



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS GEOMÉTRICO Y ESTUDIO  
NUMÉRICO DE PASO LENTO POR  
BIFURCACIONES EN EL MODELAJE DE  
LA EXCITABILIDAD NEURONAL

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
M A T E M Á T I C O  
P R E S E N T A:  
A D R I A N T O V A R L O P E Z

DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Marco Arieli Herrera Valdez

CODIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Antonio Capella Kort



2013

Ciudad Universitaria, D. F.



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.

1. Datos del alumno  
Apellido Paterno  
Apellido Materno  
Nombre(s)  
Teléfono  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Carrera  
Número de Cuenta

2. Datos del tutor  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido Paterno  
Apellido Materno

3. Datos del cotutor  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido Paterno  
Apellido Materno

4. Datos del sinodal 1  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido Paterno  
Apellido Materno

5. Datos del sinodal 2  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido Paterno  
Apellido Materno

6. Datos del sinodal 3  
Grado  
Nombre(s)  
Apellido Paterno  
Apellido Materno

7. Datos del trabajo escrito  
Título  
  
Número de páginas  
Año

## Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno  
Tovar  
López  
Adrian  
56892820  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Matemáticas  
304519507

2. Datos del tutor  
Dr.  
Marco Arieli  
Herrera  
Valdez

3. Datos del cotutor  
Dr.  
Antonio  
Capella  
Kort

4. Datos del sinodal 1  
Dr.  
Jorge Gilberto  
Flores  
Gallegos

5. Datos del sinodal 2  
Dra.  
Laura  
Ortiz  
Bobadilla

6. Datos del sinodal 3  
Dra.  
Natalia Bárbara  
Mantilla  
Beniers

7. Datos del trabajo escrito  
Análisis geométrico y estudio numérico de paso lento por bifurcaciones en el modelaje de la excitabilidad neuronal  
95  
2016

# Índice general

<b>Introducción</b>	<b>III</b>
<b>1. Preliminares</b>	<b>1</b>
1.1. Excitabilidad y el modelo de Hodgkin y Huxley . . . . .	1
Las conductancias de sodio y potasio . . . . .	4
Conclusiones sobre el modelo . . . . .	10
1.2. Reducción de las ecuaciones de Hodgkin y Huxley a dos variables . . . . .	11
Reducción de estado cuasi estable de la variable $m$ . . . . .	12
Conclusiones sobre el sistema reducido. . . . .	13
<b>2. Bifurcaciones en el modelo reducido de Hodgkin y Huxley debidas a un cambio instantáneo en el estímulo.</b>	<b>15</b>
2.1. Existencia de puntos fijos . . . . .	16
2.2. Tipos de puntos fijos . . . . .	18
Jacobiano del sistema . . . . .	18
Clasificación de puntos fijos . . . . .	20
<b>3. Análisis de la clasificación de puntos fijos</b>	<b>25</b>
3.1. Simulaciones y planos fase . . . . .	25
Nodo Asintóticamente Estable: primer intervalo . . . . .	26
Foco Asintóticamente Estable: segundo intervalo . . . . .	29
Foco inestable: tercer intervalo . . . . .	31
Nodo y Foco Asintóticamente Inestables: cuarto y quinto intervalo . . . . .	32
Foco Asintóticamente Estables: sexto intervalo . . . . .	32
3.2. Simulaciones con el estímulo no constante . . . . .	33
Ejemplo 1 . . . . .	33
Ejemplo 2 . . . . .	35
<b>4. Paso lento por la bifurcación de Hopf</b>	<b>37</b>
4.1. Paso lento por Hopf . . . . .	37
4.2. Observaciones numéricas . . . . .	40
4.3. Análisis geométrico . . . . .	42
<b>A. Apéndice I</b>	<b>53</b>
A.1. Definiciones . . . . .	53
A.2. Estudio de sistemas no lineales alrededor de sus puntos fijos hipérbolicos . . . . .	55
<b>B. Apéndice II</b>	<b>73</b>
B.1. Código usado para el capítulo 2 . . . . .	76
Error numérico . . . . .	81
B.2. Código usado para el capítulo 3 . . . . .	81
B.3. Código usado para el capítulo 4 . . . . .	86



# Introducción

Las neuronas son células que tienen un potencial eléctrico intracelular distinto al potencial eléctrico extracelular. La diferencia de los potenciales intra y extra celular es llamada voltaje transmembranal. Una neurona en estado basal presenta voltaje transmembranal constante en el tiempo. Cuando la neurona es estimulada (usualmente el estímulo puede ser representado por una inyección de corriente eléctrica), se presenta un cambio en el voltaje transmembranal. Algunos estímulos producen cambios abruptos en el voltaje transmembranal, cambios que duran poco tiempo y viajan a través de la membrana neuronal. Estos cambios son conocidos como potenciales de acción. Células que presentan este tipo de comportamiento son denominadas células excitables.

Es de particular interés estudiar cómo se comportan los potenciales de acción (que tipo de estímulos genera un potencial, como se propaga un potencial de acción, cuando se generan varios potenciales de acción seguidos, etc...) porque es a través de los potenciales de acción que las neuronas se comunican entre sí.

El modelo que Hodgkin y Huxley desarrollaron en 1952 (Hodgkin and Huxley, 1952d) describe, como función del tiempo, el voltaje transmembranal de una neurona cuando a esta se le aplica un estímulo. El modelo original consiste de un sistema no lineal de cuatro ecuaciones ordinarias de primer orden. En el mismo artículo, Hodgkin y Huxley proponen una generalización del modelo en donde el voltaje transmembranal es considerado como función del tiempo y el espacio dando lugar a un sistema no lineal de cuatro ecuaciones parciales de segundo orden.

El sistema de Hodgkin y Huxley fue el primero modelo matemático en representar fielmente la dinámica neuronal; modela la generación y propagación de potenciales de acción a través de la membrana celular. Algunas de las cosas que se han demostrado sobre el modelo, por ejemplo, es que los potenciales de acción viajan como ondas que pueden ser solitones, trenes de ondas o pulsos múltiples (Diner et al., 1986).

Esta tesis se limita a estudiar el sistema de Hodgkin y Huxley de ecuaciones ordinarias. Específicamente se busca entender las diferencias en el comportamiento del sistema cuando:

- El estímulo aplicado al sistema es una constante en el tiempo, es decir el sistema es autónomo.

## INTRODUCCIÓN

- El estímulo aplicado al sistema es una función lineal del tiempo, es decir el sistema es no autónomo

Cuando el estímulo es una constante se hace un estudio de los puntos fijos del sistema usando técnicas de linearización. Para los parámetros utilizados aquí, se encuentra que el sistema tiene un único punto fijo para cada valor del estímulo y que el sistema tiene una bifurcación de Hopf en donde el punto fijo pasa de ser estable a ser inestable. Cuando el punto fijo es inestable, las soluciones del sistema presentan oscilaciones que tienen amplitud creciente. El valor del estímulo en donde cambia la estabilidad del punto fijo es denominado valor de bifurcación.

Cuando el sistema es no autónomo se estudian estímulos que son funciones lineales de tiempo que crecen muy lentamente. Se muestra que el sistema presenta un fenómeno conocido como *paso lento por Hopf* que consiste en que el cambio lento del estímulo produce un retraso en las oscilaciones de la solución, las cuales se presentan **después** de que el estímulo alcanza el valor de bifurcación. Esto se puede interpretar como una “extensión” en la estabilidad del sistema. Experimentalmente el fenómeno de paso lento por Hopf se ha observado en reacciones químicas (Tsotsis et al., 1988), experimentos con láseres (Scharpf et al., 1987), y en células como las neuronas del nervio trigémino en roedores (Del Negro et al., 1998). Teóricamente el fenómeno de paso lento por Hopf se ha reportado en modelos excitables, por ejemplo, en el artículo de Baer et al. (1989), se hace un estudio analítico del fenómeno en el modelo de Fitz-Hugh (Fitz-Hugh, 1961). También se han realizado estudios en sistemas más generales donde se analiza el retraso en la estabilidad a través de diferentes tipos de bifurcaciones (no sólo bifurcaciones de Hopf) debido al cambio lento en un parámetro (Haberman, 1979)

El objetivo principal de esta tesis es entender porqué se da el retraso en las oscilaciones de la solución del sistema de Hodgkin y Huxley reducido a dos dimensiones. Para esto se hace un estudio geométrico con ayuda de simulaciones numéricas y se usan técnicas similares a las encontradas en Haberman (1979).

En el primer capítulo de la tesis se desglosa el artículo que Hodgkin y Huxley presentaron en 1952 (Hodgkin and Huxley, 1952d). Debido a que el sistema original de Hodgkin y Huxley es un sistema en 4 dimensiones, es difícil hacer un estudio analítico o inclusive geométrico del fenómeno de paso lento por Hopf que permita entender por qué se da el retraso en las oscilaciones de la solución. Por lo que se presenta (también en el capítulo 1) una reducción del sistema a uno de sólo dos dimensiones. Esta reducción fue basada en una observación en Fitz-Hugh (1961), que consiste en notar que dos de las variables del sistema original de Hodgkin y Huxley están fuertemente relacionadas. La reducción es llevada a cabo en Rinzel et al. (1985) y refinada en Av-Ron et al. (1991). Este nuevo sistema en dos dimensiones es el que se estudia en el resto de la tesis.

