ , respectivamente. Después integramos respecto a  $\xi$  desde  $-\infty$  hasta  $\infty$  y usemos las condiciones de frontera (4.9). El resultado es el par de igualdades

$$\int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d\phi}{d\xi} \right)^2 d\xi = \int_{-\infty}^{\infty} \phi^2(1 - \phi)(\phi - a)d\xi - \int_{-\infty}^{\infty} \phi\psi d\xi. \quad (4.10)$$

$$\gamma \int_{-\infty}^{\infty} \psi^2 d\xi = b \int_{-\infty}^{\infty} \phi\psi d\xi \quad (4.11)$$

Si ahora repetimos un procedimiento similar, pero multiplicando (4.7a) y (4.7b) por  $\phi'$  y  $\psi'$ , respectivamente, llegamos a

$$-c \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d\phi}{d\xi} \right)^2 d\xi + \int_{-\infty}^{\infty} \phi' \psi d\xi = 0 \quad (4.12)$$

$$c \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d\psi}{d\xi} \right)^2 d\xi + b \int_{-\infty}^{\infty} \phi \psi' d\xi = 0 \quad (4.13)$$

Por otro lado, de la regla para derivar el producto de dos funciones y de las condiciones de frontera (4.9) se sigue

$$\int_{-\infty}^{\infty} \phi \psi' d\xi + \int_{-\infty}^{\infty} \phi' \psi d\xi = 0. \quad (4.14)$$

Si sumamos término a término (4.12) y (4.13) y usamos la última igualdad, llegamos a

$$b \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d\phi}{d\xi} \right)^2 d\xi = \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d\psi}{d\xi} \right)^2 d\xi. \quad (4.15)$$

Al multiplicar ambos lados de (4.7b) por  $\phi$  e integrar con respecto a  $\xi$  desde  $-\infty$  hasta  $\infty$ , obtenemos

$$b \int_{-\infty}^{\infty} \phi^2 d\xi = -c \int_{-\infty}^{\infty} \phi \psi' d\xi + \gamma \int_{-\infty}^{\infty} \phi \psi d\xi. \quad (4.16)$$

De ésta pueden eliminarse las integrales de  $\psi\phi$  y  $\phi\psi'$  usando (4.10), (4.13) y (4.15). Así, la última igualdad se reescribe como

$$b \int_{-\infty}^{\infty} \phi^2 d\xi = \frac{c^2 - \gamma}{b} \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d\psi}{d\xi} \right)^2 d\xi + \gamma \int_{-\infty}^{\infty} \phi^2 (1 - \phi)(\phi - a) d\xi \quad (4.17)$$

la cual puede re-arreglarse notando que:

$$\frac{b}{\gamma} - (1 - u)(u - a) = \left( u - \frac{1}{2}(1 + a) \right)^2 + \frac{b}{\gamma} - \frac{1}{4}(1 - a)^2. \quad (4.18)$$

El resultado que se obtiene es

$$\int_{-\infty}^{\infty} \phi^2 \left( \frac{b}{\gamma} - (1 - \phi)(\phi - a) \right) d\xi = \frac{c^2 - \gamma}{b\gamma} \int_{-\infty}^{\infty} \left( \frac{d\psi}{d\xi} \right)^2 d\xi \quad (4.19)$$

De la condición de los parámetros (4.3),

$$(1 - a)^2 < \frac{4b}{\gamma},$$

concluimos que todos los términos bajo la integral de la izquierda en (4.20) son positivos y como el de la derecha lo es, esto obliga que  $(c^2 - \gamma) > 0$ . Con lo cual terminamos la demostración. ■

4.4.2 Caso  $b$  y  $\gamma$  pequeños

Una de las estrategias que se han sugerido para estudiar el sistema (4.1) y que ha mostrado simplificar los análisis, a la vez que mantiene las características esenciales del modelo original, es la de hacer énfasis en las escalas de tiempo a la que cambian las variables que en él aparecen. En esta sección consideremos la ecuación (4.1) con  $b$  y  $\gamma$  dados como:

$$b = \varepsilon L, \quad \gamma = \varepsilon \mu,$$

donde  $\varepsilon$  es un parámetro pequeño que satisface  $0 < \varepsilon \ll 1$ . En estos términos (4.1) se convierte en:

$$u_t = u_{xx} + f(u) - w \quad (4.20a)$$

$$w_t = \varepsilon(Lu - \mu w) \quad (4.20b)$$

Este formato para el sistema junto con el hecho de ser  $\varepsilon$  pequeño, sugiere el uso de *Teoría de Perturbaciones* para estudiar el efecto que aquél tiene en la dinámica.

En la situación límite, *i. e.*  $\varepsilon \rightarrow 0$ , la última ecuación dice que  $w$  es aproximadamente una constante, digamos  $A$ . Entonces sólo consideramos la ecuación para  $u$  en (4.20), que se transforma en:

$$u_t = Du_{xx} + f(u) - A, \quad f(u) = u(u - a)(u - 1) \quad (4.21)$$

que tiene las propiedades cualitativas de la ecuación (3.6), que analizamos en la sección 3.3 del capítulo 3.

Ya sin considerar el caso límite, el parámetro  $\varepsilon$  impone a la dinámica un comportamiento particular. Hace que la variable  $w$  cambie muy rápido con respecto a la variable  $u$ .

Al usar teoría de perturbaciones, lo que se suele hacer es una analogía con lo que mencionábamos en la Sección 4.2.2, donde en ciertos momentos la solución permanece cerca de la rama "interna" de la  $u$ -ceroclina con rápidas transiciones entre las otras ramas. Para mayor referencia, ver figuras 4.5 y 4.6.

Al principio del potencial de acción una de las variables cambia muy rápido y se supone entonces que el cambio en el tiempo que presenta es casi nulo con respecto al de la otra variable y entonces se estudia la dinámica de

la variable lenta, pero en otro momento, es importante el cambio rápido de la variable  $w$ , por lo que ahí se estudian las ecuaciones:

$$u_t = 0, \quad w_t = \varepsilon(Lu - \mu w).$$

Como la ecuación  $u_t = 0$  tiene tres soluciones para  $u$  como función de  $w$ , entonces las ecuaciones anteriores se reducen a

$$\frac{\partial w}{\partial t} = G_{\pm}(w).$$

La dinámica asociada en términos de estas consideraciones se ilustra en la Figura 4.13.

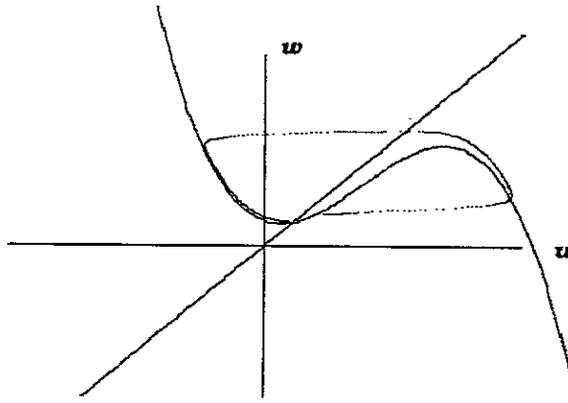


Figura 4.13: Dinámica rápida.

De la Figura 4.13, podemos indentificar cuatro regiones de la trayectoria, dos de ellos pertenecen a la región de cambio rápido para la variable  $w$ , en los casos donde no se está en estas regiones de cambio rápido, llamadas de excitación y recuperación, deben hacerse otras consideraciones y el sistema toma otra forma. Estas fases corresponden a  $u = u_+(w)$  y  $u = u_-(w)$ , respectivamente.

El pulso viajero consiste entonces de una fase de excitación, un salto rápido hacia la fase de recuperación y de nuevo un salto rápido hacia abajo,

que lo regresa al reposo. De hecho, se puede calcular la duración de dichas fases,

$$T_e = \int_{w_+}^{w_-} \frac{dw}{G^+(w)}, \quad T_a = \int_{w_-}^{w_0} \frac{dw}{G^-(w)},$$

donde  $w_-, w_0$  y  $w_+$  corresponden a los cambios en la dinámica de  $v = v_-(w)$ ,  $v = v_0(w)$  y  $v = v_+(w)$ .

Otro enfoque para estudiar el sistema (4.20) está dado en la sección 4.5.

### 4.4.3 Impulsos viajeros en el modelo lineal a trozos

Como sucede en el análisis de la dinámica temporal, es posible estudiar el comportamiento de las ecuaciones no lineales (4.1) a través del enfoque introducido por McKean, en esta sección mostramos como para una aproximación de la función  $f$  podemos encontrar soluciones explícitas.

Consideraremos un caso particular del sistema (4.1):

$$u_t = u_{xx} + f(u, w) \quad (4.22a)$$

$$w_t = g(u, w) \quad (4.22b)$$

en el que  $f$  se aproxima por funciones lineales. Es decir,

$$f(u, w) = H(u - a) - u - w$$

$$g(u, w) = u$$

donde

$$H(u - a) = \begin{cases} 0 & \text{si } u < a \\ 1 & \text{si } u \geq a \end{cases}$$

Lo que nos interesa es buscar una onda viajera de tipo impulso como el que se muestra en la Figura 4.14:

Escribimos (4.22) en coordenadas viajeras, definiendo la variable de onda  $\xi = x - ct$ , es decir, supongamos que existe  $c > 0$  tal que

$$u(x, t) = \phi(x - ct), \quad w(x, t) = \psi(x - ct) \quad (4.23)$$

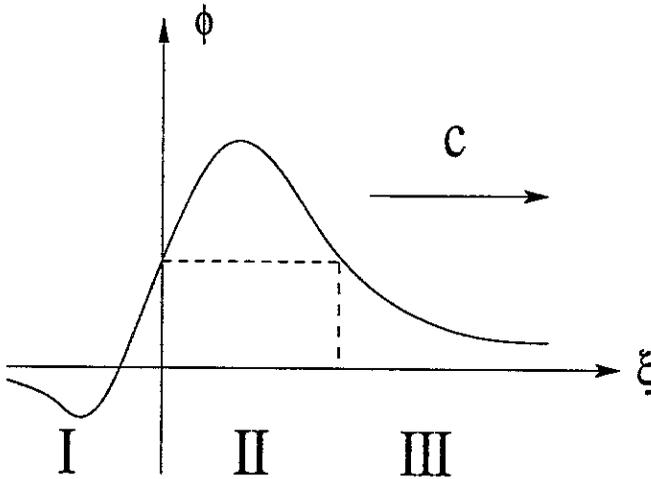


Figura 4.14: Un pulso viajero.

es solución de (4.22). Luego, al substituir (4.23) en (4.22) se llega a que  $\phi$  y  $\psi$  satisfacen:

$$-c\phi' = \phi'' + f(\phi, \psi) \quad (4.24)$$

$$-c\psi' = g(\phi, \psi) \quad (4.25)$$

esto es,

$$\phi_{\xi\xi} + c\phi_{\xi} + f(\phi, \psi) = 0 \quad (4.26a)$$

$$c\psi_{\xi} + g(\phi, \psi) = 0 \quad (4.26b)$$

La posición de la onda a lo largo del eje  $\xi$  está dada fijando  $u(\xi_1) = \phi(\xi_1)$ . Aquí consideraremos  $u(0) = \phi(0) = \phi(\xi_1) = a$ .

Nótese que  $u = \phi = a$  es un lugar particular por que debido a la definición de la aproximación de la función  $f$ , se tiene ahí una discontinuidad.

Denotemos por

I : la región donde  $\xi < 0$

II : la región donde  $0 < \xi < \xi_1$

III : la región donde  $\xi_1 < \xi$

En cada una de estas regiones las ecuaciones diferenciales son lineales por lo que pueden ser resueltas si imponemos las condiciones de que  $\phi$  y  $\psi$  sean continuas en  $\xi = 0$  y  $\xi = \xi_1$  y además  $\phi$  tenga ahí derivada continua.

En las regiones I y III,  $u < a$ , por lo que (4.26) se reduce a:

$$\phi_{\xi\xi} + c\phi_{\xi} - \phi - \psi = 0 \quad (4.27a)$$

$$c\psi_{\xi} + \phi = 0 \quad (4.27b)$$

cuyas soluciones pueden proponerse de la forma  $\phi(\xi) = Ae^{\lambda\xi}$ ,  $\psi(\xi) = Be^{\lambda\xi}$  donde las constantes  $A$  y  $B$  deben satisfacer

$$\begin{pmatrix} \lambda^2 + c\lambda - 1 & -1 \\ 1 & c\lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

y donde,  $\lambda$  debe ser raíz del polinomio característico:

$$\lambda^3 + c\lambda^2 - \lambda + \frac{1}{c} = 0. \quad (4.28)$$

Usando la regla de los signos de Descartes<sup>3</sup>, (4.28) tiene exactamente una raíz negativa  $\lambda_1$  y las partes reales de las otras dos,  $\lambda_2$  y  $\lambda_3$ , son positivas.

En la región II, la ecuación diferencial es,

$$\phi_{\xi\xi} + c\phi_{\xi} + 1 - \phi - \psi = 0 \quad (4.29a)$$

$$c\psi_{\xi} + \phi = 0 \quad (4.29b)$$

Una solución particular del sistema no-homogéneo es  $\psi = 1$ ,  $\phi = 0$ ; mientras que la solución del sistema homogéneo puede proponerse como una suma de exponenciales de la forma  $e^{\lambda_i\xi}$ .

<sup>3</sup>Considere el polinomio  $P(\lambda) = \lambda^3 + a_2\lambda^2 - a_1\lambda + a_0 = 0$ ,  $a_i \in \mathbb{R}$ . Hay 2 cambios de signo en la sucesión de coeficientes, entonces hay 2 ó 0 raíces positivas. Haciendo el cambio de variable  $\lambda = -\omega$ , el polinomio tiene un cambio de signo, entonces hay a lo más una raíz negativa.

Como queremos que la solución se aproxime a cero en  $\xi \rightarrow \pm\infty$ , podemos representar el impulso con la exponencial  $e^{\lambda_1\xi}$  para  $\xi$  grande y positiva, la suma de las dos exponenciales  $e^{\lambda_2\xi}$  y  $e^{\lambda_3\xi}$  para  $\xi$  grande y negativa, y la suma de las tres exponenciales para el rango de  $\xi$  para el cual  $u(\xi) = \phi(\xi) > a$ .

Tomamos,  $\phi = -c\psi_\xi$  con,

$$\psi(\xi) = \begin{cases} Ae^{\lambda_1\xi} & \text{para } \xi \geq \xi_1 \\ 1 + \sum_{i=1}^3 B_i e^{\lambda_i\xi} & \text{para } 0 \leq \xi \leq \xi_1 \\ \sum_{i=2}^3 C_i e^{\lambda_i\xi} & \text{para } \xi \leq 0 \end{cases}$$

Ahora, queremos que  $\psi(\xi)$ ,  $\phi(\xi)$  y  $\phi_\xi(\xi)$  sean continuas en  $\xi = 0, \xi_1$  y que  $u(0) = \phi(0) = \phi(\xi) = a$ . Esto es, que coincidan en  $\xi = 0$  y  $\xi = \xi_1$ . Esto determina ecuaciones trascendentes escalares para los parámetros, que pueden ser resueltas para  $\xi$ , lo que se usa para determinar  $c$  en términos de  $a$ . También se puede tratar a  $c$  como conocida y encontrar  $a$  para cada  $c$  dada.

Debido a que este enfoque permite encontrar soluciones explícitas, se han obtenido diversos resultados importantes, se han encontrado por ejemplo para el caso  $\gamma = 0$ , pulsos y trenes de onda periódicos[55].

Existe otra propuesta de un modelo lineal a trozos introducida por Puschino. Por su parte, Peskin ha considerado también otro caso [54], donde en particular ha encontrado resultados que relacionan las condiciones de fronteras y la velocidad de propagación.

## 4.5 La dinámica y los impulsos

Demostrar la existencia de soluciones de tipo impulso para el sistema de FitzHugh-Nagumo no es algo sencillo. En esta sección intentaremos hacer un bosquejo de la prueba para un caso que se ha considerado ampliamente:  $b$  y  $\gamma$  pequeños (Ver sección 4.4.2), que además hace explícito el uso del parámetro pequeño  $\varepsilon$ , típicamente presente en sistemas excitables en general (Ver Capítulo 5, Sección 5.3). Aunque hay principalmente dos enfoques para demostrar la existencia de este impulso, usaremos el propuesto por Hastings. El otro involucra la construcción de paralelepípedos alrededor de la trayectoria que buscamos y que pueden ser contraídos homotópicamente, fué propuesto por Smoller y Conley. Éstos paralelepípedos se llaman bloques aislantes. Este enfoque fué usado por G. Flores [18] y Durand [7] y tiene la ventaja que además permite abordar el problema de la estabilidad.

Al considerar el parámetro pequeño  $\varepsilon$  buscamos entonces soluciones del sistema (4.20), que tengan la forma (4.6) y que satisfagan las condiciones de frontera (4.9). Para lo cual usaremos el sistema escrito en coordenadas de la onda viajera:

$$\phi' = v \quad (4.30a)$$

$$v' = -cv - \phi(1 - \phi)(\phi - a) - \psi \quad (4.30b)$$

$$\psi' = -\frac{\varepsilon}{c}(L\phi - \mu\psi) \quad (4.30c)$$

### 4.5.1 Análisis local

Si el sistema (4.30) se linealiza alrededor del punto de equilibrio  $(0, 0, 0)$ , se obtiene

$$\mathbf{X}' = J_c \mathbf{X} \quad (4.31)$$

donde

$$\mathbf{X} = \begin{bmatrix} \phi \\ v \\ \psi \end{bmatrix}, \quad J_c = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 \\ a & -c & -1 \\ -(\frac{\varepsilon L}{c}) & 0 & \frac{\varepsilon \mu}{c} \end{bmatrix}$$

y  $'$  denota la derivada respecto a  $\xi$ . El polinomio característico de la matriz de Jacobi  $J_c$  es

$$p(\lambda) = \lambda^3 + \lambda^2(c - \frac{\varepsilon \mu}{c}) - \lambda(\varepsilon \mu + a) - \frac{\varepsilon}{c}(a\mu - L) \quad (4.32)$$

**Lema 4.5.1.** *Si  $a\mu > L$ ,  $p(\lambda)$  tiene una raíz positiva real, las otras dos raíces o son un par complejo conjugado con parte real negativa o, si son reales son negativas*

*Demostración.* Sean  $\lambda_{1,2,3}$  las raíces de (4.32), sabemos que:

$$\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3 = -(c - \frac{\varepsilon \mu}{c}) \quad (4.33a)$$

$$\lambda_1 \lambda_2 + \lambda_1 \lambda_3 + \lambda_2 \lambda_3 = -(\varepsilon \mu + a) \quad (4.33b)$$

$$\lambda_1 \lambda_2 \lambda_3 = \frac{\varepsilon}{c}(a\mu - L) \quad (4.33c)$$

Como  $p(\lambda)$  es un polinomio cúbico, sea  $\lambda_1$  la raíz real. Si  $\lambda_1, \lambda_2$  son complejas, entonces

$$\lambda_1 \lambda_2 = |\lambda_2|^2$$

De (4.33c) se tendría que:

$$\lambda_1 |\lambda_2|^2 > 0$$

si  $a\mu > L$ . Entonces,  $\lambda_1$  es positiva.

De (4.33b) se tiene que:

$$\lambda_1(\lambda_2 + \lambda_3) = -\lambda_2\lambda_3 - (\varepsilon\mu + a) < 0$$

de donde  $2\text{Re}(\lambda_2) = \lambda_2 + \lambda_3 < 0$ . Entonces  $\text{Re}(\lambda_1) = \text{Re}(\lambda_2) < 0$ .

Si las raíces son todas reales entonces de (4.33c) se sigue que una es positiva y las otras dos negativas si  $a\mu > L$ . ■

La condición  $a\mu > L$ , puede deducirse a través de otra cota que ya habíamos impuesto, (4.3). Condiciones análogas a esta restricción sobre los parámetros, han sido indentificadas por varios autores [11] y [12].

Dado que el punto de equilibrio  $(0, 0, 0)$  es hiperbólico, entonces la dinámica local del sistema no lineal (4.30) está dada por el sistema lineal que lo aproxima. Más aún, en vista de lo anterior, el sistema (4.30) tiene una variedad:

1. Inestable,  $W_c^u(P_0)$ , de dimensión uno cuya aproximación local (por ser tangente a ella en el equilibrio) es la recta que pasa por el origen y es paralela al vector propio asociado al valor propio real positivo,
2. Estable,  $W_c^s(P_0)$ , de dimensión dos cuya aproximación (por ser tangente a ella en el origen) local es el plano que, pasando por el origen, es generado por los vectores propios asociados a los valores propios con parte real negativa.

La Figura 4.15a) ilustra la dinámica lineal; mientras que la Figura 4.15b) "sugiere" la correspondiente dinámica no lineal local.

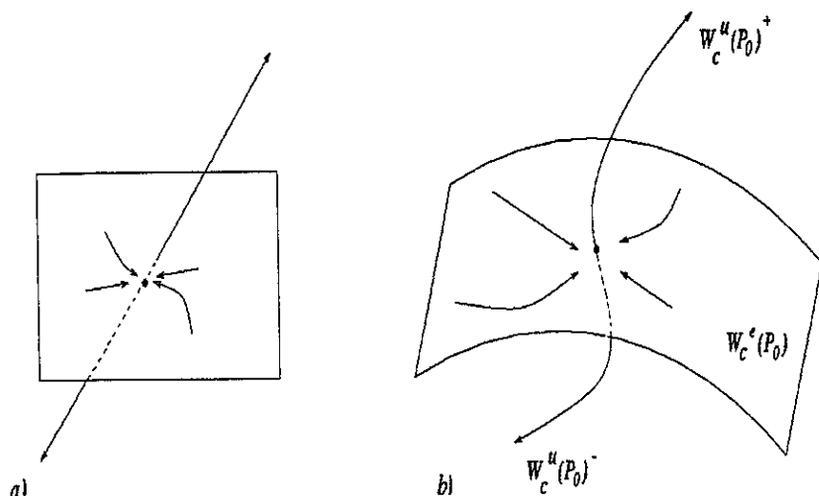


Figura 4.15: Retrato fase local de (4.31): a) Dinámica lineal. b) Bosquejo de la dinámica no lineal local.

## 4.5.2 Sobre la dinámica global

La demostración completa sobre la existencia de impulsos para el sistema (4.30) no es simple, sin embargo, intentaremos dar un bosquejo de la demostración para lo cual, como hemos comentado, seguimos el enfoque de Hastings [26], [27], [28], [29] y [30]. En esta serie de artículos se consideran varios casos ( el caso reducido  $\psi = \psi' = 0$  y más ampliamente el caso  $\mu = 0$  ) y se analizan diversos tipos de soluciones, desde una sola órbita homoclínica hasta un tren infinito de impulsos.

Usando la información local dada antes y el Teorema de la Variedad Central (véase el Apéndice D), se puede demostrar (véase [30]) el siguiente lema:

**Lema 4.5.2.** *Sobre el sistema (4.30),*

- Tiene una variedad inestable de dimensión uno  $W_c^u(P_0)$  y una variedad estable de dimensión dos  $W_c^s(P_0)$ .*
- $W_c^u(P_0)$  tiene dos componentes:  $W_c^u(P_0)^+$  que apunta en la dirección positiva del primer octante y  $W_c^u(P_0)^-$  apunta en dirección negativa del mismo.*

- c) Las regiones  $E^- = \{(\phi, v, \psi) \mid v < 0, \phi' < 0, v' < 0, \psi' < 0\}$  y  $E^+ = \{(\phi, v, \psi) \mid v > 0, \phi > 1, v' > 0, \psi' > 0\}$  son positivamente invariantes.

La parte a) es una aplicación directa del Teorema de la Variedad Central, la parte b) se tiene gracias a que el valor propio  $\lambda_1 > 0$  y se puede probar que las componentes del vector propio asociado son positivas.

Para estudiar (4.30), consideremos la curva  $\xi \rightarrow (\phi(\xi), v(\xi), \psi(\xi))$  en  $\mathbb{R}^3$  definida por las soluciones  $(\phi, v, \psi)$ . Lo relevante del Lema 4.5.2 es lo siguiente:

- Los octantes positivo y negativo, son positivamente invariantes del sistema,
- Hay una variedad dos-dimensional  $W_c^s(P_0)$ , que contiene al  $\mathbf{0}$  en su interior, tal que si  $\mathbf{x}(\xi) = (\phi(\xi), v(\xi), \psi(\xi))$  es una solución de (4.30) con  $\mathbf{x}(\xi_0) \in W_c^s(P_0)$  para algún  $\xi_0$ , entonces  $\mathbf{x}(\xi) \in W_c^s(P_0) \forall \xi \geq \xi_0$ , y  $\mathbf{x}(\infty) = \mathbf{0}$ .
- Hay también una variedad uni-dimensional  $W_c^u(P_0)$ , que contiene al  $\mathbf{0}$ , tal que si  $\mathbf{x}(\xi_0) \in W_c^u(P_0)$  para algún  $\xi_0$ , entonces  $\mathbf{x}(-\infty) = \mathbf{0}$ .

Entonces, si una trayectoria homoclínica del sistema existe, debe dejar el origen por la variedad inestable y regresar a él por la variedad estable. El único candidato posible para ser la trayectoria homoclínica del sistema, es la que deja el origen por la rama inestable y entra al octante positivo.

Nuestro problema (como en el caso de la ecuación de Nagumo) se reduce a demostrar la existencia de un valor de  $c$  de modo que si  $\mathbf{x}(0)$  está en la rama  $W_c^u(P_0)^+$  entonces  $\mathbf{x}(\xi)$  existe para  $-\infty < \xi < \infty$  e interseca a  $W_c^s(P_0)$  para  $\xi$  grande. Para tal solución, se tiene que  $\mathbf{x}(\infty) = \mathbf{0}$ , entonces esta es la trayectoria homoclínica que buscamos. En efecto, supóngase que para algún valor,  $c^*$ , de  $c$  el sistema (4.30) tiene una trayectoria homoclínica,  $(\phi_{c^*}(\xi), v_{c^*}(\xi), \psi_{c^*}(\xi))$ , que satisface las características deseadas, entonces  $\phi_{c^*}(\xi)$  representa el voltaje de membrana,  $v_{c^*}(\xi)$  da la velocidad con la que éste cambia y  $\psi_{c^*}(\xi)$  es la otra variable  $w$  que aparece en (4.30).

Otra hipótesis adicional para asegurar la existencia de este impulso es que  $0 < a < \frac{1}{2}$  condición que, por lo demás, ya la habíamos impuesto antes (véase condición (3.15)). De hecho, se puede demostrar el siguiente Lema (véase [30]).

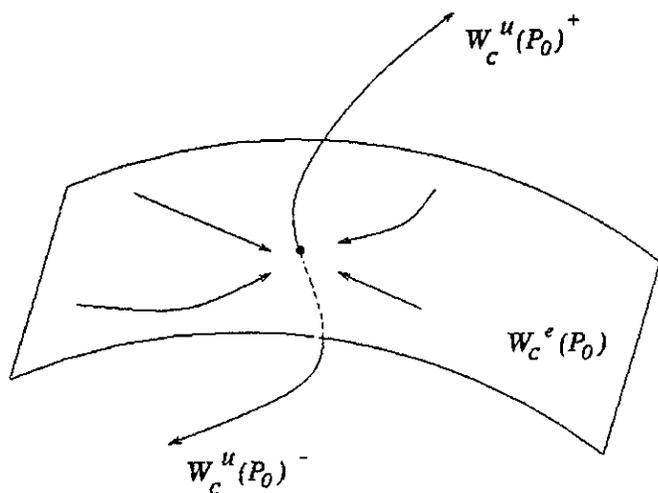


Figura 4.16: Variedades estables e inestables de (4.31).

**Lema 4.5.3.** Si  $\frac{1}{2} \leq a < 1$ , entonces todas las soluciones no constantes que intersectan la variedad inestable  $W_c^u(P_0)$  son no acotadas.

Este resultado sin duda es importante ya que, aunque aún no sepamos si la trayectoria homoclínica existe, sí sabemos por donde no buscarla.

Continuando con el esbozo de la prueba de la existencia de una trayectoria homoclínica, se estudia entonces el comportamiento de la variedad inestable  $W_c^u(P_0)$  cuando  $c$  varía. Esto se hace siguiendo a la solución  $x(0) \in W_c^u(P_0)^+$ , que tiene tres posibilidades:

P1:  $x$  existe y es acotada en  $(-\infty, \infty)$

P2:  $x$  existe sólo en un intervalo semi-infinito  $(-\infty, \omega)$  y  $\lim_{\xi \rightarrow \omega} \phi(\xi) = \infty$

P3:  $x$  existe en  $(-\infty, \omega)$  y  $\lim_{\xi \rightarrow \omega} \phi(\xi) = -\infty$

De hecho, estas posibilidades definen tres subconjuntos del espacio de los parámetros  $c, a, \varepsilon, L, \mu$  que aparecen en (4.30), sin embargo en particular nos interesa el comportamiento de  $W_c^u(P_0)^+$  variando en:

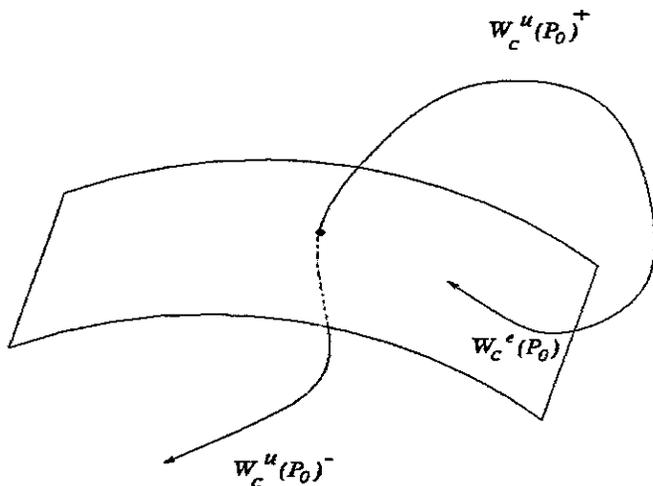


Figura 4.17: Trayectoria homoclínica.

$$\Omega = \{(c, \varepsilon) \mid c > 0, \varepsilon \geq 0\}$$

Sea  $\mathbf{x}_{c,\varepsilon}$  la solución de (4.30) tal que  $\mathbf{x}(0) \in W_c^u(P_0)^+$ . Entonces los subconjuntos de los que hablamos están definidos de la siguiente forma:

$$\Omega_1 = \{(c, \varepsilon) \in \Omega \mid \mathbf{x}_{c,\varepsilon} \text{ existe y es acotada en } (-\infty, \infty)\}$$

$$\Omega_2 = \{(c, \varepsilon) \in \Omega \mid \mathbf{x}_{c,\varepsilon} \text{ existe sólo en } (-\infty, \omega) \text{ y } \lim_{\xi \rightarrow \omega} \phi(\xi) = \infty\}$$

$$\Omega_3 = \{(c, \varepsilon) \in \Omega \mid \mathbf{x}_{c,\varepsilon} \text{ existe sólo en } (-\infty, \omega) \text{ y } \lim_{\xi \rightarrow \omega} \phi(\xi) = -\infty\}$$

Lo que finalmente se requiere es que  $\mathbf{x}(\xi) \rightarrow (0, 0, 0)$  cuando  $\xi \rightarrow \infty$ , si  $c$  se escoge apropiadamente. Lo que se hace entonces es —a través de consideraciones sobre los tres conjuntos anteriores— identificar una región específica  $A \subset \mathbb{R}^3$  con la propiedad de que si  $\mathbf{x}$  es acotada y  $\mathbf{x}(\xi) \in A$  para  $\xi$  grande, entonces  $\mathbf{x}(\xi) \rightarrow (0, 0, 0)$  cuando  $\xi \rightarrow \infty$ .

Las consideraciones de las que hablamos incluyen las características topológicas de los conjuntos  $\Omega_1, \Omega_2$  y  $\Omega_3$ . En particular, se puede probar que  $\Omega_2$  y  $\Omega_3$  son conjuntos no vacíos, abiertos disjuntos, y como  $\Omega$  es conexo,  $\Omega_1$  es no vacío. (Véase [30]).

Esto permite mostrar que existe un subconjunto  $\Omega^*$  de  $\Omega_1$  que define a la región  $A$  que buscamos, esto es, que efectivamente existe un rango de los parámetros para los cuales efectivamente  $W_c^u(P_0)^+$  es acotada y coincide con  $W_c^s(P_0)$ .

Para identificar de manera precisa a la región  $A$  se usa una Función de Energía, que es una modificación de otra propuesta por Conley.

Los resultados de Hastings resultaron ser más generales gracias a un trabajo de Feroe *et. al.* [11], quienes por su parte probaron la existencia de trenes de ondas, basados en la suposición de la existencia de una solución homoclínica. Estudiaron también el problema de estabilidad para estos trenes de ondas (Ver Sección 4.6.3). Incluso obtuvieron resultados que asocian la velocidad de la onda con su estabilidad, encontrando particularmente que los pulsos más rápidos son estables y los lentos inestables [12]. El trabajo de G. Flores versa también sobre la cuestión de estabilidad [18].

## 4.6 Consideraciones adicionales

En esta sección intentamos hacer más clara la noción de umbral y excitabilidad a partir de consideraciones sobre el estímulo aplicado. Por otro lado hacemos una consideración sobre la situación considerando una situación más realista: un axón finito. Por último incluimos una revisión de otros resultados sobre las ecuaciones (FN).

### 4.6.1 El umbral y la excitabilidad

Una definición más precisa de excitabilidad es que un mecanismo es excitable si un estímulo de tamaño suficiente puede iniciar un pulso viajero que se propaga a través de medio.

En esta sección exhibiremos de qué manera influye la existencia de un umbral para que un impulso se propague. En particular, podemos decir que si  $u(x, t), w(x, t)$  son lo suficientemente suaves y si el potencial  $u(x, t)$  permanece abajo del valor  $a$  entonces la media cuadrada de  $u(x, t)$  decae exponencialmente en el tiempo. El parámetro  $a$  representa entonces el umbral, por lo que a menos que el potencial  $u(x, t)$  exceda  $a$ , un pulso no se propagará.

Queremos ciertas suposiciones, aunque nuestro problema sigue siendo (4.1) con  $x \geq 0, t \geq 0$  y ahora con las condiciones adicionales

$$u(0, t) = P(t) \quad , \quad u(x, 0) = 0 \quad (4.34a)$$

$$w(0, t) = b \int_0^t P(s)e^{-\gamma s} ds \quad , \quad w(x, 0) = 0 \quad (4.34b)$$

$P(t)$  representa el estímulo que emana en  $x = 0$ , como este estímulo actúa sobre un intervalo finito de tiempo, hacemos entonces la suposición adicional de que

$$P(t) = 0, \quad \text{para } t \geq T > 0$$

Supondremos además que  $u(x, t), w(x, t)$  tienden suficientemente rápido a cero cuando  $x \rightarrow \infty$ , de modo que las integrales

$$\int_0^\infty u^2(x, t) dx, \quad \int_0^\infty w^2(x, t) dx$$

existen y son finitas para todo  $t$ .