En el capítulo 2 se estudian los puntos fijos del sistema de Hodgkin y Huxley en dos dimensiones. Se hace una clasificación precisa de la cantidad y los tipos de puntos fijos que se pueden presentar.

En el capítulo 3 se usa lo obtenido en el capítulo 2 junto con simulaciones numéricas para estudiar cómo cambia el comportamiento de las soluciones del sistema a través de las bifurcaciones.

Finalmente en el capítulo 4 se hace el estudio del fenómeno de paso lento por Hopf. Se explica el comportamiento de algunas soluciones que presentan este fenómeno. La información obtenida en los capítulos anteriores permite hacer una comparación entre las soluciones del sistema autónomo y las soluciones que presentan un paso lento por Hopf.

La tesis también contiene dos apéndices, en el primero se muestra teoría que se encuentra en Andronov et al. (1973). Esta teoría es la que fue usada en el capítulo 2 para el estudio de la versión autónoma del sistema reducido de Hodgkin y Huxley. El segundo apéndice contiene los códigos de las simulaciones numéricas usadas en los capítulos 2,3 y 4.

# Capítulo 1

## Preliminares

En la primera parte de este capítulo se derivan las ecuaciones de Hodgkin y Huxley que modelan la dinámica neuronal y que consisten en un sistema de ecuaciones ordinarias en cuatro dimensiones. En la segunda parte del capítulo se hace la reducción del sistema a uno de dos dimensiones. El sistema reducido es con el que se trabajara en el resto de la tesis.

### 1.1. Excitabilidad y el modelo de Hodgkin y Huxley

En 1952 Hodgkin y Huxley publicaron un modelo que describe el voltaje transmembranal  $V^1$ , como función del tiempo, generado en el axón gigante de un calamar (*Loligo*) (Hodgkin and Huxley, 1952d). El razonamiento con el que se construye el modelo está descrito en esta sección. La importancia de un modelo que describa el voltaje transmembranal es que una de las maneras en que una célula excitable, en particular una neurona, se comunica con otras, es a través de pulsos de voltaje llamados *potenciales de acción*. Estos potenciales de acción son rápidos aumentos del voltaje transmembranal de corta duración (figura 1.1). Estos pulsos viajan a través del axón de la neurona y activan mecanismos (eg. sinapsis química o eléctrica) que permiten a la neurona estimular células adyacentes que pueden ser otras neuronas, músculos, etc. Se dice que una célula dispara cuando produce un potencial de acción.

El potencial de acción comienza cuando entran cationes a la célula (principalmente sodio en el caso de las neuronas, pero el catión también puede ser calcio como ocurre en músculos y páncreas). Cuando el incremento en el voltaje transmembranal es lo suficientemente grande, debido a la entrada de

---

<sup>1</sup> $V = V_i - V_e$  donde  $V_i$  y  $V_e$  representan los voltajes intra y extracelulares



los cationes, se activan mecanismos que permiten que salgan iones de potasio, causando un retorno del potencial hacia sus valores originales. En resumen, un potencial de acción en una neurona se puede pensar, en términos muy generales, como una sucesión de eventos en los que primero entran, y después salen cationes.

Cuando cationes entren o aniones salgan de la célula se dirá que hay una corriente hacia dentro. De manera similar, corriente hacia afuera quiere decir cationes saliendo, (o aniones entrando). De modo que un efecto causado por una corriente hacia adentro es incrementar la diferencia entre el potencial intracelular y el potencial extracelular. Una corriente hacia afuera tiene el efecto contrario

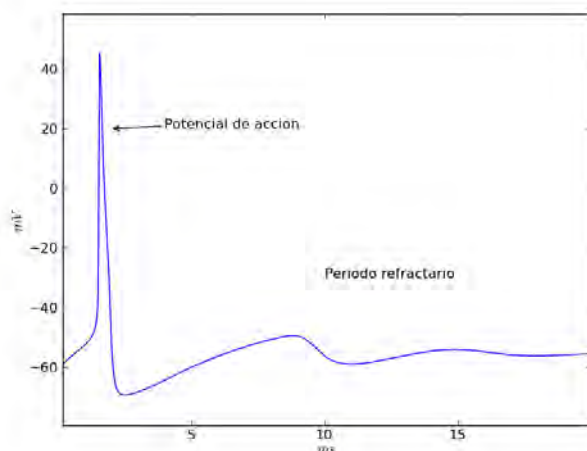


Figura 1.1: Potencial de acción.

En células excitables (eg. cardiocitos, músculos, células  $\beta$  en el páncreas, glia, neuronas, etc), la estructura fosfolipídica de la membrana aísla eléctricamente al interior de la célula de su exterior. Sin embargo existen proteínas que atraviesan la membrana y son permeables a iones específicos. Distintos tipos de proteínas (canales iónicos, bombas, etc), usan distintos mecanismos para transportar iones a través de la membrana, (Endresen et al., 2000). Cuando los iones atraviesan la membrana a través de los canales iónicos u otras proteínas se genera una corriente  $I_m$  llamada *corriente transmembranal*, además la membrana actúa como una capacitancia porque separa cargas dentro y fuera de la célula, esto sugiere que las propiedades eléctricas de la neurona pueden ser representadas por un circuito eléctrico (ver figura 1.2). Hodgkin y Huxley supusieron que la corriente total a través de la membrana es la suma de la corriente debida al movimiento de iones alrededor de la membrana (corriente capacitiva) más las corrientes debidas al movimiento de los distintos iones a través de los distintos tipos de canales iónicos u otras proteínas (corriente transmembranal) (Hodgkin and Huxley, 1952b,a,c). Así pues la corriente total  $I$  que pasa a través de la membrana puede ser descrita por:

$$I = C_m \frac{dV}{dt} + I_m, \quad (1.1)$$

donde  $C_m$  es la capacitancia de la membrana,  $t$  el tiempo,  $I_m$  el total de las corrientes que pasan a través de los canales iónicos u otras proteínas y  $V$  el voltaje transmembranal. Una corriente positiva representa cationes saliendo de la célula (o aniones entrando) y una corriente negativa representa cationes entrando a la célula (o aniones saliendo).

Para algunas neuronas existe un valor  $V = V_0$  en el cual la célula se encuentra en un estado basal (en reposo). Para los fines de esta tesis, se entiende como un estado en el que  $V(t) = V_0$  es una constante. En muchas neuronas, el valor de  $V_0$  es aproximadamente  $-60 \text{ mV}$  aunque hay algunas neuronas que nunca se relajan, como las neuronas motoras, que controlan músculos de respiración.

Esas neuronas todo el tiempo están disparando (Kandel et al., 2000).

En este modelo  $I_m$ , la corriente debida al paso de iones a través de los canales iónicos u otras proteínas, se compone de tres corrientes, una debida al paso de sodio a través de canales de sodio:  $I_{Na}$ , otra debida al paso de potasio a través de canales de potasio:  $I_K$  y otra debida al paso de otros iones a través de canales u otras proteínas:  $I_l$ , es decir

$$I_m = I_{Na} + I_K + I_l, \quad (1.2)$$

Hay dos fuerzas que actúan en los iones. Una es la fuerza del campo eléctrico debido al voltaje transmembranal, la otra es la fuerza del gradiente de concentración (movimiento Browniano causado por colisiones entre iones), debida a las distintas concentraciones de los iones en el líquido extra-celular e intracelular (Endresen et al., 2000). En el modelo Hodgkin y Huxley la fuerza debida al gradiente de concentración se considera constante debido, en parte, al gran volumen del líquido extracelular además de que existen mecanismos a través de los cuales las células restauran la concentración original del líquido intracelular (Endresen et al., 2000).

En la gran mayoría de las células animales la concentración de sodio es mayor fuera de la célula mientras que la de potasio es mayor dentro, (Hodgkin and Huxley, 1952a). Una consecuencia de esto es que si  $V < 0$ , el flujo de iones de sodio es hacia dentro de la célula. Esto porque los iones de sodio tienen carga positiva y entonces tanto el campo eléctrico debido al voltaje transmembranal como el gradiente de concentración los fuerza hacia dentro de la célula. Por otro lado aunque los iones de potasio también tienen carga positiva puede suceder que aunque  $V < 0$  el flujo de estos iones sea hacia afuera de la célula. Esto debido a que puede darse el caso en que la magnitud de la fuerza debida al gradiente de concentración sea mayor a la magnitud de la fuerza debida al voltaje transmembranal, y como la concentración de potasio es mayor dentro de la célula, la fuerza debida al gradiente de concentración tendrá dirección opuesta a la fuerza debida al voltaje transmembranal lo que resultará en un flujo de iones de potasio hacia afuera de la célula.