Si multiplicamos (4.1a) por  $bu$  y (4.1b) por  $w$ , tenemos

$$bu \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = bu \frac{\partial u}{\partial t} - bu^2(1-u)(u-a) + buw \quad (4.35a)$$

$$w \frac{\partial w}{\partial t} = wbu - \gamma w^2 \quad (4.35b)$$

ahora restamos:

$$bu \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - w \frac{\partial w}{\partial t} = bu \frac{\partial u}{\partial t} - bu^2(1-u)(u-a) + \gamma w^2 \quad (4.36)$$

re-escribimos como:

$$bu \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + bu^2(1-u)(u-a) - \gamma w^2 = bu \frac{\partial u}{\partial t} + w \frac{\partial w}{\partial t} \quad (4.37)$$

ahora usando

$$u \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} u^2 \quad \text{y} \quad bu \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = b \frac{\partial}{\partial x} \left( u \frac{\partial u}{\partial x} \right) - b \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2$$

De (4.37), obtenemos:

$$b \frac{\partial}{\partial x} \left( u \frac{\partial u}{\partial x} \right) - b \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 + bu^2(1-u)(u-a) - \gamma w^2 = \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} (bu^2 + w^2) \quad (4.38)$$

Si re-ordenamos e integramos con respecto a  $x$  de 0 a  $\infty$ , tenemos:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \int_0^\infty \frac{d}{dt} (bu^2 + w^2) dx &= \int_0^\infty b \frac{\partial}{\partial x} \left( u \frac{\partial u}{\partial x} \right) dx - b \int_0^\infty \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx \\ &+ \int_0^\infty bu^2(1-u)(u-a) - \gamma w^2 dx \end{aligned}$$

Ahora usamos (4.34)

$$\frac{1}{2} \int_0^\infty \frac{d}{dt} (bu^2 + w^2) dx = -b \int_0^\infty \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx + \int_0^\infty bu^2(1-u)(u-a) - \gamma w^2 dx$$

Que además,

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \int_0^\infty \frac{d}{dt} (bu^2 + w^2) dx &= -b \int_0^\infty \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx \\ &+ \int_0^\infty bu^2(1-u)(u-a) - \gamma w^2 dx \\ &\leq \int_0^\infty bu^2(1-u)(u-a) - \gamma w^2 dx \quad (4.39) \end{aligned}$$

Supongamos ahora que  $u(x, t) < a \forall x, t > 0$ . Entonces podemos encontrar  $\delta(a)$  tal que,

$$u^2(1-u)(u-a) \leq -\delta u^2$$

Esta estimación la usamos en (4.39)

$$\frac{1}{2} \frac{d}{dt} \int_0^\infty (bu^2 + w^2) dx \leq - \int_0^\infty (b\delta u^2 + \gamma w^2) dx \quad (4.40)$$

Sea  $C = \min\{\delta, \gamma\}$

$$\frac{d}{dt} \int_0^\infty (bu^2 + w^2) dx \leq -2C \int_0^\infty (bu^2 + w^2) dx \quad (4.41)$$

De donde, concluimos que:

$$\int_0^\infty (b\delta u^2 + \gamma w^2) dx \leq K e^{-2Ct} \quad (4.42)$$

Por lo que, si el potencial  $u(x, t)$  permanece abajo del valor  $a$  entonces la media cuadrada de  $u(x, t)$  decae exponencialmente en el tiempo.

### 4.6.2 Axón finito

Quisieramos tener resultados como el anterior si hacemos consideraciones más realistas, en particular para un axón finito. En esta sección mostramos que efectivamente se tiene un resultado análogo si suponemos que el axón es de longitud finita  $l$ .

Esta consideración establece condiciones especiales: en  $x = 0$  seguimos considerando (4.34) y en  $x = l$  imponemos

$$u(t, l) = 0, \quad t \geq 0 \quad (4.43)$$

De nuevo para analizar (4.1), (4.34) y (4.43) suponemos  $P(t) \neq 0$  sólo sobre un intervalo finito de tiempo, *i. e.*

$$P(t) = 0, \quad t \geq T$$

Multiplicando (4.1a) por  $u$ , a (4.1b) por  $\frac{w}{b}$  y restando las ecuaciones resultantes obtenemos,

$$\frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) = u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u^2(1-u)(u-a) - \frac{\gamma}{b} w^2 \quad (4.44)$$

Integramos sobre  $[0, l]$

$$\frac{1}{2} \int_0^l \frac{\partial}{\partial t} \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx = \int_0^l \left( u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u^2(1-u)(u-a) - \frac{\gamma}{b} w^2 \right) dx \quad (4.45)$$

Usamos que

$$\int_0^l u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} dx = u \frac{\partial u}{\partial x} \Big|_0^l - \int_0^l \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx$$

y como  $u(0, t) = u(l, t) = 0$  para  $t \geq T$  entonces

$$\int_0^l u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} dx = - \int_0^l \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx$$

Entonces (4.45) se escribe como

$$\frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} \int_0^l \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx = \int_0^l \left( u^2(1-u)(u-a) - \frac{\gamma}{b} w^2 - \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 \right) dx \quad (4.46)$$

Para analizar (4.46) observemos que el término cuadrático  $(1-u)(u-a)$  tiene un máximo en  $u_{max} = \frac{(1+a)}{2}$  dado por  $\frac{(1-a)^2}{4}$  y entonces

$$\frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} \int_0^l \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx \leq \int_0^l \left( u^2 \frac{(1-a)^2}{4} - \frac{\gamma}{b} w^2 - \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 \right) dx \quad (4.47)$$

Ahora si usamos las condiciones de frontera

$$u(0, t) = 0 = u(l, t), \text{ para } t \geq T$$

y por la desigualdad de Poincaré, se tiene:

$$\int_0^l \left( \frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 \geq \left( \frac{\pi}{l} \right)^2 \int_0^l u^2 dx$$

y obtenemos

$$\frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} \int_0^l \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx \leq \int_0^l \left( u^2 \left( \frac{(1-a)^2}{4} - \left( \frac{\pi}{l} \right)^2 \right) - \frac{\gamma}{b} w^2 \right) dx \quad (4.48)$$

Ahora, si:

$$\frac{(1-a)^2}{4} - \frac{\pi^2}{l^2} < 0 \quad (4.49)$$

Sea  $C' = \max \left\{ \frac{(1-a)^2}{4} - \frac{\pi^2}{l^2}, \gamma \right\}$ . Se tiene que,

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_0^l \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx \leq -2C' \int_0^l \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx \quad (4.50)$$

De donde, concluimos que:

$$\int_0^l \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx \leq K' e^{-2C't} \quad (4.51)$$

Por lo que,

$$\int_0^l \left( u^2 + \frac{w^2}{b} \right) dx \quad (4.52)$$

decrece exponencialmente para  $t \geq 0$ . A menos que el axón sea lo suficientemente largo, todo estímulo decaerá exponencialmente en el tiempo. Esto es claro de la condición (4.49):

$$\frac{(1-a)^2}{4} - \frac{\pi^2}{l^2} < 0 \quad \text{entonces} \quad \frac{(1-a)^2}{4} < \frac{\pi^2}{l^2}$$

Por lo que

$$l^2 < \frac{4\pi^2}{(1-a)^2} \quad \text{entonces} \quad l < \frac{2\pi}{1-a}$$

El inverso no es cierto, aunque el axón sea infinito no puede sostener un estímulo a menos que satisfaga ciertos criterios (Ver Sección anterior).

### 4.6.3 Otros resultados

En esta sección listamos otros resultados que se han obtenido para las ecuaciones (FN) y que ya no incluimos en este capítulo.

- El efecto de  $P(t)$  en la propagación.

Si suponemos que  $a > \frac{b}{\gamma}$  y que  $P(t)$  es acotada, continua y además satisface,

$$\begin{aligned} (i) \quad & P(t) = P(0) = 0, \forall t \geq T > 0 \\ (ii) \quad & \sup_{t>0} |P(t)| \leq M \end{aligned}$$

se puede probar que

$$\sup_{x \geq 0} |u(x, t)| \leq K \int_0^T |P| dt \quad \forall t \geq T$$

Más aún, hay constantes  $C, k, \lambda$  tales que si  $\int_0^1 |P(t)| dt < \lambda$ , entonces

$$\sup_{t \geq 0} |u(x, t)| \leq K e^{-Ct}, \quad t \geq 0$$

Este resultado dice que si  $a$  no es muy pequeña, pero el valor absoluto de la media del estímulo  $P$  es lo suficientemente pequeño, entonces el potencial decrecerá exponencialmente. Por lo que con esto es más claro como la naturaleza del estímulo influye en la propagación de un impulso.

- La estabilidad de la onda viajera, se ha probado que las ondas lentas son inestables y no se observan experimentalmente, sin embargo, las ondas rápidas se ha probado son estables [46]. Estos resultados son importantes por la relación velocidad de la onda-estabilidad.
- Otros resultados muestran que en respuesta a un paso de corriente,  $I_a = 0$  para  $t < 0$ ,  $I_a = K > 0$  para  $t > 0$  algunos nervios propagan un infinito tren de pulsos [55]
- Las ceroclinas  $w_1$  y  $w_2$  en (4.1) se intersectan en tres puntos [57]. Hay ahora tres estados de equilibrio  $S_1, S_2$  y  $S_3$ . Dos de los cuales son estables y el otro es inestable. Perturbar alguno de los estables lleva a un viaje hasta el segundo que es estable. Se prueba también en este caso que no hay ciclos límite.
- Existencia de pulsos múltiples para el modelo de Fitzugh-Nagumo. Este caso ha sido estudiado por Feroe *et. al.* [11] quienes primero demostraron la existencia de pulsos dobles. Su resultado supone la existencia de una única *s.t.o.v.*  $\Phi$  de tipo impulso (que corresponde a una órbita homoclínica) que viaja con velocidad  $c_0$ , y consiste en demostrar la existencia de *s.t.o.v.* para otro valor de  $c$  —en vecindades de  $c_0$ — que son como  $\Phi(t) + \Phi(t+h)$  para alguna  $h$ . Esto corresponden a una trayectoria homoclínica que antes de cerrarse hace otro ciclo de manera que, en uno de ellos pareciera que se va a cerrar pero no lo hace, cruza la variedad estable y regresa para entonces si cerrarse. La prueba está fuertemente basada en el mapeo de Poincaré. Puede verse en el sentido de estudiar qué ocurre con la trayectoria homoclínica si sufre una perturbación el valor de  $c$ . Después, como mencionamos, al estudiar el modelo lineal a trozos fué posible establecer resultados de estabilidad e incluso exhibir numéricamente dichos pulsos dobles, así como generalizar el resultado a un tren con un número finito de pulsos separados a distancia fija [12]. Más adelante, él mismo generaliza los resultados encontrados en el modelo lineal a trozos para el modelo (FN) y establece en este caso la existencia de dos casos de *s.t.o.v.*: trenes finitos e infinitos de impulsos [13]. De nuevo, el resultado supone la existencia de una órbita homoclínica.
- En [59] se prueba la existencia de pulsos múltiples y “caosüsando

métodos de sistemas dinámicos, en particular el mapeo de la herradura de Smale y su dinámica simbólica asociada.

# Capítulo 5

## De ondas químicas y cardíacas a la discusión y conclusiones

En los dos capítulos previos hemos estudiado la existencia de distintos tipos de ondas viajeras unidimensionales para los modelos de Nagumo y FitzHugh-Nagumo. La riqueza ondulatoria en medios excitables es aún mayor si la dimensión del espacio físico en el que estos fenómenos se desarrollan es mayor que uno.

Las ondas en medios excitables en más dimensiones se observan en diversos contextos de gran interés, desde ondas de actividad eléctrica y neuromuscular en las contracciones del músculo cardíaco hasta, las ondas en la corteza cerebral y la retina por sólo mencionar algunas.

En este capítulo final hacemos una presentación descriptiva de algunas ondas en medios excitables de dimensión dos y tres. Esto nos dará pie a plantear lo que pudiera ser la continuación de este trabajo, así como a destacar, a manera de conclusión, algunos puntos.

### 5.1 Algunas ondas químicas

#### 5.1.1 Patrones bidimensionales

##### Ondas viajera planas

Empezamos destacando que las ondas viajeras, cuya existencia hemos estudiado antes, se propagan a velocidad constante en dirección paralela al

eje horizontal (al vector unitario  $\vec{e}_1 = (1, 0)$ ) y su gráfica está contenida en un plano. Estas características se generalizan para ondas que, viajando en un espacio de dimensión mayor, lo hacen a velocidad constante y la onda misma “vive” en un plano. Esta es la caracterización de una *onda plana*.

Consideremos un sistema de reacción-difusión como

$$\mathbf{u}_t = \nabla^2 \mathbf{u}_{xx} + f(\mathbf{u}),$$

donde  $f$  una función suave.

Una solución de este sistema, es llamada onda plana, si sólo es función de la variable viajera,  $\xi = \mathbf{n} \cdot \mathbf{x} - ct$ . Donde con  $c$  hemos denotado a la magnitud de la velocidad de la onda,  $\mathbf{n}$  es el vector normal unitario que apunta en la dirección en la que aquélla se propaga y  $\mathbf{x}$  es un punto arbitrario del espacio físico en el que ocurre el fenómeno ondulatorio. En estos términos, la onda plana se escribe como  $\mathbf{u}(\mathbf{x}, t) = \Psi(\mathbf{x} \cdot \mathbf{n} - ct)$ . Al hacer las sustituciones en el sistema de reacción-difusión, el problema se lleva a estudiar la ecuación

$$(\mathbf{n} \cdot \mathbf{n})\Psi'' + c\Psi' + f(\Psi) = 0.$$

La onda es independiente de cualquier variación en  $\mathbf{x}$  perpendicular a  $\mathbf{n}$ , por eso se llaman ondas planas. Estas resultan ser nada más que una muestra de la diversidad de ondas que pueden darse en dimensiones mayor a uno.

### Patrones tipo “blanco”

Este patrón bidimensional aparece en lo que hoy se conoce como reacción de Belousov-Zhabotinski (B-Z), que es una cadena de reacciones químicas que se agrupan bajo ese nombre ([20], [41], [43], [52]). La reacción de B-Z exhibe dos propiedades que también las tienen otros sistemas complejos: la *autoorganización* y la *excitabilidad*. En los últimos años se ha intensificado el estudio de oscilaciones espacio-temporales en reacciones químicas debido a la similitud de comportamientos ondulatorios que tienen con algunos sistemas biológicos.

Si en un punto se inicia la onda, se genera una onda circular que se expande. Si se estimula de forma periódica, aparece una serie de anillos concéntricos, también propagándose. Estos patrones son los llamados tipo *blanco* u *objetivo*. Naturalmente, la velocidad con la que los círculos concéntricos se propaguen depende de la frecuencia con la que se perturbe. En la Figura 5.1 se ve un patrón tipo “blanco”.

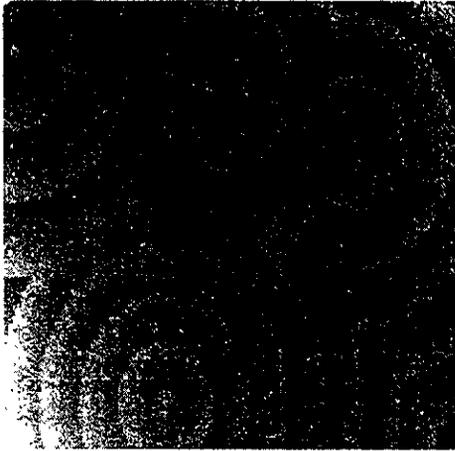


Figura 5.1: Patrones tipo "blanco" en la reacción de B-Z. Figura tomada de [63].

En un patrón de tipo "blanco" se pueden originar, de forma espontánea, otras ondas : sólo basta una inhomogeneidad en la caja de Petri en la que se lleva a cabo la reacción química.

### Las espirales en movimiento

Un patrón tipo "blanco" puede romperse con sólo inclinar levemente la caja de Petri en la que se lleva a cabo la reacción. Una vez que uno de los círculos expandiéndose se rompe, cada uno de sus dos extremos se enrolla en sentido opuesto originando otro patrón: dos *espirales rotando* en sentido encontrado.

En la Figura 5.2 se ve uno de estos patrones.

También en las reacciones de B-Z se han encontrado grupos de espirales rotando alrededor de un mismo "centro". En la Figura 5.3 se ven grupos de espirales como las descritas.

Las ondas espirales en medios excitables tienen la propiedad de *auto-propagarse*. Esta característica dinámica, vista desde la fisiología, tiene sus inconvenientes: usualmente ocurren en situaciones patológicas. En el corazón son el antecedente a la muerte por paro cardíaco, en la corteza cerebral llevan

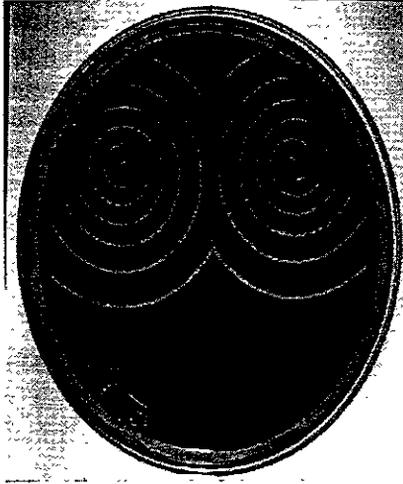


Figura 5.2: Uno de los patrones que aparecen en la reacción de B-Z: dos espirales rotando en sentido encontrado. Figura tomada de [63].

a ataques epilépticos y en la retina causan alucinaciones [46].