Para cada tipo de ión las ecuaciones de Nernst-Planck describen el flujo a través de la membrana, tomando en cuenta las fuerzas debidas al potencial transmembranal y a la diferencia de concentraciones de dicho ión en las soluciones intra y extracelular. El potencial de Nernst, o potencial de equilibrio para una familia de iones (eg. potasio), es el valor del voltaje transmembranal que hace que haya un flujo neto igual a cero de estos iones. Dicho de otra forma, el potencial de Nernst para una familia de iones es el valor de  $V$  que equilibra las fuerzas eléctricas sobre ese ión con las fuerzas debidas al gradiente de concentración (Fick, 1855; Boltzmann, 1868; Einstein, 1905). El potencial de Nernst para un ión  $x$  está dado por:

$$V_x = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[x]_e}{[x]_i}$$

donde  $R$  es la constante del gas ideal,  $T$  la temperatura en grados Kelvin,  $F$  la constante de Faraday,  $z$  la carga del ión  $x$ ,  $[x]_e$  la concentración del ión en el compartimento extracelular y  $[x]_i$  la concentración del ión en el compartimento intracelular. Como el ión de sodio tiene carga positiva y su concentración es mayor afuera de la célula se puede deducir entonces que  $V_{Na}$  es positivo mientras que como la concentración del potasio (cuya carga también es positiva) es mayor dentro de la célula,  $V_K$  es negativo. Hodgkin y Huxley supusieron que las corrientes pueden ser representadas por corrientes óhmicas, (Hodgkin and Huxley, 1952a), se tiene entonces que las corrientes tienen la forma:

$$I_{Na} = g_{Na}(V - V_{Na}), \quad (1.3)$$

$$I_K = g_K(V - V_K), \quad (1.4)$$

$$I_l = g_l(V - V_l), \quad (1.5)$$

con  $g_{Na}$ ,  $g_K$ , las conductancias de los canales de sodio y potasio respectivamente y  $g_l$  la conductancia de los canales iónicos y otras proteínas a través de los cuales pasa la corriente  $I_l$ .  $V_{Na}$ ,  $V_K$  los

potenciales de equilibrio, del sodio y potasio respectivamente y  $V_l$  el potencial de equilibrio de los iones que producen la corriente  $I_l$ . La conductancia  $g_l$  es considerada constante como función de  $V$ . La apertura y cerrado de los canales de sodio y potasio durante estimulación a la célula hace a  $g_{Na}$  y  $g_K$  funciones de  $V$ , que a su vez es una función del tiempo. Existen otros modelos en donde se toma en cuenta la difusión de los iones a lo largo de los canales, lo que produce expresiones distintas para las corrientes transmembranales (Endresen et al., 2000). De hecho, cada una de las corrientes 1.3 – 1.5 es una aproximación lineal de una expresión general que incluye difusión (Herrera-Valdez, 2012)

A partir de las ecuaciones (1.1) a (1.5), tenemos que el voltaje  $V$  en la neurona debido a la corriente  $I$  obedece la ecuación:

$$I = C_m \frac{dV}{dt} + g_{Na}(V - V_{Na}) + g_K(V - V_K) + g_l(V - V_l). \quad (1.6)$$

Esta ecuación puede pensarse como la ecuación del circuito de la figura 1.2.

A la célula también se le puede aplicar una corriente externa  $I_{est}$  (un estímulo), ya sea artificialmente a través de un electrodo, o naturalmente debido a algún proceso biológico como la sinapsis. Esta situación en donde se aplica un estímulo ( $I_{est}$ ) puede pensarse como la situación representada por el circuito de la figura 1.2. Se puede ver en la figura 1.2 que debido a la conservación de cargas se tiene que  $0 = I + I_{est}$ , es decir  $I = -I_{est}$ . Aunque estrictamente hablando la corriente debida al estímulo es  $-I$ , con el objetivo de simplificar explicaciones y resultados, en lo que sigue de esta tesis se considerara que el estímulo está representado por  $I$ .

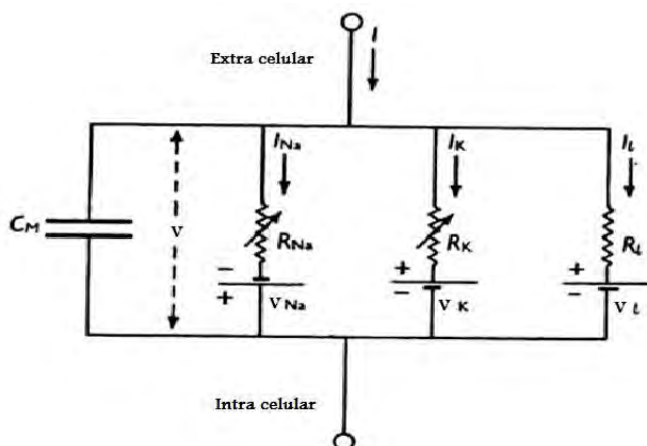


Figura 1.2: Circuito que representa las propiedades eléctricas de la membrana neuronal.

El resto del capítulo se dedicará a describir cómo se comportan  $g_{Na}$  y  $g_K$  en función de  $V$ .

## Las conductancias de sodio y potasio

Hodgkin y Huxley observaron que la conductancia para cada tipo de ión cambia conforme cambia el voltaje transmembranal. Para poder estudiar cómo se comporta la conductancia para un ión específico, Hodgkin y Huxley hicieron una serie de experimentos en los que se mantenía un voltaje transmembranal constante y se medía la corriente transmembranal resultante (Hodgkin and Huxley, 1952d). La conductancia se obtiene entonces, suponiendo una relación óhmica como las descritas en (1.2) – (1.4). Para medir una corriente debida a un ión específico, la célula es colocada en soluciones que sólo tienen el ión de interés lo que permiten aislar la corriente producida por este tipo de ion. (Hodgkin and Huxley, 1952b).

En el caso del potasio, Hodgkin y Huxley hicieron un experimento en donde se tenía una neurona que estaba en su estado basal  $V_0$  y se le aplicaba un voltaje transmembranal que se mantenía constante a un valor  $V_1$ . En tales circunstancias, la conductancia del potasio como función del tiempo describe una curva que tiene un comportamiento asintótico hacia un valor  $g_{K\infty}(V_1)$  que depende del voltaje aplicado (Hodgkin and Huxley, 1952d) (ver figura 1.4a). Así ajustaron a los datos experimentales una curva de la forma:

$$g_K(t) = g_{K\infty}(V_1) + (g_{K\infty}(V_0) - g_{K\infty}(V_1)) \exp[-t/(\tau_{g_K}(V_1))]$$

Donde  $\tau_{g_K}(V_1)$  es un parámetro y  $g_{K\infty}(V_0)$  es el valor inicial de la conductancia (cuando la neurona está en su estado basal). Se puede notar que esta curva es la solución a una ecuación diferencial lineal.

Hodgkin y Huxley observaron que  $g_{K\infty}(V_1)$  se aproximaba a un valor máximo conforme  $V_1$  aumentaba y supusieron que este valor era el valor de la máxima conductancia que se podía presentar en la neurona, y lo denotaron por  $\bar{g}_K$ . Escribieron entonces a  $g_K(t)$  como:

$$g_K(t) = \bar{g}_K N(t)$$

donde

$$N(t) = N_\infty(V_1) + (N_\infty(V_0) - N_\infty(V_1)) \exp[-t/(\tau_N(V_1))]$$

con

$$\begin{aligned} \bar{g}_K N_\infty(V_1) &= g_{K\infty}(V_1), \\ \bar{g}_K N_\infty(V_0) &= g_{K\infty}(V_0), \\ \tau_{g_K}(V_1) &= \tau_N(V_1). \end{aligned}$$

$N(t)$  es la proporción del total de canales que permiten el flujo de iones en el tiempo  $t$ . La dinámica de  $N(t)$  describe lo que se llama proceso de activación. Observe que  $N(t) \in [0, 1]$ .

Expresar la conductancia de esta forma parecía prometedor, sin embargo, había una discrepancia entre la curva experimental y la curva teórica  $g_K(t)$ : para tiempos cortos, la curva teórica crecía mucho más rápido que la curva experimental, (Hodgkin and Huxley, 1952d). Para arreglar la discrepancia Hodgkin y Huxley escribieron la conductancia como:

$$g_K(t) = \bar{g}_K n^4(t) = \bar{g}_K [n_\infty(V_1) + (n_\infty(V_0) - n_\infty(V_1)) \exp[-t/(\tau_n(V_1))]]^4$$

donde  $n(t)$  es una función de la misma forma que  $N(t)$  (los parámetros  $n_\infty(V_0)$ ,  $n_\infty(V_1)$ ,  $\tau_n(V_1)$  se ajustaron a partir de datos experimentales). Debido a la potencia cuarta, las curvas experimentales y teóricas tiene una mejor concordancia (Hodgkin and Huxley, 1952d).

Finalmente por construcción  $n(t)$  es la solución de la ecuación:

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= \frac{n_\infty(V_1) - n}{\tau_n(V_1)}, \\ n(0) &= n_\infty(V_0) \end{aligned}$$

Entonces, para cualquier valor del voltaje transmembranal  $V(t)$ , la conductancia del potasio satisface:

$$g_K(t) = \bar{g}_K n^4(t), \tag{1.7}$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{n_\infty(V) - n}{\tau_n(V)}. \tag{1.8}$$

Las gráficas de  $n_\infty(V)$  y  $\tau_n(V)$  que encontraron Hodgkin y Huxley en su artículo de 1952 (Hodgkin and Huxley, 1952d) se muestran en la figura 1.3.

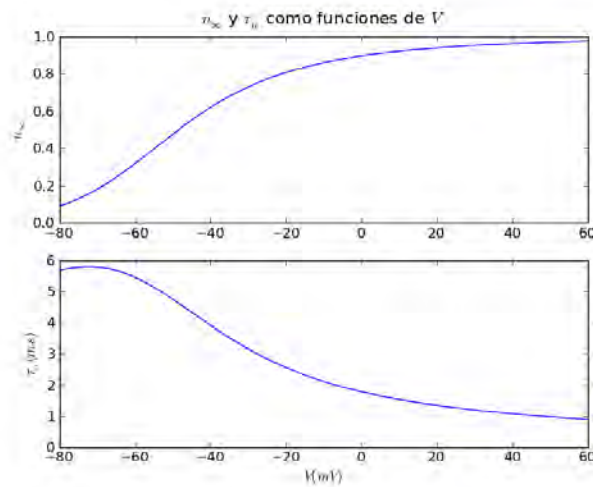


Figura 1.3: Arriba se muestra  $n_\infty(V)$  y abajo  $\tau_n(V)$ . Las gráficas son las que se encontraron en Hodgkin and Huxley (1952d).

Hodgkin y Huxley dieron en su artículo posibles interpretaciones sobre el exponente 4 y la variable  $n$  en términos de un proceso de apertura de puertas que en general es más complicado, y no ocurre de manera discreta.

La conductancia de sodio es un poco más complicada que la conductancia de potasio. Cuando se fija un voltaje transmembranal constante  $V_1$  a la neurona, la conductancia del sodio aumenta hasta un valor máximo y luego disminuye asintóticamente hacia un valor  $g_{Na_\infty}(V_1)$  (Hodgkin and Huxley, 1952d,c).

Lo que ocurre es que algunos canales de sodio, como los modelados por Hodgkin y Huxley, están sujetos a dos procesos que afectan el paso de iones a través del canal (la apertura del canal). Uno de estos procesos es llamado activación, como en el caso de los canales de potasio descritos anteriormente. El otro proceso es llamado inactivación, y ocurre de manera más lenta que la activación. El proceso de activación abre los canales y permite el paso de iones mientras que el proceso de inactivación cierra los canales e impide el paso de iones. Cuando una neurona está en estado basal, la mayoría de los canales de sodio están no activados, y por lo tanto cerrados. En este punto no se permite el paso del sodio. Cuando se aplica un voltaje transmembranal, los canales de sodio se activan permitiendo el paso de iones y aumentando la conductancia del sodio. De manera simultánea, el proceso de inactivación de los canales comienza, pero como es más lento, permite que pasen iones de sodio (debido a la activación) antes de cerrar los canales, impedir el paso de iones y disminuir la conductancia (ver figura 1.4b).

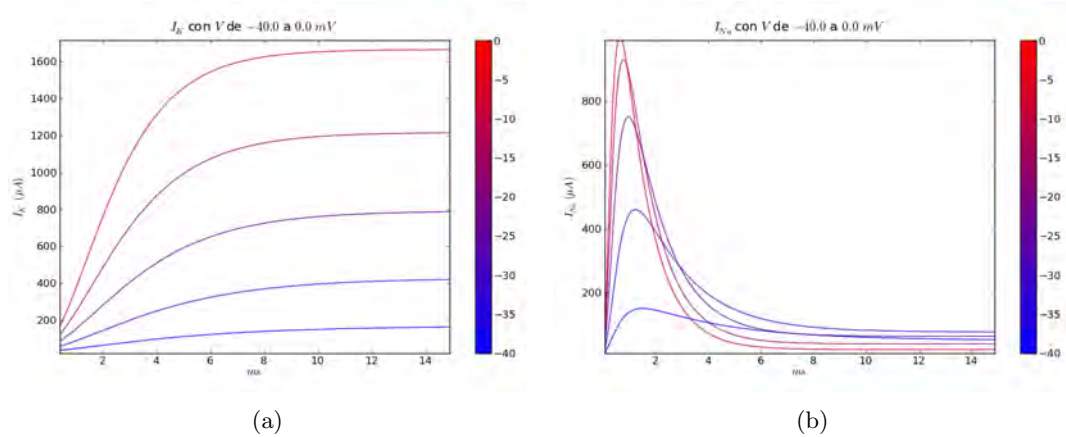


Figura 1.4: En (a) se muestra una simulación de cómo cambia la corriente de potasio cuando se fija un voltaje transmembranal  $V_1$  en una membrana que estaba en estado basal. Cada curva representa la corriente de potasio cuando el valor del voltaje  $V_1$  es el indicado en el código de color. En (b) se muestra la misma configuración pero para la corriente de sodio. Estas figuras fueron generadas con los parámetros del artículo Hodgkin and Huxley (1952d)

Hodgkin y Huxley representaron el proceso de apertura descrito por activación e inactivación como el producto de dos variables,  $M$  y  $h$  llamadas variables de activación e inactivación. Ambas variables toman valores entre 0 y 1. Así que si  $\bar{g}_{Na}$  es el máximo de la conductancia posible de sodio en la neurona entonces  $g_{Na}(t)$  se puede expresar como:

$$g_{Na}(t) = \bar{g}_{Na} M(t) h(t)$$

donde  $h(t)$  es la proporción del total de los canales no inactivados (si no hay canales no inactivados todos los canales están no inactivados)  $h = 0$  y la conductancia es 0, y  $M(t)$  la proporción del total de canales activados al tiempo  $t$ .

Hodgkin y Huxley hicieron una serie de experimentos, que involucran fijar un voltaje ( $V_1$ ), dichos experimentos les permitieron concluir que la dinámica de  $h$  puede ser representada por la siguiente ecuación (Hodgkin and Huxley, 1952c):

$$\frac{dh}{dt} = \frac{h_{\infty}(V_1) - h}{\tau_h(V_1)},$$

$$h(0) = h_{\infty}(V_0)$$

Donde  $V_0$  es el valor del voltaje transmembranal cuando la neurona está en estado basal y  $h_{\infty}(V_1)$ ,  $\tau_h(V_1)$  y  $h_{\infty}(V_0)$  son parámetros que se determinaron experimentalmente, y están dados en función del voltaje transmembranal.

Luego con otra serie de experimentos, en donde también se fija un voltaje ( $V_1$ ) concluyeron que  $M$  puede ser descrita por (Hodgkin and Huxley, 1952c):

$$\frac{dM}{dt} = \frac{M_{\infty}(V_1) - M}{\tau_M(V_1)},$$

$$M(0) = M_{\infty}(V_0)$$

Similar a cómo sucedió con la conductancia de potasio, las curvas teóricas y experimentales presentaban una discrepancia, lo que también se arregló con una potencia. Así la conductancia de sodio

para cualquier valor de  $V$ , obedece:

$$g_{Na}(t) = \bar{g}_{Na} m^3(t) h(t), \quad (1.9)$$

$$\frac{dh}{dt} = \frac{h_\infty(V) - h}{\tau_h(V)}, \quad (1.10)$$

$$\frac{dm}{dt} = \frac{m_\infty(V) - m}{\tau_m(V)}. \quad (1.11)$$

Donde los coeficientes  $h_\infty(V)$ ,  $\tau_h(V)$ ,  $m_\infty(V)$ ,  $\tau_m(V)$  se encontraron experimentalmente. En la figura 1.5 se muestran las gráficas de  $h_\infty(V)$ ,  $\tau_h(V)$ ,  $m_\infty(V)$  y  $\tau_m(V)$  que encontraron Hodgkin y Huxley en su artículo de 1952 (Hodgkin and Huxley, 1952d).