Terminamos esta parte diciendo que las ondas en espiral son un patrón que se repite en varios de los medios excitables que se han estudiado, razón por la cual en la literatura con frecuencia suele asegurarse que éstas son *genéricas* a los medios excitables.

### 5.1.2 Patrones en tres dimensiones

#### Las ondas enrolladas

La extensión a dimensión tres de los círculos expandiéndose y de las espirales girando, son esferas propagándose y ondas a las que denominaremos *enrolladas*, respectivamente. Un ejemplo se ilustran en la Figura 5.4. Puede verse que la unión de todas las puntas interiores de las espirales, llamado el *filamento de la onda* (el eje uni-dimensional alrededor del cual gira), en general describirá una superficie. En el caso más simple, ésta es cilíndrica, como se ilustra en la Figura 5.4. Cada corte transversal con un plano horizontal la intersecta en una espiral. La dinámica de las ondas enrolladas está fuer-

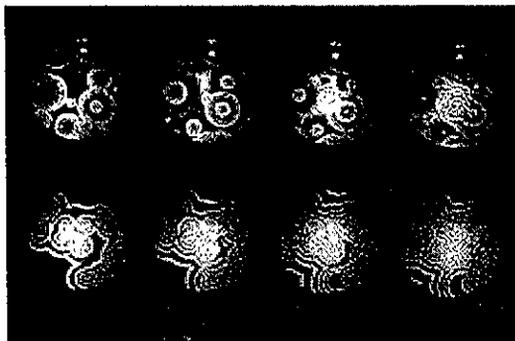


Figura 5.3: Ondas en espiral y ondas tipo blanco en la reacción de B-Z. Figura tomada de [63].

temente influenciada por la dinámica de su filamento. Por ejemplo, puede ocurrir que el filamento se tuerza formando lazos (quizás anudados). Luego, las intersecciones de la superficie con planos horizontales serán espirales que se estiran, se encogen, se tuercen, etc. En estas condiciones, la dinámica de la variedad que resulta puede ser muy compleja. Determinar las características topológicas de ella, sería muy útil para conocer la dinámica espacio-temporal y dar luz sobre la propagación de ondas en este tipo de sistemas (véanse [21], [42], [44], [45]).

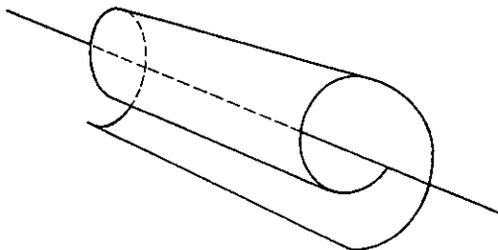


Figura 5.4: Onda enrollada. Figura tomada de [22].

#### Onda enrollada toroidal

Mencionamos ahora otra onda química que aparece en las reacciones de B-Z en tres dimensiones. Considérese la onda enrollada mencionada atrás, si ahora unimos sus extremos de forma similar a como se construye un toro, con la peculiaridad de que, en este caso, la superficie no es cerrada. De esta manera, se origina una *onda enrollada toroidal*. En la Figura 5.5 se ve una onda química como la descrita.

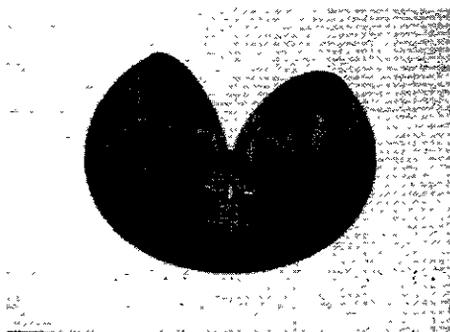


Figura 5.5: Simulación numérica de una onda enrollada toroidal en la reacción B-Z. Aquí se muestra un corte transversal. Figura tomada de [22].

La descripción anterior, además de mostrarnos la riqueza de patrones que aparecen, también guía la búsqueda de soluciones para las ecuaciones que los describen. La forma de éstas dependerá, desde luego de la dimensión del espacio del sistema.

En algunos casos, estas estructuras ordenadas que emergen sin la participación de factor externo alguno es decir, que son el resultado de mecanismos internos de los propios sistemas (*patrones autoorganizados*), pueden ser representados matemáticamente. Por ejemplo, si los patrones son como las espirales que se ilustran en la Figura 5.3, este es suficiente elemento para averiguar las condiciones que ha de satisfacer el modelo matemático correspondiente para que admita por soluciones, precisamente a espirales rotando. En ese caso, la concentración de cada uno de los reactivos en el frente de la onda, es decir, las curvas de nivel  $u(x, y, t) = C_1$  y  $v(x, y, t) = C_2$ , son espirales que rotan rígidamente. Por lo que, para cada uno la pareja  $(x, y)$  no es arbitraria, sino que satisface

$$x = r \cos \theta(r) \quad \text{y} \quad y = r \sin \theta(r),$$

donde  $r = \sqrt{x^2 + y^2}$  y la función desconocida  $\theta(r)$  da la forma de la espiral. La búsqueda de condiciones bajo las cuales los modelos matemáticos que describen a medios excitables admiten tal tipo de soluciones, así como determinar la velocidad con la que éstas se propagan y la frecuencia con la que rotan ha sido, entre muchos otros, un problema sobre el que se ha trabajado en las últimas dos décadas ([43], [41], [65] y [63]).

En años recientes se encontró evidencia de la existencia de un *atractor extraño* subyacente a los *regímenes caóticos* de la reacción de B-Z (véase [20]).

Ahora revisaremos brevemente otro ejemplo de sistema excitable que presenta una dinámica ondulatoria por demás interesante.

## 5.2 Ondas del corazón

El corazón es un órgano que realiza una función clave para los seres vivos: bombear la sangre a todo el cuerpo. Además, es capaz de responder a los más diversos estímulos y posee la propiedad de *autoregulación*. Por ejemplo, controla las contracciones cardiacas a cambios en las condiciones externas, digamos al recibir un susto, o bien estar dormido o despierto. Por su diversidad de funciones, la fisiología de este vital órgano no es simple.

Sin embargo, algunos experimentos han mostrado que las células de que está compuesto el músculo cardiaco tienen la propiedad de ser excitables en el sentido de que si se les perturba aplicándoles un estímulo por debajo de cierto umbral, no cambian su estado, pero si se hace con una intensidad mayor, responden y después vuelven a su estado estacionario.

El conjunto de todas ellas *coopera* para producir las contracciones rítmicas de todo el órgano completo. Esta característica de *autoorganizarse*, que ya mencionamos en el caso de los patrones ordenados que surgen sin participación externa en la reacción B-Z, es común a los *sistemas complejos* que, como el corazón, poseen mecanismos internos de interacción de sus componentes que son lo que le permiten funcionar adecuadamente de manera global.

Entonces otro ejemplo que se ha estudiado abundantemente como prototipo de medio excitable es el corazón. De manera precisa, a través de la transmisión de impulsos en el músculo cardiaco. En particular, el mecanismo subyacente a las contracciones del músculo cardiaco se debe a excitación eléctrica. Se ha encontrado que al aplicar un estímulo en alguna sección del tejido cardiaco se producen ondas que se propagan. Éstas puede alterar-

se debido a variados factores, algunas alteraciones no tienen consecuencia mayores; mientras que otras son fatales.

La evidencia experimental ha sugerido que las arritmias, taquicardias y paros cardíacos pueden deberse a mecanismos de propagación de impulsos que se auto-sostienen y que provocan contracciones anárquicas, carentes de control. Por ejemplo, el estado que antecede al paro cardíaco, lo caracteriza un fenómeno conocido como *fibrilación*, que consiste en la proliferación de pequeñas ondas enrolladas en el músculo cardíaco y que puede conducir a la muerte por paro cardíaco. Hay evidencia experimental que sugiere que las ondas enrolladas que aquí aparecen, son similares a las que aparecen en las reacciones de Belousov-Zhabotinsky en tres dimensiones [20], [64], [65]. [67]. Para remediar dichas alteraciones se suele insertar un regulador electrónico artificial que haga contraerse rítmicamente al corazón.

Las células cardíacas además de excitables son contractiles. Su excitabilidad es la que permite que se propaguen los potenciales de acción los cuales, a su vez, provocan que las células se contraigan, originando el bombeo de la sangre en el corazón. Como su función es diferente, la forma de su potencial de acción cambia. La principal dificultad al proveer una descripción adecuada de este tipo de células en los mismos términos que se hizo con las neuronas, está dada por el hecho de que las células cardíacas son de diversos tipos y poseen distintos canales iónicos.

Uno de los estudios teórico-experimentales pioneros sobre la propagación de ondas en el músculo cardíaco se debe a Arturo Rosenblueth y Norbert Weiner [58], quienes propusieron un modelo matemático para la descripción de la fibrilación. El artículo de Rosenblueth y Weiner es de verdad rico. En él ellos consideraron tres estados del músculo cardíaco: activo, refractario y reposo. Sobre la propagación de ondas encontraron que es posible originarlas desde diferentes sitios de estimulación. Consideraron además este mismo problema si existen inhomogeneidades en el tejido, como sucede en el corazón donde, por ejemplo la orientación de las fibras cardíacas cambia de capa a capa en el músculo cardíaco. Encontraron relaciones entre dichas inhomogeneidades y la longitud de las ondas que se propagan.

Se han hecho numerosos estudios con respecto a la dinámica ondulatoria de este medio excitable [20], [41], [42], [43], [63], [64].

## 5.3 Medios excitables

A pesar del extendido uso del término: *medio excitable*, no existe una definición matemática de éste. De hecho, dentro de la propia matemática, el significado que suele atribuírsele a esta frase es variado. Puede usarse para designar, por ejemplo, a un sistema autónomo de ecuaciones diferenciales que tiene un atractor global pero no tiene un ciclo límite. Sin embargo, hay evidencias de que algunos sistemas con un atractor global y existencia de ciclos límite pueden dar lugar a dinámica excitable[66]. Por otro lado, el adjetivo se usa también tanto para designar a cierto tipo de sistemas dinámicos o a un sólo estado de dicho sistema, o a un continuo de tales sistemas.

En términos fisiológicos, parte de esta indefinición surge debido a que lo mismo se habla de células excitables que de sistemas compuestos por miles y miles de células cada una de las cuales es, a su vez, excitable.

Sin embargo, se suele usar el término *medio excitable* para referirse a dinámicas localmente excitables cuyas regiones próximas están lo suficientemente acopladas para que la excitación en esta región proporcione a las vecindades el estímulo adecuado para propagar la excitación en éstas.

Una definición dada en [43], es la siguiente: "*Un medio excitable, es un sistema espacialmente distribuido de elementos localmente excitables. La interacción de elementos vecinos por acoplamiento difusivo puede producir ondas viajeras de excitación*".

Esta definición hace énfasis en la interacción entre los elementos del sistema, *i. e.* si una región se perturba más allá del umbral, esto causa la perturbación de los elementos vecinos a través de la difusión de la variable de excitación, lo que produce la propagación del estado excitado.

Otro punto de discusión en la definición anterior, surge por que algunos fisiólogos no consideran necesaria la propiedad del medio de producir ondas de propagación, usan dicho término siendo suficiente que el estado estable del sistema sufra un cambio temporal substancial en su estado si se aplica un estímulo adecuado, mayor que un umbral.

Podemos decir sin embargo que justo el acoplamiento en un medio excitable es lo que permite la propagación de ondas no lineales de excitación. Más aún, la existencia de un valor umbral no garantiza que un pulso se propague por el medio, se requieren condiciones adicionales sobre el sistema, según lo hemos mostrado en los capítulos anteriores. Si bien no es requisito para definirlos, esta es una característica dinámica que exhiben dichos modelos.

No obstante las distintas opiniones sobre lo que es un sistema excitable,

conviene adoptar una definición “pragmática” que capture las características que en general se considera deben tener los sistemas excitables.

Un medio excitable es aquél que tiene las siguientes propiedades:

- Posee un estado de reposo o equilibrio,
- Si se perturba el estado de reposo por arriba de cierto estado crítico, llamado umbral, el sistema cambia rápidamente pasando por una serie de estados durante algún tiempo para después regresar al estado de reposo original. Si no es suficiente el estímulo, no sucede nada; pero si es demasiado fuerte, el sistema puede destruirse.
- Tienen un *tiempo refractario* mientras está excitado no responde a otra perturbación; sólo puede volverse a excitar cuando regrese a su estado de equilibrio.

Algunos autores hacen diferencia entre medios excitables *con recuperación* y medios excitables *sin recuperación* [42]. El primer caso es cuando la variable de estado regresa al mismo punto de reposo; mientras que el segundo es cuando regresa a un estado de reposo diferente. En los ejemplos que hemos mencionado, el cerillo es un medio excitable sin recuperación y un axón uno con recuperación.

En términos matemáticos un medio excitable puede ser descrito, entre otros modelos, por un sistema de ecuaciones diferenciales parciales de tipo parabólico cuyos términos (el difusivo y el reactivo) presentan determinadas características. Los modelos más simples de medios excitables involucran dos variables, una que cambia rápidamente y otra que cambia mucho más lentamente, que además controla la dinámica de la variable más rápida:

$$\varepsilon u_t = \varepsilon^2 D_1 \nabla^2 u + f(u, v) \quad (5.1a)$$

$$v_t = \varepsilon^2 D_2 \nabla^2 v + g(u, v), \quad (5.1b)$$

donde  $0 < \varepsilon \ll 1$ ,  $\nabla^2$  es el laplaciano en una, dos o tres dimensiones espaciales. Las funciones  $f$  y  $g$  describen la cinética no lineal del sistema, y sus curvas de nivel  $f(u, v) = 0$  y  $g(u, v) = 0$  tienen el comportamiento cualitativo que se ilustra en la Figura 5.6.

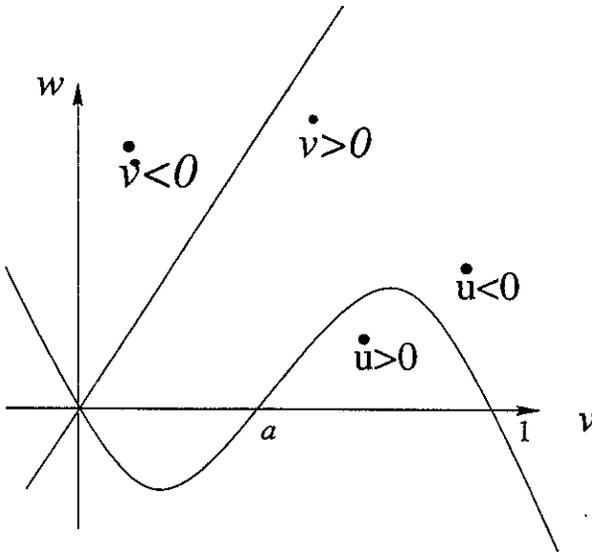


Figura 5.6: Ceroclinas típicas de dinámica excitable.

El dominio es  $\mathbb{R}^n$  o algún  $\Omega \subsetneq \mathbb{R}^n$  con  $n = 1, 2, 3$ , en cuyo caso se aplican condiciones de frontera –usualmente de Newman (cero flujo)–. Véase el Apéndice A.

Usualmente a  $u$  se le conoce como variable de *excitación* y a  $v$  como de *recuperación*. Si en (5.1),  $D_2 = 0$  se tiene que la variable de recuperación no se propaga en el espacio, como sucede en las ondas en el axón. Si  $D_2 \neq 0$ ,  $u$  y  $v$  se difunden como en la reacción B-Z.

Los sistemas excitables como (5.1) tienen un único punto estable de reposo, y la dinámica que comienza de un punto inicial en una vecindad pequeña del punto de reposo regresa rápida y directamente al reposo, *i. e.* es estable pero excitable.

## 5.4 Discusión y conclusiones

1. **Otros enfoques.** A lo largo de este trabajo hemos usado el prototipo de los modelos continuos para describir el comportamiento ondulatorio en medios excitables, nos referimos a las ecuaciones de reacción-

difusión. Sin embargo, debemos decir que también se han usado modelos discretos, como los *autómatas celulares*<sup>1</sup> para estudiar los medios excitables. Los autómatas celulares son un modelo que permite hacer uso de técnicas computacionales, así como simulaciones numéricas. De hecho, los modelos de medios excitables vía los autómatas celulares han exhibido propiedades que no presentaban los autómatas celulares clásicos [19], [62].

En el caso de la propagación de impulsos eléctricos, se considera una *rejilla* cuadrada de longitud  $a$ , donde cada *nodo* está acoplado espacialmente a sus cuatro vecinos cercanos (aunque pueden escogerse otras topologías y otro tipo de interacción, de largo alcance, por ejemplo). La evolución de un nodo dado (su cambio de estado) en pasos discretos de tiempo es función del potencial eléctrico en ese punto y la de sus vecinos.

2. **Diversidad de ondas.** Como hemos visto, la dinámica ondulatoria en medios excitables puede ser muy variada: En una dimensión, se pueden tener frentes de onda, impulsos, trenes de onda (una sucesión de frentes de onda, que además pueden ser periódicos). En dos dimensiones hay dos patrones característicos: espirales rotando y ondas circulares concéntricas que se expanden (patrones tipo "blanco"). En tres dimensiones éstas se generalizan para incluir a ondas esféricas que se expanden, a ondas enrolladas rotando y a ondas enrolladas toroidales.
3. **Teoría geométrica.** Para la propagación de ondas en dos y en tres dimensiones en medios excitables, Keener y Tyson propusieron lo que llamaron *teoría geométrica de las ondas en medios excitables* (véanse [42] y [45]). Para dimensión dos, encontraron una relación entre la curvatura del frente de la onda y la velocidad con la que ésta se propaga (ecuación de la *eikonal*, que surge de óptica geométrica). Dicha relación ha sido comprobada experimentalmente en reacciones de Belusov-Zhabotinsky. La ecuación de la *eikonal* determina la localización espacial de la onda como función del tiempo dada alguna localización inicial.