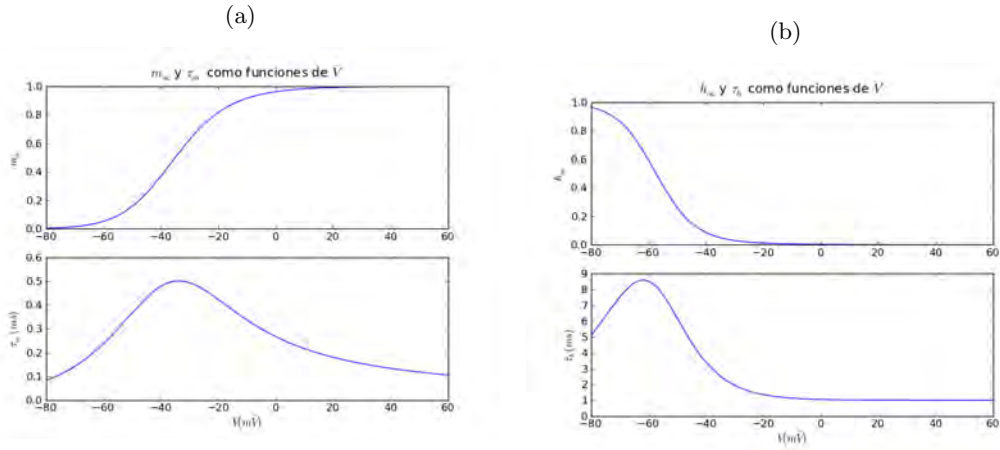


Figura 1.5: **(a)**: Arriba se muestra  $m_\infty(V)$  y abajo  $\tau_m(V)$ . **(b)**: Arriba se muestra  $h_\infty(V)$  y abajo  $\tau_h(V)$ . Las gráficas son las que se encontraron en Hodgkin and Huxley (1952d).

Hay que recalcar que cuando un canal de sodio esta en un estado no activado o en un estado inactivado, no permite el paso de iones. Sin embargo estos estados son esencialmente distintos pues uno se debe a que  $m \simeq 0$  y otro a que  $h \simeq 0$ .

Ya con las ecuaciones para las conductancias del sodio y el potasio ((1.7), (1.8), (1.9), (1.10), (1.11)), y junto con la ecuación (1.6) se describe el voltaje de la neurona generado por el estímulo  $I$  con el siguiente sistema de ecuaciones:

$$C_m \frac{dV}{dt} = I - \bar{g}_{Na} h m^3 (V - V_{Na}) - \bar{g}_K n^4 (V - V_K) - g_l (V - V_l), \quad (1.12a)$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{n_\infty(V) - n}{\tau_n(V)}, \quad (1.12b)$$

$$\frac{dm}{dt} = \frac{m_\infty(V) - m}{\tau_m(V)}, \quad (1.12c)$$

$$\frac{dh}{dt} = \frac{h_\infty(V) - h}{\tau_h(V)}. \quad (1.12d)$$

Las variables  $m$ ,  $n$  y  $h$  son llamadas variables de apertura. Nótese que el lado derecho de las ecuaciones de la forma  $dx/dt = \frac{a-x}{b}$  se puede escribir como  $c(1-x) - sx$  donde:

$$b = 1/(c + s) \quad \text{y} \quad a = cb$$

Por tanto, las conductancias se pueden reescribir usando dos funciones  $\alpha_n$ ,  $\beta_n$ ,  $\alpha_m$ ,  $\beta_m$ ,  $\alpha_h$  y  $\beta_h$

como sigue:

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n, \quad (1.13)$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(1 - m) - \beta_m m, \quad (1.14)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(1 - h) - \beta_h h. \quad (1.15)$$

donde:

$$n_\infty(V) = \frac{\alpha_n(V)}{\alpha_n(V) + \beta_n(V)}, \quad (1.16)$$

$$\tau_n(V) = 1/(\alpha_n(V) + \beta_n(V)), \quad (1.17)$$

$$m_\infty(V) = \frac{\alpha_m(V)}{\alpha_m(V) + \beta_m(V)}, \quad (1.18)$$

$$\tau_m(V) = 1/(\alpha_m(V) + \beta_m(V)), \quad (1.19)$$

$$h_\infty(V) = \frac{\alpha_h(V)}{\alpha_h(V) + \beta_h(V)}, \quad (1.20)$$

$$\tau_h(V) = 1/(\alpha_h(V) + \beta_h(V)). \quad (1.21)$$

Las funciones  $\alpha$  y  $\beta$  de cada variable de apertura se pueden pensar como tasas de una reacción reversible que describa una puerta que se abre a una tasa  $\alpha$  y se cierra a una tasa  $\beta$ . Dicha conceptualización del proceso de apertura constituyó la hipótesis original postulada por Hodgkin y Huxley sobre el mecanismo que da lugar al movimiento de iones a través de la membrana.



## Conclusiones sobre el modelo

Para resumir, las ecuaciones de Hodgkin y Huxley son:

$$I = C_m \frac{dV}{dt} + \bar{g}_{Na} h m^3 (V - V_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (V - V_K) + g_l (V - V_l), \quad (1.22a)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n, \quad (1.22b)$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m, \quad (1.22c)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h (1 - h) - \beta_h h, \quad (1.22d)$$

$$\alpha_n(V) = \frac{0.01(-V - 50)}{\exp\left(\frac{-V - 50}{10}\right) - 1}, \quad (1.22e)$$

$$\beta_n(V) = 0.125 \exp\left(\frac{-V - 60}{80}\right), \quad (1.22f)$$

$$\alpha_m(V) = \frac{0.1(-V - 35)}{\exp\left(\frac{-V - 35}{10}\right) - 1}, \quad (1.22g)$$

$$\beta_m(V) = 4 \exp\left(\frac{-V - 60}{18}\right), \quad (1.22h)$$

$$\alpha_h(V) = 0.07 \exp\left(\frac{-V - 60}{20}\right), \quad (1.22i)$$

$$\beta_h(V) = \frac{1}{\exp\left(\frac{-V - 30}{10}\right) + 1}. \quad (1.22j)$$

Aunque el sistema (1.22) fue obtenido con datos de experimentos en donde a la neurona se le inyectaba corriente para mantener un voltaje constante, el modelo predice fenómenos observados bajo diversas circunstancias que no involucran entrada constante de corriente.

Las variables  $m^3$ ,  $n^4$  y  $h$  como funciones de  $V$  son conceptualmente muy importantes. Representan mecanismos que determinan cómo se comporta la conductancia que a su vez determina cómo se comporta el voltaje transmembranl. Esto ofrece una noción de la naturaleza de la dinámica neuronal y proporciona explicaciones para mecanismos como la generación de potenciales de acción, periodos refractarios, etc.

A continuación se mencionan algunos de estos mecanismos los cuales son observados experimentalmente y pueden ser interpretados a través del modelo, en este caso bajo el régimen de los parámetros que se encuentran en el artículo de Hodgkin y Huxley (1952d), y que se pueden ver en el cuadro 1.1. Lo primero es observar cómo son los flujos de iones y cómo, según el modelo se da el potencial de acción.

Supóngase que la neurona esta en estado basal y se aplica un estímulo constante tal que la corriente total  $I$  es positiva y constante. De la ecuación (1.12a) se ve que entonces  $dV/dt$  es positivo (pues la suma de las corrientes iónicas en estado basal es cero) lo que implica que  $V$  es creciente. Este aumento en  $V$  hace que los procesos de activación de los canales de sodio y potasio comiencén. De manera simultanea el aumento en  $V$  también hace que el proceso de inactivación de los canales de sodio comience. Sin embargo como el coeficiente  $\tau_m(V)$  es ordenes de magnitud menor que los coeficientes  $\tau_n(V)$  y  $\tau_h(V)$  (figura 1.6), de las ecuaciones (1.12b), (1.12c), (1.12d) se puede observar que la variable  $m$  que describe el proceso de activación de los canales de sodio, aumenta antes que las variables  $h$  y  $n$  (si  $\tau_m(V) < \tau_n(V)$ ,  $\tau_h(V)$  de (1.12b), (1.12c), (1.12d) se ve que  $dm/dt > dn/dt$ ,  $dh/dt$ ).

En este punto la corriente de sodio es hacia adentro de la célula (negativa) y las corrientes de potasio

y otros iones son despreciables. Si  $I$  es lo suficientemente grande el aumento en la conductancia de sodio se traduce en un aumento en  $dV/dt$  que eventualmente incrementa  $V$  hacia un valor comparable a 100 mV por arriba del voltaje de reposo. Para valores tan altos de  $V$ ,  $h$  es prácticamente 0 lo que detiene la corriente de sodio. Los canales de potasio que también comenzaron a activarse al inicio del potencial de acción alcanzan su activación máxima al punto que la corriente de potasio (que es positiva) es mayor que la corriente total  $I$ . Entonces para que la ecuación (1.12a) se cumpla es necesario que  $dV/dt$  sea negativa, esto reduce  $V$  y así la neurona regresa a su estado basal.

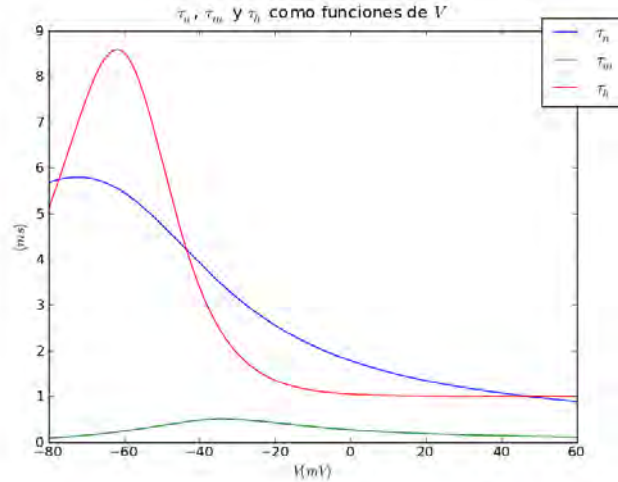


Figura 1.6: Gráficas de  $\tau_n$  (azul),  $\tau_m$  (verde) y  $\tau_h$  (rojo).