Aunque en el caso de patrones de tipo blanco, la curvatura de la onda no tiene un efecto fundamental, ha sido muy útil al estudiar ondas

---

<sup>1</sup>Sistemas dinámicos de dominio y contradominio discretos. Dado un estado inicial y la ley de evolución, se construyen los estados posteriores del sistema.

espirales (Ver [42]). Incluso se puede pensar en la ecuación de la eikonal como una ecuación diferencial para determinar la forma y frecuencia de rotación [43]. Esta ecuación se resuelve en conjunto con condiciones de frontera que especifican el dominio en el que se mueve la espiral.

Para el caso de dimensión tres, esta misma escuela estudió el efecto de la dinámica del filamento de una onda enrollada sobre la dinámica de toda la onda.

Su proposición consiste en suponer, que la "proyección" en  $\mathbb{R}^2$  de las ecuaciones tienen soluciones de tipo espiral rotando de manera que, cuando se considera la situación tridimensional, se piensa al filamento como una curva descrita por el aparato de Frenet-Serret <sup>2</sup>(en términos de su curvatura y torsión), en una vecindad del filamento se considera a esta terna como una base para el espacio y se transforman las ecuaciones de reacción-difusión en sus términos ([43], [41], [45]).

Obtuvieron una ecuación análoga a la ecuación de la eikonal para describir las ondas enrolladas a partir de su filamento.

4. **Algunas herramientas matemáticas.** El estudio de la dinámica ondulatoria en medios excitables, recorriendo los distintas escalas espaciales tiene diversas facetas e implicaciones que van desde la modelación, hasta los análisis de existencia, unicidad y estabilidad de ondas

<sup>2</sup>Sea  $\mathbf{R}(s, t)$  la posición del filamento dada por el vector de tres componentes  $(x(s), y(s), z(s))$ , donde  $0 \leq s \leq L$  está parametrizada por longitud de arco. A cada punto de la curva le asociamos un sistema coordenado, ortogonal, definido por los vectores unitarios  $\mathbf{N}$ ,  $\mathbf{B}$  y  $\mathbf{T}$ , los vectores normal, binormal y tangente al filamento, respectivamente. Donde

$$T(s) = \frac{dR}{ds}, N(s) = \frac{dT/ds}{|dT/ds|}, B(s) = T(s) \times N(s) \quad (5.2)$$

Cuando viajamos a lo largo de la curva la terna de Frenet (5.2) rota de acuerdo a las ecuaciones de Frenet-Serret,

$$\frac{dT}{ds} = \kappa N, \frac{dN}{ds} = -\kappa T + \tau B, \frac{dB}{ds} = -\tau N$$

Donde  $\kappa$  es la curvatura (tasa de rotación del triedro de Frenet alrededor de  $B$ ) del filamento y  $\tau$  es la torsión (tasa de rotación alrededor de  $T$ ). Si  $\kappa(s)$  y  $\tau(s)$  se especifican, las ecuaciones de Frenet-Serret determinan  $T(s)$ ,  $N(s)$  y  $B(s)$  de manera única para  $0 \leq s \leq L$ . La curva  $\mathbf{R}(s)$  puede entonces ser determinada a través de  $T$  ya que  $R(s) = \int_0^s T(\sigma) d\sigma + R(0)$ .

específicas, pasando por las exploraciones numéricas que, en el caso de dimensión tres, son por sí mismas, complejas.

Una lista no exhaustiva del tipo de técnicas matemáticas que se han usado o introducido para estudiar las ondas en medios excitables, además de darnos una idea de la complejidad que hay que enfrentar, nos permite vislumbrar una gran riqueza sobre lo que hoy se está trabajando:

- **Sistemas dinámicos.** La demostración de la existencia de diversos tipos de ondas en los modelos de conducción nerviosa ha usado muchas técnicas cualitativas. Así, lo mismo se ha aplicado la teoría de bifurcaciones locales o globales que resultados para probar la existencia de ciclos límite, etcétera.
- **Técnicas topológicas.** Estas técnicas, como hemos mencionado, han usado contracciones de homotopía, bloques invariantes y teoría del índice para probar la existencia de algunas ondas viajeras para modelos de conducción nerviosa.
- **Geometría diferencial.** Se ha usado fundamentalmente métodos en esta área a partir de la teoría geométrica propuesta por Keener y Tyson, donde se introduce un sistema coordenado, análogo a lo que se hace en una dimensión, que permite hacer explícito que la velocidad de la onda está determinada por la curvatura local de la onda. Estas expresiones están en términos de los vectores tangente y normal a la onda. El movimiento de la onda se describe a través del sistema coordenado. El cambio de coordenadas da lugar a un sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias de segundo orden, que involucran de nuevo la curvatura y torsión.
- **Teoría de perturbaciones.** Debido a que en los modelos (típicamente los sistemas de reacción-difusión) con los que se describen los medios excitables, aparecen parámetros pequeños, entonces uno puede obtener información cuantitativa aproximada expresando a las variables de estado relevantes como series de potencias de alguno de esos parámetros donde los coeficientes son funciones desconocidas. Este enfoque ha sido útil para aproximar a ondas no planas en problemas de dimensión mayor a uno. Se ha aplicado fundamentalmente a ondas espirales rotando en dominios anulares y discos y se ha usado en conjunto con otras herramientas como la geometría diferencial.

- **Simulaciones numéricas.** El uso de las técnicas numéricas puede hacerse como método “exploratorio” para guiar estudios posteriores, pero de ninguna manera pueden considerarse o ser el sustituto de una demostración. Aquéllas también se usan para mostrar algún tipo de solución que el análisis hecho previamente mostró que existe.

Por ejemplo, varios tipos de ondas enrolladas se conocieron primero a través de la reacción BZ y fueron después mostradas a través de simulaciones numéricas. Un ejemplo de aplicación es el problema siguiente, los diversos tipos de ondas enrolladas evolucionan de diversas maneras, por ejemplo la onda enrollada estándar es estable y la onda enrollada toroidal se aproxima asintóticamente a una onda enrollada estándar. Las simulaciones numéricas proveen en este sentido información sobre las diversas posibilidades.

Actualmente se están realizando muchas simulaciones numéricas tomando como sistema el corazón. Utilizando desde diseño de redes (simulando las fibras de Purkinje) hasta el método de elemento finito para modelar la propagación de estímulos por el músculo cardiaco.

- **Las redes de neuronas.** Hemos mencionado que un ser humano tiene alrededor de  $10^{12}$  neuronas y que cada una se conecta aproximadamente con  $10^5$ . Esta enorme cantidad de posibles conexiones nos habla de la gran complejidad que involucraría pretender ya no digamos estudiar, sino sólo plantear el problema de la conducción nerviosa. Esto ha motivado la introducción de herramientas que, en vez de ir al detalle de cada neurona, ve conjuntos de ellas. Las redes de neuronas son otro ejemplo en los que los sistemas dinámicos discretos se han usado para estudiar sistemas como los excitables.

Por las razones expuestas aquí y seguramente por muchas otras que se nos escaparon, consideramos que la dinámica ondulatoria en sistemas excitables además de la importancia que tiene en el contexto específico en el que éstos surgen, plantea problemas matemáticos muy importantes y de distinto tipo. Lo que ofrecimos en este trabajo, fue sólo una breve exposición a este extenso campo interdisciplinario.



# Apéndice A

## Ecuaciones de reacción-difusión

Las ecuaciones de reacción-difusión dan la dinámica espacio-temporal de variables sometidas a dos procesos básicos que ocurren simultáneamente: la difusión (dispersión) por el medio y la reacción (interacción).

La deducción de estas ecuaciones, se puede hacer siguiendo cualquiera de los dos enfoques:

- **Caminatas aleatorias.** Aquí se considera la probabilidad,  $p$ , de que una partícula se encuentre en el punto  $x$  al tiempo  $t$ . Dependiendo de los supuestos que se hagan sobre el movimiento de la partícula y de las características del medio, se da origen a distintas ecuaciones para  $p$ . Si se supone por ejemplo, que el medio es homogéneo, se demuestra que  $p$  satisface la ecuación de difusión  $p_t = Dp_{xx}$ . Una revisión de las distintas ecuaciones que pueden obtenerse siguiendo este enfoque, se encuentra en [8].
- **Medios continuos.** Aquí la variable que se considera es la concentración  $u(x, t)$  de la sustancia que se difunde en el medio y se usa una ley física de validez universal: la ley de conservación de la materia.

En este apéndice adoptaremos el segundo enfoque para hacer la deducción de las ecuaciones de reacción-difusión.

### A.1 La ley de conservación

El movimiento de materia que describiremos primero será en un espacio unidimensional, para lo cual vamos a considerar un tubo delgado como modelo.

Sea  $x$  la distancia —medida desde cierto punto tomado como referencia— a lo largo del tubo.

Consideremos un tramo del tubo, el comprendido entre  $x$  y  $x + \Delta x$  con  $\Delta x > 0$ , le llamaremos  $V_{\Delta x}$  a esta parte del tubo. Para describir el cambio en la concentración de partículas (masa en el punto  $x$  al tiempo  $t$ ) consideraremos la producción (o destrucción) local más el flujo tanto al interior como al exterior. Es decir,

$$\left( \begin{array}{l} \text{tasa de cambio} \\ \text{de la población} \\ \text{de partículas} \\ \text{en } V_{\Delta x} \\ \text{por unidad} \\ \text{de tiempo} \end{array} \right) = \left( \begin{array}{l} \text{tasa de entrada} \\ \text{en } V_{\Delta x} \text{ por} \\ \text{unidad de} \\ \text{tiempo} \end{array} \right) - \left( \begin{array}{l} \text{tasa de salida} \\ \text{de } V_{\Delta x} \text{ por} \\ \text{unidad de} \\ \text{tiempo} \end{array} \right) \pm \left( \begin{array}{l} \text{tasa local de} \\ \text{producción} \\ \text{o destrucción} \\ \text{por unidad} \\ \text{de tiempo} \end{array} \right)$$

Para deducir una ecuación a partir de esto, sea:

$N_{\Delta x}(t)$  número de partículas en  $V_{\Delta x}$  al tiempo  $t$

$u(x, t)$  la concentración de partículas en  $(x, t)$

$A$  área de la sección transversal del tubo, que consideraremos constante

En términos de lo anterior

$$N_{\Delta x}(t) = \int_x^{x+\Delta x} A u(s, t) ds$$

Sea  $h > 0$  la duración del lapso de tiempo que consideraremos, entonces  $N_{\Delta x}(t + \Delta x)$  el número de partículas que habrá en  $V_{\Delta x}$  al tiempo  $t + h$  estará dado por:

$$\left( \begin{array}{l} N_{\Delta x}(t), \text{ número} \\ \text{de partículas} \\ \text{en } V_{\Delta x} \text{ al tiempo } t, \end{array} \right) + \left( \begin{array}{l} \text{número de partículas} \\ \text{que entran a } V_{\Delta x} \\ \text{durante el intervalo} \\ \text{de tiempo } h \end{array} \right) - \left( \begin{array}{l} \text{número de partículas} \\ \text{que salen de } V_{\Delta x} \\ \text{durante el intervalo} \\ \text{de tiempo } h \end{array} \right) \\ \pm \left( \begin{array}{l} \text{número de partículas} \\ \text{que se crean o destruyen} \\ \text{en } V_{\Delta x} \text{ durante el intervalo} \\ \text{de tiempo } h \end{array} \right) \quad (\text{A.1})$$

Llamémosle  $J(x, t)$  al *flujo de partículas* en  $(x, t)$ , entendido como el número de partículas que cruzan una unidad de área por unidad de tiempo, en la posición  $x$  en dirección positiva. Sea  $f(x, t, u)$  el número de partículas creadas o destruidas por unidad de área y por unidad de tiempo en  $x$  al tiempo  $t$  cuando la concentración en ese punto es  $u$ .

Entonces la ecuación para la ley de conservación dada por (A.1) será:

$$\int_x^{x+\Delta x} Au(s, t+h) ds =$$

$$\int_x^{x+\Delta x} Au(s, t) + AJ(x, t)h - AJ(x+\Delta x, t)h + h \int_x^{x+\Delta x} Af(s, t, u) ds \quad (\text{A.2})$$

simplificando y considerando que  $A$  es constante, se tiene que:

$$\int_x^{x+\Delta x} (u(s, t+h) - u(s, t)) ds = -(J(x+\Delta x, t) - J(x, t))h \pm \int_x^{x+\Delta x} f(s, t, u) ds \quad (\text{A.3})$$

Dividiendo todo entre  $h$  y tomando el límite cuando  $h \rightarrow 0$ , obtenemos:

$$\int_x^{x+\Delta x} \frac{\partial u(s, t)}{\partial t} ds = (J(x, t) - J(x+\Delta x, t)) \pm \int_x^{x+\Delta x} f(s, t, u) ds \quad (\text{A.4})$$

haciendo consideraciones sobre la continuidad de las funciones  $u$ ,  $f$  y  $J$  obtenemos:

$$\frac{\partial u(s_1, t)}{\partial t} \Delta x = (J(x, t) - J(x+\Delta x, t)) \pm f(s_2, t, u) \Delta x \quad (\text{A.5})$$

donde  $x < s_1, s_2 < x + \Delta x$ . Dividimos entre  $\Delta x$  y tomamos el límite cuando  $\Delta x \rightarrow 0$  para obtener:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x}(x, t) \pm f(x, t, u) \quad (\text{A.6})$$

La ecuación (A.6) se llama *ecuación de conservación o de continuidad*. En el caso de que el movimiento de la sustancia se realice en espacios de dimensión mayor que uno, un razonamiento similar al desarrollado aquí puede

seguirse para deducir la correspondiente ley de conservación en dimensiones mayores. Ésta es:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \nabla \cdot \vec{J}(\vec{r}, t) \pm f(\vec{r}, t, u) \quad \forall (\vec{r}, t) \in \Omega \times \mathbb{R}^+ \quad (\text{A.7})$$

donde  $\nabla \cdot \vec{J}$  denota la divergencia del vector flujo  $\vec{J}$  calculada respecto a las variables espaciales. Dependiendo de la forma que tenga el flujo, será la ecuación obtenida.

## A.2 La difusión de Fick

Una de las formas más comunes en la literatura para el flujo, es la que da la *ley de Fick* que fue obtenida a mediados del siglo XIX por el fisiólogo alemán Adolf Eugene Fick. Dicha ley se enuncia así:

**El flujo de la sustancia —con concentración  $u(\vec{r}, t)$ — por unidad de área y por unidad de tiempo, en el punto  $\vec{r}$  al tiempo  $t$ , es directamente proporcional al gradiente de la concentración en dicho punto.**

La expresión matemática de ésta es:

$$\vec{J}(\vec{r}, t) = -D\nabla u(\vec{r}, t), \quad (\text{A.8})$$

donde  $D > 0$  y es la *difusividad* de la sustancia. El signo menos indica que la sustancia se difunde de sitios de alta concentración hacia sitios en los que ésta es baja.

Sustituyendo la expresión (A.8) en la ecuación (A.7) damos lugar a la ecuación de la *ley de difusión de Fick*:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u \pm f(\vec{r}, t, u) \quad \forall (\vec{r}, t) \in \Omega \times \mathbb{R}^+, \quad (\text{A.9})$$

donde  $\nabla^2$  es el operador laplaciano que, escrito en tres dimensiones, toma la forma:

$$\nabla^2 \equiv \frac{\partial^2}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^2}{\partial x_3^2}.$$

Si en vez de ser una sola sustancia la que se difunde, son  $n$  las que lo hacen y además interaccionan entre ellas, damos lugar a un sistema de ecuaciones de reacción-difusión. Los sistemas de reacción-difusión son sistemas acoplados de ecuaciones diferenciales parciales de tipo parabólico. Un ejemplo de éstos es

$$\frac{\partial \vec{U}}{\partial t} = \mathcal{D} \nabla^2 \vec{U} + \vec{F}(\vec{U}, \vec{\mu}), \quad (\text{A.10})$$

donde  $\vec{U}$  es el vector cuyas entradas son cada una de las  $n$  concentraciones,  $\mathcal{D}$  es una matriz diagonal cuyos elementos son los coeficientes de difusión de cada sustancia, el campo vectorial  $\vec{F}(\vec{U}, \vec{\mu})$  representa los términos de interacción de las sustancias y el vector  $\vec{\mu}$  representa un vector de parámetros con interpretación física precisa en el contexto donde se plantee el problema. La parte de interacción la da la dinámica particular, por ejemplo, si el fenómeno que se describe es la reacción de sustancias, entonces la cinética química regida por la ley de acción de masas determina la forma explícita del vector  $\vec{F}$ .

Nótese que las ecuaciones de FitzHugh-Nagumo en su versión espacio-temporal y sus simplificaciones subsecuentes, son un caso particular del sistema (A.10).

### A.3 Los problemas físicos

La naturaleza física de los problemas cuya dinámica está descrita por sistemas de reacción-difusión, además de completar el problema matemático correspondiente, les impone a las variables una serie de condiciones extras. A saber:

1. **Las condiciones iniciales.** Su nombre lo dice todo: indican la distribución inicial de las sustancias en el medio. Por ejemplo, para una sola sustancia en una dimensión, tenemos  $u(x, 0) = u_0(x)$  donde  $u_0$  es una función dada para todo  $x$  en la región  $\Omega$ .
2. **Las condiciones de frontera.** Éstas indican la interacción que tienen las sustancias con la frontera del dominio  $\Omega$  para todo tiempo  $t$  y pueden ser de tres tipos:

- **Dirichlet.** Ésta da la concentración de los reactivos sobre la frontera. Para una sustancia en un medio de dimensión uno, la condición de Dirichlet toma la forma  $u = b(x, t) \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbf{R}^+$  donde  $b$  es dada.
- **Newmann.** Ésta da el flujo de las sustancias a través de la frontera del sitio en el que se lleva a cabo la reacción. Por ejemplo, de no haber flujo en la frontera, esto lo expresa la condición  $\nabla u \cdot n = 0 \forall (x, t) \in \partial\Omega \times \mathbf{R}^+$
- **Robin o mixto.** Éstas expresan como una combinación lineal de las dos anteriores.

El problema matemático a estudiar consiste en el sistema de ecuaciones de reacción-difusión más las condiciones iniciales y de frontera correspondientes.

**Definición A.3.1.** *Por solución clásica o fuerte de un sistema de reacción-difusión del tipo (A.10), se entiende a una función  $u : \Omega \times \mathbf{R}^+ \rightarrow \mathbf{R}$ , que pertenece al conjunto  $C^2(\Omega) \cup C^1(\mathbf{R}^+)$  tal que:*

1. *Es solución de (A.10) para todo  $(\vec{r}, t) \in \Omega \times \mathbf{R}^+$ .*
2. *Satisfaga la condición inicial para todo  $\vec{r} \in \Omega$ ,*
3. *Satisfaga la condición de frontera apropiada para todo  $(\vec{r}, t) \in \Omega \times \mathbf{R}^+$ .*

El carácter *no lineal* de los sistemas de reacción-difusión hace que, por lo general, la búsqueda de soluciones explícitas para problemas con condiciones iniciales y de frontera, sea más un buen deseo que una realidad. Por esta razón se tiene que hacer uso de técnicas que permitan describir cualitativamente sus soluciones pues aunque no conozcamos las soluciones explícitas hay muchas cosas que podemos decir: si existen, si son únicas, si son continuas respecto a condiciones iniciales y a parámetros, qué cualidades tienen (acotadas, crecientes, periódicas, etc.), cómo se comportan o cómo se ven. Las simulaciones numéricas, además de ser un excelente complemento a los análisis cualitativos, facilitan los estudios de este tipo de sistemas no lineales.

## Apéndice B

# Ondas viajeras en la ecuación de Fisher-KPP

En este apéndice presentamos en forma resumida la contribución de Kolmogorov *et. al.* [47] al análisis de existencia de soluciones de tipo onda viajera  $u(x, t) = \phi(x - ct)$  para la ecuación de reacción-difusión<sup>1</sup>:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad \forall (x, t) \in \mathbf{R} \times \mathbf{R}^+, \quad (\text{B.1})$$

donde  $f$  es una función definida en el intervalo  $[0, 1]$  que satisface:

1.  $f(0) = f(1) = 0$  con  $f(u) > 0 \forall u \in (0, 1)$ ,
2.  $f'(0) > 0$ ,  $f'(1) < 0$  con  $f \in C^1[0, 1]$ .

Supondremos que la condición inicial  $u(x, 0) = u_0(x)$  satisface

$$0 \leq u_0(x) \leq 1 \quad \forall x \in (-\infty, +\infty)$$

Nótese que, por las características de  $f$ , ocurre que  $\tilde{u}_0(x, t) \equiv 0$  y  $\tilde{u}_1(x, t) \equiv 1$  son soluciones estacionarias y homogéneas de la ecuación (B.1).

Consideremos ahora el siguiente problema:

---

<sup>1</sup>En 1937 el biólogo y estadístico inglés R.A. Fisher introdujo un caso particular de la ecuación (B.1) en el que  $f$  es cuadrática, para estudiar el avance de la concentración de un gene ventajoso dentro de una población que vive en un hábitat unidimensional. Él sólo dio argumentos de plausibilidad para la existencia de la onda y estimó el valor de la velocidad. Véase [14]

**Problema 1 (P1).** *Determinar las condiciones bajo las cuales la ecuación (B.1) tiene soluciones de tipo onda viajera cumpliendo:*

$$a) \quad \phi(-\infty) = 1; \quad \phi'(-\infty) = 0 \quad (\text{B.2a})$$

$$b) \quad \phi(+\infty) = 0; \quad \phi'(+\infty) = 0 \quad (\text{B.2b})$$

$$c) \quad \phi'(\xi) < 0 \quad \forall \xi \in (-\infty, +\infty) \quad (\text{B.2c})$$

$$d) \quad 0 \leq \phi(\xi) \leq 1 \quad (\text{B.2d})$$

Un aspecto de la contribución de Kolmogorov *et. al.* consistió en lo siguiente. En vez de estudiar el problema en su formulación original (P1), ellos lo renunciaron en términos de un problema dinámico. Veamos cómo. Supóngase que existe  $c$  para la que la ecuación (B.1) tiene solución de tipo onda viajera  $u(x, t) = \phi(x - ct) \equiv \phi(\xi)$ . Al sustituirla en (B.1), llegamos a que  $\phi$  debe satisfacer la siguiente ecuación diferencial de segundo orden:

$$\frac{d^2\phi}{d\xi^2} + c \frac{d\phi}{d\xi} + f(\phi) = 0, \quad (\text{B.3})$$

junto con las condiciones listadas antes. Introduciendo  $v = \phi'$  la ecuación (B.3) se escribe como el sistema autónomo de ecuaciones diferenciales:

$$\phi' = v \quad (\text{B.4a})$$

$$v' = -cv - f(\phi) \quad (\text{B.4b})$$

el cual, por las características cualitativas de  $f$ , tiene dos puntos de equilibrio:  $P_0 = (0, 0)$  y  $P_1 = (1, 0)$ . De las condiciones que antes le pedíamos a  $\phi$ , (B.2) pueden re-escribirse en términos de las correspondientes para la pareja  $(\phi(\xi), v(\xi))$ , solución del sistema (B.4), de la siguiente manera:

$$a) \quad \phi(-\infty) = 1, \quad v(-\infty) = 0, \quad (\text{B.5a})$$

$$b) \quad \phi(+\infty) = 0, \quad v(+\infty) = 0, \quad (\text{B.5b})$$

$$c) \quad v(\xi) < 0 \quad \forall \xi \in (-\infty, +\infty), \quad (\text{B.5c})$$

$$d) \quad 0 \leq \phi(\xi) \leq 1 \quad \forall \xi \in (-\infty, +\infty). \quad (\text{B.5d})$$

Esto da pie a que enunciemos el siguiente problema:

**Problema 2 (P2).** *Determinar los valores de la velocidad  $c$  para los que el sistema (B.4) tenga una trayectoria  $(\phi(\xi), v(\xi))$  que cumpla las condiciones (B.5) anteriores.*

Éste puede rephrasearse en los siguientes términos: Determinar los valores de  $c$  para los que el sistema (B.4) tiene una trayectoria heteroclínica,  $((\phi(\xi), v(\xi)))$ , que conecte los puntos (en este orden)  $P_1$  con  $P_0$  y que satisfaga las condiciones (B.5).

Se puede probar la equivalencia entre los problemas (P1) y (P2) (véase [14]), de manera que nos quedamos con la formulación dinámica.

El análisis de la dinámica a la que da lugar el sistema (B.4) al variar el parámetro  $c$  se hace en dos partes.

## B.1 Análisis local

Primero obtenemos la aproximación lineal al sistema (B.4) alrededor de cualquier punto  $(\phi, v)$ . Ésta es

$$\phi' = v \quad (\text{B.6a})$$

$$v' = -f'(\phi)\phi - cv \quad (\text{B.6b})$$

Evaluando la matriz de Jacobi

$$J(f, g)|_{(\phi, v)} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -f'(\phi) & -c \end{pmatrix}, \quad (\text{B.7})$$

en  $P_1$  y calculando los valores propios de la matriz resultante, se tiene

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4f'(1)}}{2}.$$

Como  $f'(1) < 0$ ,  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son reales de signos opuestos para todo  $c > 0$ , por lo que  $P_1$  es un punto silla para esos valores de  $c$ . La posible trayectoria a ser solución de (P2) es aquélla que, partiendo de  $P_1$ , lo hace teniendo por recta tangente a la generada por el vector propio asociado a  $\lambda_1 > 0$  y que entra a la franja

$$F \equiv \{(\phi, v) | 0 < \phi < 1, -\infty < v < 0\}.$$

Se trata de la "rama izquierda" de la variedad inestable en  $P_1$ . Denotémosla así:  $W_c^u(P_1)$ .

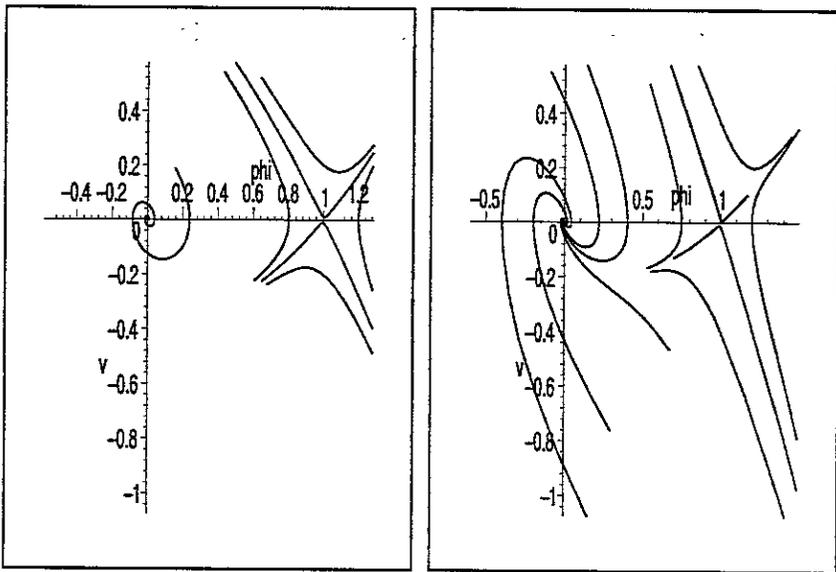
Ahora evaluamos la matriz (B.7) en  $P_0$  y calculamos sus valores propios. Éstos son:

$$\lambda_1, \lambda_2 = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4f'(0)}}{2}.$$

Como la parte real de  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  es negativa,  $P_0$  es asintóticamente estable localmente y, dependiendo de cómo sea  $c$ , se tienen dos posibilidades:

- $P_0$  es nodo si  $0 < c < 2\sqrt{f'(0)}$ ,
- $P_0$  es foco, si  $c \geq 2\sqrt{f'(0)}$

El retrato fase local del sistema (B.6) se muestra en la figura B.1.



(a)  $0 < c < 2\sqrt{f'(0)}$

(b)  $c > 2\sqrt{f'(0)}$

Figura B.1: Dinámica local del sistema (B.3).

## B.2 Análisis global

Hemos visto que la posible trayectoria a ser solución de (P2), es  $W_c^u(P_1)$ , por lo que es necesario estudiar su comportamiento al variar  $c$ . El análisis se concluye si determinamos los valores de  $c$  para los que  $W_c^u(P_1)$  tiende a  $P_0$  cuando  $\xi \rightarrow +\infty$ . Ahora bien, aunque la variedad  $W_c^u(P_1)$  pudiera alcanzar  $P_0$ , hay valores de  $c$  para los cuales el comportamiento de  $\phi$  alrededor de  $P_0$  no satisface todas las condiciones. Para cada  $0 < c < 2\sqrt{f'(0)}$  las soluciones de (B.4) oscilan alrededor de  $P_0$  lo cual implica que  $\phi(\xi)$  violaría la condición  $0 \leq \phi(\xi) \leq 1 \quad \forall \xi \in (-\infty, +\infty)$ . Por tanto, esos valores de  $c$  quedan excluidos del análisis.

Al restringir el campo vectorial definido por (B.4), al segmento  $0 < \phi < 1$  y al conjunto  $\{(\phi, v) | \phi \equiv 1, -\infty < v < 0\}$  uno puede comprobar que el flujo apunta hacia el interior de la franja  $F$ . Aseguramos que puede seleccionarse  $m > 0$  de tal manera que la región (véase la Figura B.2)

$$R = \{(\phi, v) | 0 < \phi < 1, -m\phi < v < 0\},$$

sea *positivamente invariante* del sistema (B.3) y, dado que en la franja  $F$  tal sistema no tiene trayectorias cerradas (por Prueba de Dulac) ni puntos de equilibrio entonces, por una aplicación del *Teorema de Poincaré-Bendixon*, la variedad  $W_c^u(P_1)$  termina en  $P_0$  cuando  $\xi \rightarrow +\infty$ . Los detalles pueden verse en [14].

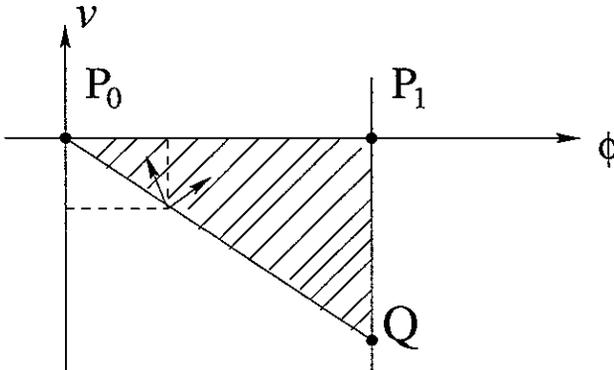


Figura B.2: Construcción de una región invariante del sistema (B.3).

Usando los argumentos anteriores, se concluye: Para cada valor de  $c$  tal

que  $c \geq 2\sqrt{f'(0)}$  el sistema (B.4) tiene una trayectoria heteroclínica,  $W_c^u(P_1)$ , que conecta el equilibrio  $P_1$  con  $P_0$  y que es solución del problema (P2).

Como para cada  $c > 0$  tal que  $c \geq 2\sqrt{f'(0)}$ ,  $W_c^u(P_1) = (\phi_c(\xi), v_c(\xi))$  es solución de (P2) entonces, dada la equivalencia entre (P1) y (P2), para cada  $c$  como la mencionada, la función  $\phi_c(\xi)$  es solución de (P1) y representa una onda viajera de tipo frente monótona decreciente. Tenemos pues, una infinidad de soluciones (una para cada  $c \geq 2\sqrt{f'(0)}$ ) del problema (P1).

Kolmogorov *et al.*, probaron además, el siguiente resultado de estabilidad de la onda viajera con velocidad mínima  $c^* = 2\sqrt{f'(0)}$ :

Sea  $\tilde{u}(x, t)$  solución de la ecuación (B.1) cuya condición inicial tiene soporte compacto, entonces  $\lim_{t \rightarrow +\infty} |\tilde{u}(x, t) - \phi(x - c^*t)| = 0$ .

La metodología introducida por Kolmogorov *et al.* ha sido extendida para hacer análisis de existencia de soluciones de tipo onda viajera de los más variados sistemas de ecuaciones de reacción-difusión. Un ejemplo de esto lo constituyen los modelos de conducción nerviosa estudiados en los Capítulos 3 y 4 de este trabajo.

También su análisis de estabilidad de ondas viajeras con velocidad mínima, ha sido usado y extendido para otros tantos sistemas.

### B.3 Región positivamente invariante

Vamos a construir un conjunto positivamente invariante (*i. e.* que en la frontera el campo vectorial apunte hacia dentro) que contenga a la trayectoria.

Consideremos  $v = -m\phi$  con  $m > 0$ . Sea  $(\phi, v)$  un punto arbitrario en el segmento  $P_0Q$  donde  $Q$  es la intersección de  $v = -m\phi$  con la recta  $v = 1$ .

Si escogemos  $m$  tal que  $n \cdot (\phi', v') > 0$  con  $n = (m, 1)$  tendríamos que  $P_0P_1Q$  es un conjunto invariante

$$\begin{aligned} n \cdot (\phi', v') &= (m, 1) \cdot (-m\phi, -c(-m\phi) - f(\phi)) \\ &= -m^2\phi + cm\phi - f(\phi) \end{aligned}$$

Sea  $b = \sup_{\phi \in (0,1)} \frac{f(\phi)}{\phi}$  donde la razón  $\frac{f(\phi)}{\phi}$  es la pendiente de la recta secante.

Ver Figura (B.3)

Tendremos que

$$n \cdot (\phi', v') > 0 \iff -m^2\phi + cm\phi - f(\phi) > 0$$

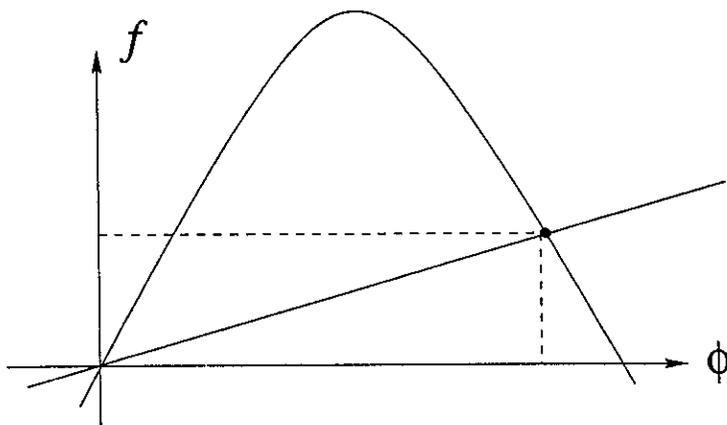


Figura B.3: Pendiente de la recta secante,  $\frac{f(\phi)}{\phi}$ .