Después de que la neurona dispara se presenta el periodo refractario absoluto que es un lapso de tiempo donde no importa que tan fuerte sea estimulada la neurona, esta no responde. Este periodo refractario absoluto sucede en el modelo porque durante este tiempo  $h$  tiene valores bastante bajos y  $g_K$  valores bastante altos (Hodgkin and Huxley, 1952d), lo que por una parte inactiva los canales de sodio y por otra parte permite el flujo de iones de potasio hacia afuera de la neurona evitando aumentos en el voltaje transmembranal.

## 1.2. Reducción de las ecuaciones de Hodgkin y Huxley a dos variables

El modelo de Hodgkin y Huxley descrito en la sección anterior describe la dinámica de una neurona, sin embargo el hecho de que es un sistema de cuatro ecuaciones hace que se complique su análisis. En 1985 Rinzel et al., basado en una observación hecha por Fitz-Hugh en 1961 encontró una forma de simplificar el modelo a dos dimensiones sin perder las propiedades del modelo original. Posteriormente en 1991 E Av-Ron, H Parnas y LA Segel simplificaron esta reducción sustituyendo funciones de la reducción original por funciones equivalentes pero más sencillas y cercanas a una derivación macroscópica de la dinámica de apertura en los canales (Av-Ron et al., 1991).

En esta sección voy a describir cómo se hizo esta reducción.

Primero se hace una reducción de estado cuasi estable para la variable  $m$  y posteriormente se reducen las variables  $n$  y  $h$  en una sola variable  $W$ . El nuevo sistema tiene dos variables:  $V$  y  $W$ .

### Reducción de estado cuasi estable de la variable $m$

La idea detrás de la reducción de la variable  $m$ , es la de una reducción de estado cuasi estable. Se observó la dinámica de  $m(t)$  es parecida a la dinámica de  $m_\infty(V(t))$ . Esto debido a que el coeficiente  $\tau_m(V)$  es un orden de magnitud mayor que los coeficientes  $\tau_n(V)$ ,  $\tau_h(V)$  (Av-Ron et al., 1991). Entonces sustituyendo el valor de  $m(t)$  por el valor  $m_\infty(V(t))$  para cada  $V(t)$  y eliminando la ecuación para  $m$  se obtiene la redacción.

A continuación se presenta una función que ajusta los datos obtenidos experimentalmente para  $m_\infty$  como función de  $V$  (figura 1.5a):

$$m_\infty(V) := \hat{m}(V) = \frac{1}{1 + \exp[-2a_m(V - V_{1/2}^{(m)})]} \quad (1.23)$$

donde  $a_m$  y  $V_{1/2}^{(m)}$  son parámetros (Av-Ron et al., 1991).

### Reducción de las variables $n$ y $h$

La reducción de estas dos variables a una sola se basa principalmente en la observación de Fitz-Hugh (Fitz-Hugh, 1961). Esta observación consiste en que en las soluciones del sistema (1.12) cuando  $V$  varía en un potencial de acción,  $n$  y  $h$  cumplen aproximadamente la relación:

$$sn = 1 - h := H \quad (1.24)$$

para una constante  $s$ . Esta constante  $s$ , se tomó como el valor que da la igualdad exacta:

$$sn_0 = H_0 = 1 - h_0,$$

donde  $n_0$  y  $h_0$ , son los valores de  $n$  y  $h$  en el estado estable del sistema con  $I = 0$ . La variable  $W$ , se define como sigue:

Para cada  $t$  se supone que  $sn(t) = H(t)$ . Ahora considere el plano cartesiano en las variables  $n$  y  $H$ . Se define a  $W$  como la distancia  $d$  del punto  $(n, H)$  al origen, normalizada por la distancia del punto  $(1/s, 1)$  al origen. En otras palabras:

$$W := \frac{d}{[1 + (1/s)^2]^{1/2}} = \frac{sd}{[1 + s^2]^{1/2}} \quad (1.25)$$

La razón de normalizar la distancia  $d$  es para que  $W \in [0, 1]$ .

Ahora se pondrá a  $W$  en términos de  $H$  y  $n$ . Como  $d = (n^2 + H^2)^{1/2}$ , se observa que:

$$\begin{aligned} d^2(1 + s^2) &= (n^2 + H^2)(1 + s^2) \\ &= (sH)^2 + n^2 + H^2 + (sn)^2 \\ &= (sH)^2 + n^2 + 2(sHn) && \text{pues } H = sn \\ &= (sH + n)^2 \end{aligned}$$

de donde se concluye que:

$$d = \frac{sH + n}{(1 + s^2)^{1/2}} \quad (1.26)$$

y sustituyendo (1.26) en (1.25) se tiene que

$$W = \frac{s^2}{1 + s^2}H + \frac{s}{1 + s^2}n. \quad (1.27)$$

Para reducir el sistema, de la suposición de que  $H = ns$ , y de (1.27) se sigue que:

$$n = \frac{W}{s}, \quad (1.28a)$$

$$h = 1 - W, \quad (1.28b)$$

valores que se sustituyen en la ecuación (1.12a), con lo que solo resta encontrar una ecuación para  $W$ .

De (1.27) se tiene que:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{s^2}{1+s^2} \frac{dH}{dt} + \frac{s}{1+s^2} \frac{dn}{dt}. \quad (1.29)$$

pero

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= \frac{d(1-h)}{dt} = \frac{1-h_\infty(V) - (1-h)}{\tau_h(V)}, \\ \frac{dn}{dt} &= \frac{n_\infty(V) - n}{\tau_n(V)}, \end{aligned}$$

donde  $n_\infty(V)$ ,  $\tau_n(V)$ ,  $h_\infty(V)$  y  $\tau_h(V)$  son los coeficientes obtenidos en las secciones anteriores. Entonces:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{s^2}{1+s^2} \frac{1-h_\infty(V) - H}{\tau_h(V)} + \frac{s}{1+s^2} \frac{n_\infty(V) - n}{\tau_n(V)} \quad (1.30)$$

Para terminar se usa una función  $\tau(V)$  que ajusta de manera simultanea los valores experimentales obtenidos  $\tau_n$  y  $\tau_h$ :

$$\tau(V) := \frac{1}{\left( \lambda e^{a_w(V-V_{1/2}^{(w)})} + \lambda e^{-a_w(V-V_{1/2}^{(w)})} \right)}, \quad (1.31)$$

(Av-Ron et al., 1991). Y se aproxima  $\min\{\frac{s^2}{1+s^2}(1-h_\infty(V)) + \frac{s}{1+s^2}(n_\infty(V)), 1\}$  por

$$W_\infty(V) := \frac{1}{1.0 + e^{-2.0a_w(V-V_{1/2}^{(w)})}}, \quad (1.32)$$

donde  $\lambda$ ,  $a_w$  y  $V_{1/2}^{(w)}$  son parámetros (Av-Ron et al., 1991). Con lo que se obtiene:

$$\frac{dW}{dt} := \frac{W_\infty(V) - W}{\tau(V)}. \quad (1.33)$$

### Notas sobre el sistema reducido.

El sistema reducido permite hacer un estudio geométrico del sistema original de Hodgkin y Huxley, sin alterar la variable  $V$  que es la variable de interés.

El nuevo sistema es entonces:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} = & [I - \bar{g}_{Na} m_{\infty}^{mp}(V)(1 - W)(V - V_{Na}) \\ & - \bar{g}_K \left(\frac{W}{s}\right)^{wp} (V - V_K) - \bar{g}_l(V - V_l)] c_m^{-1}, \end{aligned} \quad (1.34a)$$

$$\frac{dW}{dt} = \frac{W_{\infty}(V) - W}{\tau(V)}, \quad (1.34b)$$

$$m_{\infty}(V) = \left( \frac{1}{1 + e^{-2a_m(V - V_{1/2}^{(m)})}} \right), \quad (1.34c)$$

$$W_{\infty}(V) = \left( \frac{1}{1 + e^{-2a_w(V - V_{1/2}^{(w)})}} \right), \quad (1.34d)$$

$$\tau(V) = \frac{1}{\left( \lambda e^{a_w(V - V_{1/2}^{(w)})} + \lambda e^{-a_w(V - V_{1/2}^{(w)})} \right)}. \quad (1.34e)$$

que es con el que se trabajar en el resto de esta tesis. Para terminar este capítulo hago una tabla con el valor de las constantes utilizadas:

Cuadro 1.1: Parámetros del sistema

Parámetro	Valor
$c_m$	$1 \mu F cm^2$
$V_l$	$-49.4 mV$
$V_K$	$-72 mV$
$V_{Na}$	$55 mV$
$\bar{g}_l$	$0.3 mS/cm^2$
$\bar{g}_K$	$36 mS/cm^2$
$\bar{g}_{Na}$	$120 mS/cm^2$
$mp$	3
$wp$	4
$a_m$	0.055
$a_w$	0.045
$\lambda$	0.2
$V_{1/2}^{(m)}$	-33
$V_{1/2}^{(w)}$	-55
$s$	1.3

## Capítulo 2

# Bifurcaciones en el modelo reducido de Hodgkin y Huxley debidas a un cambio instantáneo en el estímulo.

En este capítulo se considera a  $I$  en el sistema (1.34), como una constante. Se encuentran los puntos fijos del sistema y se clasifican usando la metodología tradicional, que se expone en el apéndice I.

En este capítulo los valores de variables que representan voltaje están dados en  $mV$ , y los valores de variables que representan corrientes están dados en  $\mu A$ .

Para estudiar cómo se comportan las soluciones del sistema (1.34) para distintos valores de  $I$  se prosigue de la siguiente manera:

- Se muestra que para cada valor de  $I \in [-15, 609]$  el sistema (1.34) tiene un único punto fijo.
- Para cada valor de  $I \in [-15, 609]$  se determina de qué tipo es el punto fijo.

Los valores de  $I$  usados son los que tienen sentido biológico: están en el rango en el que se encuentran los estímulos que generan respuestas en el modelo que tienen relevancia biológica (Kandel et al., 2000; Av-Ron et al., 1991).

El sistema (1.34) puede escribirse como:

$$\begin{pmatrix} \dot{V} \\ \dot{W} \end{pmatrix} = f(V, W) \tag{2.1}$$

donde

$$f(V, W) = \begin{pmatrix} f_1(V, W) \\ f_2(V, W) \end{pmatrix} \quad (2.2)$$

y

$$f_1(V, W) = [I - \bar{g}_{Na} m_\infty^{mp}(V)(1 - W)(V - V_{Na}) - \bar{g}_K \left(\frac{W}{s}\right)^{wp} (V - V_K) - \bar{g}_l(V - V_l)] c_m^{-1}, \quad (2.3a)$$

$$f_2(V, W) = \frac{W_\infty(V) - W}{\tau(V)}, \quad (2.3b)$$

$$m_\infty(V) = \left( \frac{1}{1.0 + e^{-2.0a_m(V - V_{1/2}^{(m)})}} \right), \quad (2.3c)$$

$$W_\infty(V) = \left( \frac{1}{1.0 + e^{-2.0a_w(V - V_{1/2}^{(w)})}} \right), \quad (2.3d)$$

$$\tau(V) = \frac{1}{\left( \lambda e^{a_w(V - V_{1/2}^{(w)})} + \lambda e^{-a_w(V - V_{1/2}^{(w)})} \right)}. \quad (2.3e)$$

Debido a la complejidad de las funciones (2.3) es necesario apoyarse de cálculos numéricos para poder determinar la existencia y el tipo de los puntos fijos del sistema (2.1).

Para mantener claridad en la tesis, en este capítulo sólo se presentan los resultados de los cálculos numéricos utilizados para determinar la existencia y el tipo de los puntos fijos del sistema (2.1).

Los cálculos y el manejo de los errores numéricos se pueden encontrar en el apéndice II.

## 2.1. Existencia de puntos fijos

Para comenzar el análisis se prueba primero que el sistema (2.1) tiene un único punto fijo para cada valor de  $I \in [-15, 609]$ .

**Proposición 2.1.1.** *Para cada  $I \in [-15, 609]$  el sistema (2.1) tiene un único punto fijo.*

*Demostración.* Los puntos fijos del sistema (2.1) son aquellos valores  $(V^*, W^*)$  que cumplen

$$f(V^*, W^*) = 0,$$

es decir aquellos valores  $(V^*, W^*)$  que cumplen:

$$f_1(V^*, W^*) = 0, \quad (2.4a)$$

$$f_2(V^*, W^*) = 0, \quad (2.4b)$$

Entonces para encontrar los puntos fijos de (2.1) hay que resolver el sistema de ecuaciones (2.4) para  $V^*$  y  $W^*$ .

De (2.4b) y (2.3b) se sigue que:

$$W^* = W_\infty(V^*), \quad (2.5)$$

Sustituyendo (2.5) en (2.4a) se obtiene:

$$0 = f_1(V^*, W_\infty(V^*)), \quad (2.6)$$

usando (2.6) y la definición de  $f_1$  en (2.3a) se tiene que:

$$\begin{aligned} 0 &= f_1(V^*, W_\infty(V^*)) \\ &= [I - \bar{g}_{Na} m_\infty^{mp}(V^*)(1 - W_\infty(V^*))(V^* - V_{Na}) \\ &\quad - \bar{g}_K \left( \frac{W_\infty(V^*)}{s} \right)^{wp} (V^* - V_K) - \bar{g}_l(V^* - V_l)] c_m^{-1} \end{aligned}$$

que implica

$$\begin{aligned} I &= \bar{g}_{Na} m_\infty^{mp}(V^*)(1 - W_\infty(V^*))(V^* - V_{Na}) \\ &\quad + \bar{g}_K \left( \frac{W_\infty(V^*)}{s} \right)^{wp} (V^* - V_K) + \bar{g}_l(V^* - V_l) \end{aligned}$$

Entonces si se define a  $f_0(V^*)$  como:

$$\begin{aligned} f_0(V^*) &= \bar{g}_{Na} m_\infty^{mp}(V^*)(1 - W_\infty(V^*))(V^* - V_{Na}) \\ &\quad + \bar{g}_K \left( \frac{W_\infty(V^*)}{s} \right)^{wp} (V^* - V_K) + \bar{g}_l(V^* - V_l) \end{aligned} \quad (2.7)$$

se tiene que los puntos fijos del sistema (2.1) son los puntos  $(V^*, W^*)$  que cumplen

$$\begin{aligned} f_0(V^*) &= I \\ W^* &= W_\infty(V^*) \end{aligned} \quad (2.8)$$

Demostrar que el sistema (2.1) tiene un único punto fijo para cada  $I \in [-15, 609]$ , es entonces demostrar que para cada  $I \in [-15, 609]$  existe un único  $V^*$  tal que  $f_0(V^*) = I$ .

Demostrar que para cada  $I \in [-15, 609]$  existe un único  $V^*$  tal que  $f_0(V^*) = I$  es equivalente a demostrar que existe un intervalo  $[V_1, V_2]$ , donde la función  $f_0(V^*) : [V_1, V_2] \rightarrow [-15, 609]$  es biyectiva. De hecho resulta ser creciente.

En la figura 2.1 se puede observar como efectivamente en el intervalo  $[-100, -11]$  la función  $f_0(V^*)[-100, -11] \rightarrow [-15, 609]$  es biyectiva.

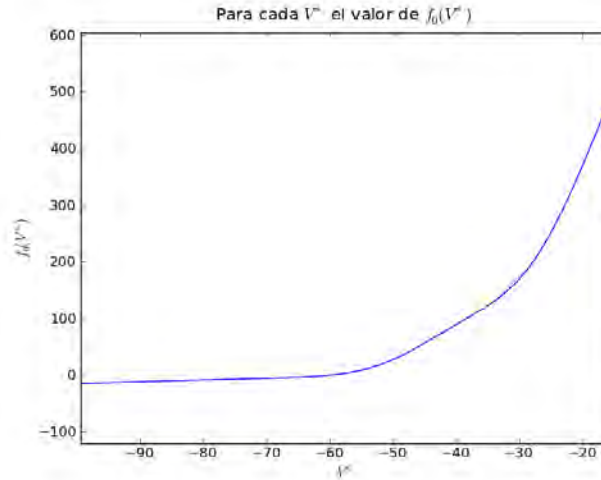


Figura 2.1: Arriba se muestra  $f_0(V^*)$ . Se puede observar como  $f_0(V)$  es creciente y por lo tanto biyectiva en  $[-100, -11]$

Entonces la función  $f_0(V^*) : [-100, -11] \rightarrow [-15, 609]$  es biyectiva, por lo tanto para cada  $I \in [-15, 609]$  existe un único  $V^*$  tal que  $f_0(V^*) = I$  y por lo tanto para cada  $I \in [-15, 609]$  el sistema (2.1) tiene un único punto fijo.

□



**Nota:** Observe que la relación  $f_0(V^*) = I$  puede pensarse de la siguiente manera: Dado  $(V^*, W_\infty(V^*))$ , la relación  $f_0(V^*)$  dice cuál tiene que ser el valor de  $I$  para que el sistema (2.1) tenga como punto fijo al punto  $(V^*, W_\infty(V^*))$ . Dicho de otra manera el sistema (2.1) con  $I = f_0(V^*)$  tendrá como punto fijo precisamente al punto  $(V^*, W_\infty(V^*))$ .

Ya establecida la existencia y unicidad de los puntos fijos para cada valor de  $I \in [-15, 609]$  se procede a demostrar de qué tipo es cada uno de estos puntos fijos.