Por la definición de  $b$

$$-m^2\phi + cm\phi - f(\phi) \geq -m^2\phi + cm\phi - b\phi$$

Entonces,

$$\begin{aligned} n \cdot (\phi', v') > 0 &\iff -m^2\phi + cm\phi - b\phi > 0 \\ &\iff m^2 - cm - b < 0 \end{aligned}$$

Definimos  $M(m) = m^2 - cm + b$ ,

$$M(m) = 0 \iff m_{1,2} = \frac{c \pm \sqrt{c^2 - 4b}}{2}$$

Por lo que

$$M(m) < 0 \text{ si } m \in (m_1, m_2)$$

Donde,

$$\begin{aligned} m_1, m_2 \in \mathbb{R} &\iff c^2 - 4b \geq 0 \\ &\iff c^2 \geq 4 \end{aligned}$$

Entonces para  $m \in (m_1, m_2)$  la ecuación  $v = -m\phi$  asegura que todas las trayectorias que llegan a  $P_0Q$  permanecen en el triángulo  $P_0P_1Q \forall \xi$ .

Como la única trayectoria que entra en el triángulo  $P_0P_1Q$  viniendo de  $P_1$  es la que deja este punto a través de la variedad inestable, para cada  $c$  tal que  $c \geq 4b$  existe una trayectoria heteroclílica que conecta  $P_1$  con  $P_0$  y de donde existe una única solución que satisface las condiciones.

Hay entonces una onda de  $u \equiv 0$  a  $u \equiv 1$  para un único valor de la velocidad de onda  $c \geq 4b$ .

# Apéndice C

## Dos Teoremas de los Sistemas Planos

En este apéndice enunciamos un par de teoremas que tratan de la dinámica global de sistemas de dos ecuaciones diferenciales ordinarias de primer orden. El primero dice cuando no hay trayectorias cerradas; mientras que el segundo es el teorema de los sistemas planos y dice hacia dónde tienden las trayectorias cuando el tiempo es “grande” una vez que éstas quedan atrapadas en cierto tipo de regiones.

Nos referiremos al sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias:

$$\dot{x} = F_1(x, y) \tag{C.1a}$$

$$\dot{y} = F_2(x, y) \tag{C.1b}$$

donde  $F_i$  con  $i = 1, 2$  son funciones continuas en  $\mathcal{D} \subset \mathbf{R}^2$  y ahí satisfacen que son funciones continuas con derivadas parciales continuas con respecto a  $x$  y  $y$  de modo que existirá una única solución de (C.1) para una condición inicial dada  $(x_0, y_0)$ .

Ambos resultados fueron usados en algunas demostraciones hechas en el Capítulo 3. De manera que en este espacio haremos más preciso su uso. En particular, como vimos en el Capítulo 3 el análisis local no es suficiente para establecer resultados de existencia. Aunque  $W_c^u(P_1)$  tienda a  $P_0$  cuando  $\xi \rightarrow \infty$  para algún valor de  $c = c_0$ , un argumento más general descartaría todos los demás casos. En particular, hay que ver en el Lema 3.4.6 que dado que la región que nos interesa no tiene trayectorias cerradas ni puntos de

equilibrio, no hay otra opción que la órbita se aproxime al punto de equilibrio  $P_0$ .

## C.1 El criterio negativo de Bendixon

**Teorema C.1.1.** *Suponga que  $D$  es una región simplemente conexa del plano. Si la expresión*

$$\frac{\partial F_1}{\partial x} + \frac{\partial F_2}{\partial y}$$

*no es idénticamente cero y no cambia de signo en  $D$ , entonces el sistema (C.1) no tiene trayectorias cerradas en esta región.*

*Demostración.* Sea  $C$  una trayectoria cerrada en  $D$ , entonces usando el Teorema de Green,

$$\int_C F_1(x, y)dy - F_2(x, y)dx = \int \int_S \left( \frac{\partial F_1}{\partial x} + \frac{\partial F_2}{\partial y} \right) dx dy \quad (C.2)$$

con  $S$  la región contenida dentro de  $C$ . Considerando (C.1), tenemos:

$$\frac{dx}{dy} = \frac{dx/dy}{dy/dt} = \frac{F_1(x, y)}{F_2(x, y)}$$

de donde,

$$F_2(x, y)dx = F_1(x, y)dy$$

entonces

$$F_1(x, y)dy - F_2(x, y)dx = 0$$

por lo que la integral del lado izquierdo en (C.2) debe ser cero, en tal caso se tendrá que

$$\int \int_S \left( \frac{\partial F_1}{\partial x} + \frac{\partial F_2}{\partial y} \right) dx dy = 0$$

expresión que será válida si  $\frac{\partial F_1}{\partial x} + \frac{\partial F_2}{\partial y}$  se anula sobre  $S$ , lo que pasa sólo si es cero siempre o cambia de signo.  $\square$

Para hacer una aplicación de este resultado al sistema que estudiamos en el Capítulo 3, definamos la región

$$\mathcal{R} \equiv \{(\phi, v) | 0 < \phi < 1, -\infty < v < \infty\}$$

El campo vectorial está determinado por:

$$F_1(\phi, v) = v \quad (\text{C.3})$$

$$F_2(\phi, v) = -cv - f(\phi) \quad (\text{C.4})$$

Luego,  $\frac{\partial F_1(\phi, v)}{\partial \phi} + \frac{\partial F_2(\phi, v)}{\partial v} = -c$ . Entonces para  $c \neq 0$  el sistema (3.9) no tiene trayectorias cerradas en  $\mathcal{R}$ .

En realidad el criterio negativo de Bendixon es un caso particular de la *Prueba de Dulac*. Ésta se enuncia así:

**Teorema C.1.2.** *Sea  $D$  una región simplemente conexa del plano y supongamos que hay una función  $B(x, y)$  continuamente diferenciable sobre  $D$ , tal que la expresión*

$$\frac{\partial(BF)}{\partial x} + \frac{\partial(BG)}{\partial y}$$

*no es idénticamente cero y no cambia de signo en  $D$ , entonces no hay órbitas cerradas en esta región.*

El criterio de Bendixon tiene el calificativo de *negativo*, debido a que sólo da condiciones necesarias para que **no** existan órbitas cerradas. No predice lo que pasa si las expresiones asociadas cambian de signo.

## C.2 El teorema de Poincaré-Bendixon

Este teorema dice quiénes son los conjuntos “destino” de las trayectorias de sistemas planos cuando éstos son “suaves”.

**Teorema C.2.1 (Teorema de Poincaré-Bendixon).** *Suponga que el sistema plano (C.1) tiene un número finito de puntos de equilibrio. Si la órbita positiva  $\gamma^+(\mathbf{x}_0)$  de  $\mathbf{x}_0$  es acotada, entonces uno de los siguientes resultados se cumple:*

- *El conjunto  $\omega$ -límite  $\omega(\mathbf{x}_0)$  es un punto de equilibrio  $\mathbf{x}^*$*
- *$\omega(\mathbf{x}_0)$  es una órbita periódica  $\Gamma$  y  $\gamma^+(\mathbf{x}_0) = \omega(\mathbf{x}_0) = \Gamma$  ó  $\gamma^+(\mathbf{x}_0)$  tiende a  $\Gamma$ .*

- $\omega(\mathbf{x}_0)$  es un conjunto de puntos de equilibrio y órbitas cuyos conjuntos  $\alpha$  y  $\omega$ -límite son los puntos de equilibrio.

El Teorema predice entonces la existencia de una órbita periódica estable en dos casos equivalentes: El flujo no puede salir de una región  $D$  que contiene un nodo inestable; El flujo queda atrapado en una región anular  $A$  del plano.

Viéndolo en el sistema que estudiamos en el Capítulo 3, tenemos que en nuestro caso no hay órbitas periódicas en la región  $\mathcal{R}$  (por el Criterio Negativo de Bendixon), entonces, por el Teorema de Poncaré-Bendixon, solo quedan dos posibilidades: con el primer inciso tendríamos el frente de  $u_1 \equiv 1$  a  $u_0 \equiv 0$  ó, con el tercer inciso, la coexistencia del frente y la conexión silla-espinal(silla-nodo).

El Teorema de Poncaré-Bendixon es válido para campos vectoriales de dimensión dos, debido a que en este caso contamos con un resultado importante conocido como el *Teorema de la Curva de Jordan*, que es fundamental en la prueba.

# Apéndice D

## Algunos resultados importantes

### D.1 Teorema de la variedad central

Una de las herramientas para simplificar el tratamiento de ecuaciones diferenciales no lineales a través de reducir la dimensión del problema, lo constituye el Teorema de la Variedad Central el que, además, resulta especialmente útil para estudiar la dinámica alrededor de puntos de equilibrio no hiperbólicos. Recordemos que, dado un sistema lineal

$$\dot{x} = Ax \quad x \in \mathbb{R}^n \quad A \in M_{n \times n} \quad (\text{D.1})$$

tiene subespacios invariantes  $E^s$ ,  $E^u$ ,  $E^c$  que corresponden a los conjuntos que generan los valores propios que tienen parte real negativa, positiva y cero, respectivamente. Luego,  $\mathbb{R}^n$  se puede representar como la suma directa de estos tres subespacios. Ahora, para estudiar la ecuación no lineal

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

consideramos el sistema lineal

$$\dot{y} = Ay, \quad y \in \mathbb{R}^n \quad (\text{D.3})$$

donde  $A = Df(x^*)$  con  $x = x^*$  un punto fijo de la ecuación (D.2). Trasladamos el punto fijo al origen y desarrollamos en serie de Taylor alrededor de este punto para obtener:

$$\dot{y} = Df(x^*) + R(y) \quad (\text{D.4})$$

donde  $R(y) = O(|y|^2)$  y usando que  $f(x^*) = 0$ . Podemos encontrar una transformación lineal  $T$  que transforme (D.3) en la siguiente forma

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \\ \dot{w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A_s & 0 & 0 \\ 0 & A_u & 0 \\ 0 & 0 & A_c \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \\ w \end{pmatrix} \quad (\text{D.5})$$

donde  $T^{-1}y \equiv (u, v, w) \in \mathbb{R}^s \times \mathbb{R}^u \times \mathbb{R}^c$  con  $s + u + c = n$ .  $A_s$  es una matriz de  $s \times s$  con valores propios con parte real negativa,  $A_u$  de  $u \times u$  con valores propios con parte real positiva y  $A_c$  es una matriz de  $c \times c$  con valores propios con parte real cero. Los ceros representan matrices cero.

Usamos esta transformación en la ecuación (D.4) y obtenemos

$$\dot{u} = A_s u + R_s(u, v, w) \quad (\text{D.6a})$$

$$\dot{v} = A_u v + R_u(u, v, w) \quad (\text{D.6b})$$

$$\dot{w} = A_c w + R_c(u, v, w) \quad (\text{D.6c})$$

Supongamos que (D.6) es  $C^r$ ,  $r \geq 2$ . Entonces el punto fijo  $(u, v, w) = 0$  de (D.6) posee una variedad local estable  $C^r$  de dimensión  $s$ ,  $W^s(0)$ ; una variedad local inestable  $C^r$  de dimensión  $u$ ,  $W^u(0)$  y una variedad local central  $C^r$  de dimensión  $c$ ,  $W^c(0)$ . Todas se intersectan en  $(u, v, w) = 0$ .

Estas variedades son tangentes a las variedades invariantes respectivas del campo vectorial lineal (D.5) en el origen. Además  $W^s(0)$  y  $W^u(0)$  tienen las propiedades asintóticas de  $E^s$  y  $E^u$  respectivamente.

La dinámica de (D.6) en vecindades de un punto de equilibrio no hiperbólico está dada por la dinámica alrededor de la variedad la que, además, se puede aproximar tanto como se desee.

## D.2 La bifurcación de Hopf

Consideremos la ecuación

$$\dot{y} = g(y, \lambda) \quad (\text{D.7})$$

con  $y \in \mathbb{R}^n$ ,  $\lambda \in \mathbb{R}^p$  donde  $g \in C^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^p)$ . Supongamos que (D.7) tiene un punto fijo en  $(y_0, \lambda_0)$ . Obtengamos la aproximación lineal alrededor de  $(y_0, \lambda_0)$ . Ésta es:

$$\dot{c} = D_y g(y_0, \lambda_0)c, \quad c \in \mathbb{R}^n \quad (\text{D.8})$$

Si el punto fijo es hiperbólico, su estabilidad está determinada a través de (D.8), ya que si  $D_y g(y_0, \lambda_0)$  no tiene valores propios en el eje imaginario entonces  $D_y g(y_0, \lambda_0)$  es invertible y por el teorema de la función implícita, existe una única función  $y(\lambda) \in C^r$  tal que  $g(y(\lambda), \lambda) = 0$  para  $\lambda$  suficientemente cerca a  $\lambda_0$  con  $y(\lambda_0) = y_0$ . Como la ecuación depende del parámetro  $\lambda$ , queremos saber qué pasa con la estructura de las órbitas cuando  $\lambda$  varía. Supongamos que  $D_y g(y_0, \lambda_0)$  tiene dos valores propios imaginarios puros y el resto partes reales distintas de cero. En este caso el punto de equilibrio es no-hiperbólico, por el *Teorema de la Variedad Central* (véase sección D.1) sabemos que la estructura de la órbita cerca de  $(y_0, \lambda_0)$  está determinada por el campo vectorial (D.7) restringido a la variedad central.

Sobre la variedad central (D.7) tiene la forma:

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \operatorname{Re} \lambda(\mu) & -\operatorname{Im} \lambda(\mu) \\ \operatorname{Im} \lambda(\mu) & \operatorname{Re} \lambda(\mu) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f_1(x, y, \mu) \\ f_2(x, y, \mu) \end{pmatrix}, \quad (\text{D.9})$$

donde  $f_1, f_2$  son no lineales y  $\lambda(\mu), \overline{\lambda(\mu)}$  son los valores propios de la matriz de Jacobi que define la aproximación lineal en el origen. Denotémoslos así:  $\lambda(\mu) = \alpha(\mu) + i\omega(\mu)$ , por hipótesis  $\alpha(0) = 0, \omega(0) \neq 0$ .

El siguiente paso es transformar (D.9) en una forma normal:

$$\dot{x} = \alpha(\mu)x - \omega(\mu)y + (a(\mu)x - b(\mu)y)(x^2 + y^2) + O(|x|^5, |y|^5) \quad (\text{D.10a})$$

$$\dot{y} = \omega(\mu)x - \alpha(\mu)y + (b(\mu)x - a(\mu)y)(x^2 + y^2) + O(|x|^5, |y|^5) \quad (\text{D.10b})$$

Cambiamos a coordenadas polares:

$$\dot{r} = \alpha(\mu)r + a(\mu)r^3 + O(r^5) \quad (\text{D.11a})$$

$$\dot{\theta} = \omega(\mu) + b(\mu)r^2 + O(r^4) \quad (\text{D.11b})$$

Como estamos interesados en la dinámica cerca de  $\mu = 0$ , desarrollemos en serie de Taylor los coeficientes en (D.11) alrededor de  $\mu = 0$  para obtener:

$$\dot{r} = \alpha'(0)\mu r + a(0)r^3 + O(\mu^2 r, \mu r^3, r^5) \quad (\text{D.12a})$$

$$\dot{\theta} = \omega(0) + \omega'(0)\mu + b(0)r^2 + O(\mu^2, \mu r^2, r^4) \quad (\text{D.12b})$$

usando que  $\alpha(0) = 0$ . Queremos entender la dinámica de (D.12) para  $r$  y  $\mu$  chicas, para esto estudiaremos la forma normal sin términos de orden

grande y mostraremos que la dinámica exhibida no se altera cualitativamente. Definimos  $\alpha'(0) = d, a(0) = a, \omega(0) = \omega, \omega'(0) = c, b(0) = b$ . Entonces (D.11) se escribe ahora como: (D.11) alrededor de  $\mu = 0$

$$\dot{r} = d\mu r + ar^3 \quad (\text{D.13a})$$

$$\dot{\theta} = \omega + c\mu + br^2 \quad (\text{D.13b})$$

Las órbitas periódicas de (D.13) corresponden a valores de  $r > 0, \mu$  tales que  $\dot{r} = 0$  pero  $\dot{\theta} \neq 0$ .

Para  $-\infty < \frac{\mu d}{a} < 0$  y  $\mu$  suficientemente pequeña

$$(r(t), \omega(t)) = \left( \sqrt{\frac{-\mu d}{a}}, \left( \omega + \left( c - \frac{bd}{a} \right) \mu \right) t + \omega_0 \right)$$

es una órbita periódica para (D.13).

La órbita periódica es (i) asintóticamente estable para  $a < 0$   
(ii) inestable para  $a > 0$

## D.2.1 Estabilidad

Hay varios casos:

1.  $d > 0, a > 0$  el origen es un punto fijo inestable para  $\mu > 0$  y asintóticamente estable para  $\mu < 0$ . Hay una órbita periódica inestable para  $\mu < 0$
2.  $d > 0, a < 0$  el origen es asintóticamente estable para  $\mu < 0$  e inestable para  $\mu > 0$ . Hay una órbita periódica asintóticamente estable para  $\mu > 0$
3.  $d < 0, a > 0$  el origen es inestable para  $\mu < 0$  y asintóticamente estable para  $\mu > 0$ . Hay una órbita periódica inestable para  $\mu > 0$
4.  $d < 0, a < 0$  el origen es asintóticamente estable para  $\mu < 0$  e inestable para  $\mu > 0$ . Hay una órbita periódica asintóticamente estable para  $\mu < 0$

En todos el origen es un punto fijo que resulta estable en  $\mu = 0$  para  $a < 0$  e inestable para  $a > 0$ . Para  $a > 0$  puede existir una órbita periódica si  $\mu > 0$  ó  $\mu < 0$ , pero en ambos casos es inestable. Para  $a < 0$  puede existir

una órbita periódica si  $\mu > 0$  ó  $\mu < 0$ , pero en ambos casos es asintóticamente estable. De lo anterior, es claro que  $a$  determina la estabilidad de la órbita.

El teorema de Bifurcación de Hopf muestra que la dinámica exhibida por la forma normal truncada es cualitativamente equivalente a la del sistema considerando la aportación de los términos de orden mayor.



# Bibliografía

- [1] \* Aidley, D. **The Physiology of Excitable Cells** *Cambridge University Press*, 1998.
- [2] \*\* Arrowsmith, D. and Place, C. **An introduction to dynamical systems** *Cambridge University Press*, 1990.
- [3] \* Britton, N. F. **Reaction-Diffusion Equations and Their Applications to Biology** *Academic Press*, 1986.
- [4] \*\* Britton, N. F. **Threshold phenomena and solitary travelling waves in a class of reaction-diffusion systems** *SIAM J. Appl. Math.* 42:1, Febrero, 1982.
- [5] \*\* Brown, J. and Churchill, R. **Fourier Series and Boundary Value Problems** *McGraw Hill International Editions*, 1993.
- [6] \*\* Cronin, J. **Mathematical aspects of Hodgkin-Huxley neural theory**, *Cambridge Studies in Mathematical Biology* 7, C. Cannings, F. C. Hoppensteadt and L. Segel, editores. *Cambridge University Press*, 1987.
- [7] \*\* Durand, E. **Existencia y estabilidad de ondas viajeras para la ecuación de FitzHugh-Nagumo**, Tesis de Licenciatura, Dirigida por Dr. Jorge Ize. Matemáticas, Facultad de Ciencias, UNAM, 1988.
- [8] \* Edelstein-Keshet, L. **Mathematical Models in Biology** *Random House*, 1988.
- [9] \* Esteva Peralta, L. y Sánchez Garduño, F. **Ondas viajeras en ciencias químico-biológicas I: motivación y trabajos pioneros** *Revista Ciencias*, No. 36 Octubre-Diciembre, 1994.

- [10] \* Esteva Peralta, L. y Sánchez Garduño, F. **Ondas Viajeras II** *Revista Ciencias*, No. 37 Enero-Marzo, 1995.
- [11] \*\* Evans, J., Fenichel, N. and Feroe, J. **Double impulse solutions in nerve axon equations** *SIAM J. Appl. Math.* Vol. 42, No. 2 , 1982.
- [12] \*\* Feroe, A. J. **Existence and stability of multiple solutions of a nerve equation** *SIAM J. Appl. Math.* Vol. 42, No. 2 , 1982.
- [13] \*\* Feroe, A. J. **Existence of travelling wave trains in nerve axon equations** *SIAM J. Appl. Math.* Vol. 46, No. 6 , 1986.
- [14] \* Fife, P. C. **Mathematical aspects of reacting diffusing systems** *Springer Verlag*, 1979.
- [15] \* Fife, P. and McLeod, J. **The approach of solutions of nonlinear diffusion equations to travelling front solutions** *Nonlinear Diffusion Equations*. 335-361, 1977.
- [16] \*\* Fisher, R. A. **The wave of advance of advantageous genes** *Ann. Eugenics*, 7:353-369, 1937.
- [17] \*\* FitzHugh, R. **Impulses and physiological states in models of nerve membrane** *Biophys. J.*, 1:445, 1960.
- [18] \*\* Flores, G. **Modelos de conducción de impulsos eléctricos en nervios**, *Monografías*, Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y Sistemas, Volumen 2, No. 8, 1992.
- [19] \*\* Gerhardt, M. and Tyson, J. **A cellular automaton model of excitable media**, *Physica D* 50:189-206, 1991.
- [20] \*\* Glass, L. and MacKey, M. **From clocks to chaos** The rhythms of life, *Princeton University Press*, 1988.
- [21] \*\* Gomatan, J. and Gringord, P. **Three-dimensional waves in excitable rection-diffusion systems**, *Journal of Mathematical Biology* 25:611-622, 1987.
- [22] \* Grindrod, P. **Patterns and waves** Oxford Applied Mathematics and Computing Sciences Series. *Oxford University Press*, 1991.

- [23] \* Haderer, K. and Rothe, F. **Travelling fronts in nonlinear diffusion equations** *Journal of Mathematical Biology* 2:251-263, 1975.
- [24] \*\* Hale, J. and Koçak, H. **Dynamics and Bifurcations** *Texts in Applied Mathematics* Springer-Verlag, 1991.
- [25] \*\* Halliday, D., Resnick, R. y Krane, K. **Física**, Vol 2. Versión ampliada. Editorial Continental, 1996.
- [26] \*\* Hastings, S. P. **On a third order differential equation from biology**, *Quart. J. Math. Oxford* 2:23, Pags:435-448, 1972.
- [27] \*\* Hastings, S. P. **The existence of periodic solutions to Nagumo's equation** *Quart. J. Math. Oxford* 3:25, Pags: 369-378, 1974.
- [28] \* Hastings, S. P. **Some mathematical problems from neurobiology**, *Am. Math. Monthly*, 82:881-894, 1975.
- [29] \*\* Hastings, S. P. **On the existence of homoclinic and periodic orbits for the FitzHugh-Nagumo equations** *Quart. J. Math. Oxford* 2:27, Pags: 123-134, 1976.
- [30] \* Hastings, S. P. **Single and multiple pulse waves for the FitzHugh-Nagumo equations** *SIAM J. Appl. Math.* 42:2. Abril, 1982.
- [31] \*\* Hernández Martínez P. **Sistemas de ecuaciones de reacción y difusión cuyas soluciones son frentes que se propagan en espiral**, Tesis de Licenciatura, Dirigida por Dra. Catherine García Reimbert. Matemáticas, Facultad de Ciencias, UNAM, 2001.
- [32] \*\* Hodgkin, A. and Katz, B. **The effect of sodium ions on the electrical activity of the giant axon of the squid**, *Journal of Physiology*. 108: 37-77, 1949.
- [33] \*\* Hodgkin, A., Huxley, A. and Katz, B. **Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of Loligo**, *Journal of Physiology*. 116: 424-448, 1952.
- [34] \*\* Hodgkin, A. and Huxley, A. **Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo**, *Journal of Physiology*. 116: 449-472, 1952.

- [35] \*\* Hodgkin, A. and Huxley, A. **The components of membrane conductance in the giant axon of Loligo**, *Journal of Physiology*. 116: 473-496, 1952.
- [36] \*\* Hodgkin, A. and Huxley, A. **The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of Loligo**, *Journal of Physiology*. 116: 497-506, 1952.
- [37] \*\* Hodgkin, A. and Huxley, A. **A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve**, *Journal of Physiology*. 117: 500-544, 1952.
- [38] \*\* Hoppensteadt, C. F. **An introduction to the mathematics of neurons**, *Cambridge University Press*, 1997.
- [39] \*\* Kane, J. W. y Sternheim, M. M. **Física**, Segunda edición. Editorial Reverté, 1989.
- [40] \*\* Jones, D. S. and Sleeman B. D. **Differential equations and mathematical biology** *George Allen and Unwin Publ.*, 1983.
- [41] \*\* Keener, J. P. **Waves in excitable media** *SIAM J. Appl. Math.* 39:3. December, 1980.
- [42] \*\* Keener, J. P. **Geometric Theory for spiral waves in excitable media**, *SIAM J. Appl. Math.* 46:6, 1986.
- [43] \* Keener, J. P. and Tyson, J. J. **Singular perturbation theory of travelling waves in excitable media (A review)** *Physica D* 32: 327-361, 1988.
- [44] \*\* Keener, J. P. and Tyson, J. J. **The dynamics of scroll waves in excitable media** *SIAM Rev.* 34: 1-39, 1992.
- [45] \*\* Keener, J. P. and Tyson, J. J. **A theory of rotating scroll waves in excitable media**, *Chemical waves and Patterns* R. Kapral and K. Showalter (eds.) 93-118, 1995.
- [46] \* Keener, J. and Sneyd, J. **Mathematical Physiology Interdisciplinary Applied Mathematics** *Springer Verlag*, 1998.

- [47] \*\* Kolmogorov, A., Petrovsky, I. and Piskounov, I. **Study of the diffusion equation with growth of the quantity of matter and its applications to biological problems**, *Applicable Mathematics of Non-Physical Phenomena* Ed. E. Oliveira Pinto and B. W. Conolly, 1982.
- [48] \*\* Lieberstein, M. H. **Mathematical Physiology**, Blood flow and electrically active cells, *American Elsevier Publishing Company*, 1973.
- [49] \* Luria, S. E. **36 Lecciones de Biología H. Blume Ediciones**, 1977.
- [50] \* McKean, H. P. **Nagumos's equation** *Advances in Mathematics* 4:209-223, 1970.
- [51] \*\* Meves, H. **Hodgkin-Huxley: Thirty Years after** *Current topics in membranes and transport*, 22:279-329. 1984.
- [52] \* Murray, J. D. **Mathematical Biology** *Biomathematics Texts Volumen 19. Springer Verlag*, 1989.
- [53] \*\* Nagumo, J., Arimoto, S. and Yoshizawa, S. **An active pulse transmission line simulating nerve axon** *Proc. IRE.* 50:2061-2070.
- [54] \*\* Peskin, C. **Partial Differential Equations in Biology** *Courant Institute of Mathematical Sciences*, New York University, 1975.
- [55] \* Rinzel, J. **Integration and propagation of neuroelectric signals**, Tomado de MAA Studies en Mathematics, Vol. 15, Studies in Mathematical Biology, Part I Cellular Behavior and the Development of Pattern. Simon A. Levin, Editor. *Mathematical Association of America* Pags. 1-66, 1978.
- [56] \* Rinzel, J. **Models in Neurobiology**, Tomado de Nonlinear Phenomena in Physics and Biology. R. H. Enns, B. L. Jones, R. M. Miura and S. Rangnckar, Editores. *Plenum Press*, 1981.
- [57] \*\* Rinzel, J. and Terman, D. **Propagation phenomena in a bistable reaction-diffusion system** *SIAM J. Appl. Math.* 42:5, Octubre, 1982.
- [58] \*\* Rosenblueth, A. and Wiener, N. **The mathematical formulation of the problem of the conduction of impulses in a network of connected excitable elements, specifically in cardiac muscle**, *Archivos del INC de México*, Año 16 Tomo XVI:205-265, 1946.

- [59] \*\* Ruíz Moreno, L. **Dinámica simbólica en las ecuaciones de FitzHugh-Nagumo**, Tesis de Maestría, Director de Tesis: Dr. Joaquín Delgado Fernández. Matemáticas, UAM-I. 2000.
- [60] \* Sánchez Garduño, F. **Travelling waves in non-linear reaction-diffusion equations** M. Phil. Dissertation, *University of Oxford*, 1991.
- [61] \* Sánchez Garduño, F. **Kolomogorov y la Biología Teórica Clásicos de la Biología Matemática** F. Sánchez Garduño, P. Miramontes y J.L. Gutierrez Sánchez (Editores). Co-edición Siglo XXI-UNAM. En prensa.
- [62] \*\* Saxberg, B. and Cohen, R. **Cellular automata models of cardiac conduction**, en *Theory of Heart*. Biomechanics, Biophysics and nonlinear dynamics of cardiacan function. Glass, L., Hunter, P. and Andrew McCulloch, editores. *Springer Verlag*, 1991.
- [63] \*. Winfree, A. **Rotating Chemical Reactions** *Sci. Am.*, 230(6):82-95, 1974.
- [64] \*\* Winfree, A. **Sudden cardiac death, A problem in topology** *Scientific American*, 283(5):144-161, 1983.
- [65] \*\* Winfree, A. **When the times breaks down** *Princeton University Press*, 1987.
- [66] \*\* Winfree, A. **Stable particle-like solutions to the nonlinear wave equations of three-dimensiona excitable media** *SIAM Review* Vol. 32, No. 1, pp. 1-53, 1990.
- [67] \*\* Winfree, A. **The geometry of biological time**, *Springer-Verlag*, 1990.
- [68] \*Wyburn, G. M. **The Nervous System** *Academic Press*, 1960.

\* Bibliografía consultada

\*\* Bibliografía de referencia

# Índice de Figuras

1.1	Esquema de diversas neuronas, es su mayoría son ilustraciones de Ramón y Cajal. Figura tomada de [46]. . . . .	15
1.2	Esquema de un flujo de corriente. . . . .	21
1.3	Una resistencia. . . . .	25
1.4	Un capacitor. . . . .	25
1.5	Una batería, $E$ . . . . .	25
1.6	Tres resistencias en paralelo. . . . .	26
1.7	Proceso de bombeo de los iones. . . . .	28
1.8	El impulso nervioso o potencial de acción. . . . .	30
2.1	Modelo eléctrico con un canal iónico. . . . .	39
2.2	Modelo eléctrico considerado por Hodgkin y Huxley. . . . .	41
2.3	Así cambia $\alpha_m$ con el voltaje. . . . .	44
2.4	Así cambia $\alpha_n$ con el voltaje. . . . .	45
2.5	Circuito RLC. . . . .	50
2.6	Túnel diodo $f(v)$ . . . . .	51
2.7	Circuito con un túnel diodo. . . . .	52
3.1	a) Frente b) Impulso . . . . .	59
3.2	Gráfica de la función $f$ . . . . .	61
3.3	Ejemplos de trayectorias heteroclinicas para sistemas planos. . . . .	67
3.4	Dinámica local del sistema (3.9): a) Para $c = 0$ . b) Para $0 < c < 2\sqrt{f'(a)}$ . c) Para $c \geq 2\sqrt{f'(a)}$ . . . . .	70
3.5	Retrato fase del sistema (3.12) al variar $I$ . . . . .	75
3.6	El ángulo $\theta(c)$ decrece con $c$ . . . . .	77
3.7	La ceroclina vertical del sistema (3.9) al aumentar $c$ . . . . .	78
3.8	Si $0 < c_1, c_2 < c_3, \dots$ esta es la disposición de las pendientes de las rectas tangentes a las variedades alrededor de los equilibrios. . . . .	79
3.9	Regiones positivamente invariantes del sistema (3.9) para $c > 0$ . . . . .	81

3.10	Retrato fase del sistema (3.9) para valores "extremos" de $c$ . . .	83
3.11	Prueba de la unicidad. . . . .	85
3.12	Demostración de la existencia de un valor $c$ para el que existe la trayectoria heteroclínica de (3.9) que conecta $P_1$ con $P_0$ . . .	86
3.13	La onda de Huxley . . . . .	91
4.1	Las ceroclinas del sistema (4.1) para $(1 - a)^2 < 4\frac{b}{\gamma}$ . . . . .	96
4.2	Signos de $\dot{u}$ y $\dot{w}$ en el plano fase. . . . .	98
4.3	Comportamiento de las trayectorias de (4.2) con condición inicial en $R_1$ y $R_2$ , respectivamente con $a = 0.4$ . . . . .	99
4.4	Línea fase de (4.2a) con $w = 0$ . . . . .	100
4.5	Plano fase de (4.2). . . . .	101
4.6	Trayectoria típica para (4.2). . . . .	102
4.7	Demostración del Lema 4.2.1 En esta región es donde se cumple el criterio negativo de Bendixon. . . . .	103
4.8	Ceroclinas de (4.4) para diferentes valores de $I_a$ . . . . .	104
4.9	Trayectorias de (4.4) para diferentes valores de $I_a$ . . . . .	108
4.10	Trayectoria de (4.4) con $a = 0.14$ , $b = 0.0054$ y $\gamma = 3$ . . . . .	109
4.11	Aproximación lineal a trozos de $f$ . . . . .	110
4.12	Ceroclinas para la aproximación lineal a trozos del modelo de (FN), (a) Con $I_a = 0$ . (b) Con $I_a > 0$ . . . . .	111
4.13	Dinámica rápida. . . . .	116
4.14	Un pulso viajero. . . . .	118
4.15	Retrato fase local de (4.31): a) Dinámica lineal. b) Bosquejo de la dinámica no lineal local. . . . .	123
4.16	Variedades estables e inestables de (4.31). . . . .	125
4.17	Trayectoria homoclínica. . . . .	126
5.1	Patrones tipo "blanco" en la reacción de B-Z. Figura tomada de [63]. . . . .	137
5.2	Uno de los patrones que aparecen en la reacción de B-Z: dos espirales rotando en sentido encontrado. Figura tomada de [63].	138
5.3	Ondas en espiral y ondas tipo blanco en la reacción de B-Z. Figura tomada de [63]. . . . .	139
5.4	Onda enrollada. Figura tomada de [22]. . . . .	139
5.5	Simulación numérica de una onda enrollada toroidal en la reacción B-Z. Aquí se muestra un corte transversal. Figura tomada de [22]. . . . .	140

---

5.6	Ceroquinas típicas de dinámica excitable. . . . .	145
B.1	Dinámica local del sistema (B.3). . . . .	160
B.2	Construcción de una región invariante del sistema (B.3). . . . .	161
B.3	Pendiente de la recta secante, $\frac{f(\phi)}{\phi}$ . . . . .	163