## 2.2. Tipos de puntos fijos

Para determinar de qué tipo es un punto fijo del sistema (2.1) se necesita saber cómo son las partes reales e imaginarias de los valores propios de la matriz jacobiana de  $f$  evaluada en el punto fijo.

Por lo tanto, el primer paso para poder determinar de qué tipo es un punto fijos del sistema (2.1) es calcular la matriz jacobiana de  $f$ .

### Jacobiano del sistema

La matriz jacobiana de  $f$ , en el sistema (2.1) esta dada por:

$$Df((V, W)) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial V} & \frac{\partial f_1}{\partial W} \\ \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\partial f_2}{\partial W} \end{pmatrix} \quad (2.9)$$

donde:

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial V} = & \\ & \frac{1}{c_m} [-g_l - g_{Na} (m_\infty(V))^{mp} (1 - W) - g_K \left(\frac{W}{s}\right)^{wp} \\ & - 2a_m g_{Na} mp (m_\infty(V))^{mp+1} (1 - W) (V - V_{Na}) E_m(V)], \end{aligned} \quad (2.10a)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_1}{\partial W} = & \\ & \frac{1}{c_m} \left[ g_{Na} (m_\infty(V))^{mp} (V - V_{Na}) - g_K wp \left(\frac{W}{s}\right)^{wp-1} (V - V_k) \right], \end{aligned} \quad (2.10b)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_2}{\partial V} = & \\ & (-W + W_\infty(V)) \left( a_w \lambda E_w^{-1/2}(V) - a_w \lambda E_w^{1/2}(V) \right) \\ & + \frac{2a_w E_w(V) (W_\infty(V))^2}{\tau(V)}, \end{aligned} \quad (2.10c)$$

$$\frac{\partial f_2}{\partial W} = -\frac{1}{\tau(V)}, \quad (2.10d)$$

con  $E_w$  y  $E_m$  dadas por:

$$E_m(V) = e^{-2a_m(V - V_{1/2}^{(m)})}, \quad (2.11a)$$

$$E_w(V) = e^{-2a_w(V - V_{1/2}^{(w)})}, \quad (2.11b)$$

El siguiente lema dice cómo encontrar los valores propios de una matriz de dos por dos en términos de su traza y su determinante:

**Lema 2.2.1.** Sea  $A \in \mathbb{M}_{2 \times 2}(\mathbb{R})$  entonces los valores propios de  $A$  están dados por:

$$\lambda_1 = \frac{\operatorname{tr}(A) + \sqrt{[\operatorname{tr}(A)]^2 - 4\det(A)}}{2} \quad (2.12a)$$

$$\lambda_2 = \frac{\operatorname{tr}(A) - \sqrt{[\operatorname{tr}(A)]^2 - 4\det(A)}}{2} \quad (2.12b)$$

y también se tiene que

$$\det(A) = \lambda_1 \lambda_2 \quad (2.13)$$

*Demostración.* Sea  $A \in \mathbb{M}_{2 \times 2}(\mathbb{R})$ ,  $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ .

Los valores propios  $\lambda_1, \lambda_2$  de  $A$  están dados por la soluciones a la ecuación:

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

donde  $I$  es la matriz identidad. Pero

$$\begin{aligned} \det(A - \lambda I) &= (a - \lambda)(d - \lambda) - cb \\ &= \lambda^2 + \lambda(-d - a) + ad - cb \end{aligned}$$

y la ecuación  $\lambda^2 + \lambda(-d - a) + ad - cb$  tiene como soluciones precisamente  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  en (2.12).

Finalmente si se multiplica la ecuación (2.12a) por (2.12b) se obtiene que  $\det(A) = \lambda_1 \lambda_2$   $\square$

Denotamos:

$$\Gamma(V, W) = \operatorname{tr}(Df((V, W))), \quad (2.14)$$

$$\Delta(V, W) = \det(Df((V, W))). \quad (2.15)$$

En vista del lema 2.2.1 se tiene que:

- Los valores propios de  $Df((V, W))$  son reales y tiene signo distinto si  $\Delta(V, W) < 0$ .
- Los valores propios de  $Df((V, W))$  son reales y positivos si  $\Delta(V, W) > 0$ ,  $\Gamma(V, W) > 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V, W) > 0$ .
- Los valores propios de  $Df((V, W))$  son reales y negativos si  $\Delta(V, W) > 0$ ,  $\Gamma(V, W) < 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V, W) > 0$ .
- Los valores propios de  $Df((V, W))$  son complejos y con parte real positiva si  $\Delta(V, W) > 0$ ,  $\Gamma(V, W) > 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V, W) < 0$ .
- Los valores propios de  $Df((V, W))$  son complejos y con parte real negativa si  $\Delta(V, W) > 0$ ,  $\Gamma(V, W) < 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V, W) < 0$ .

Por lo tanto si  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un punto fijo del sistema (2.1) con  $I = f_0(V^*)$  se tiene la siguiente clasificación:

- $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un punto silla si  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) < 0$ .
- $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un nodo inestable si  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$ ,  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) > 0$ .
- $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un nodo asintóticamente estable si  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$ ,  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) > 0$ .
- $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un foco inestable si  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$ ,  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) < 0$ .
- $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un foco asintóticamente estable si  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$ ,  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) < 0$ .

### Clasificación de puntos fijos

De la proposición 2.1.1 se tiene que para cada  $V^* \in [-100, -11]$  el punto  $(V^*, (W_\infty(V^*)))$  es un punto fijo del sistema (2.1) con  $I = f_0(V^*)$ .

En lo que resta de este capítulo se sobreentiende que cuando se dice que  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un punto fijo, se quiere decir que  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un punto fijo del sistema (2.1) con  $I = f_0(V^*)$ .

Para determinar de qué tipo son los puntos fijos  $(V^*, W_\infty(V^*))$  se procede de la siguiente manera:

- En la proposición 2.2.1 se muestra que para todo  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  y por lo tanto para todo  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  no es un punto silla.
- En la proposición 2.2.2 se determina para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  y para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0$ .
- En la proposición 2.2.3 se determina para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V, W) > 0$  y para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V, W) < 0$ .
- Finalmente se usan las proposiciones 2.1, 2.2.2, 2.2.3 y la clasificación de puntos fijos dada al final de la sección anterior para demostrar la proposición 2.2.4 en donde se concluye:
  - para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un nodo asintóticamente estable,
  - para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un nodo inestable,
  - para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un foco asintóticamente estable,
  - para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un foco inestable.

A continuación se muestra que para todo  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  y por lo tanto para todo  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  no es un punto silla.

**Proposición 2.2.1.** *Para cada  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  y por lo tanto para cada  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  no es un punto silla.*

*Demostración.* En la figura 2.2 se observa como  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  para todo  $V^* \in [-100, -11]$ .

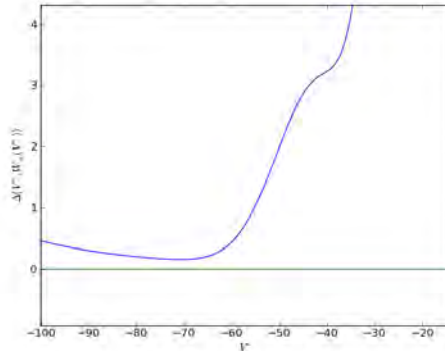


Figura 2.2: En azul  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*))$  y en verde la constante 0. Se observa como  $\Delta(V^*, W_\infty(V^*))$  es positiva en  $[-100, -11]$ .

Por lo tanto para cada  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  no es un punto silla.  $\square$

**Nota:** En las siguientes proposiciones se estudia el cambio de signo en las funciones  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*))$  y  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*))$  para  $V^* \in [-100, -11]$ . Estrictamente hablando, debido a la precisión de los cálculos numéricos, no es posible determinar exactamente en qué punto se dan los cambios de signo de dichas funciones. Es por esto que en lugar de encontrar puntos, se encuentran intervalos pequeños, (pequeños comprados con  $[-100, -11]$ ) en donde se puede asegurar que  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*))$  y  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*))$  tienen un cambio de signo.

A continuación se prueba para qué valores de  $V^* \in [-100, -11]$  se tiene que  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  y para que valores se tiene que  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0$ .

**Proposición 2.2.2.** *Sea  $\Gamma(x, y)$  la traza del jacobiano del sistema (2.1). Existen  $\nu_1 < \nu_2 < \nu_3 < \nu_4$  tales que*

$$\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0 \text{ si } V^* \in [-100, \nu_1] \quad (2.16a)$$

$$\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) > 0 \text{ si } V^* \in [\nu_2, \nu_3] \quad (2.16b)$$

$$\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0 \text{ si } V^* \in [\nu_4, -11] \quad (2.16c)$$

*Demostración.* En la figura 2.3 se puede apreciar como  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0$  en  $[-100, \nu_1]$ ,  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  en  $[\nu_2, \nu_3]$  y  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*)) < 0$  en  $[\nu_4, -11]$ .

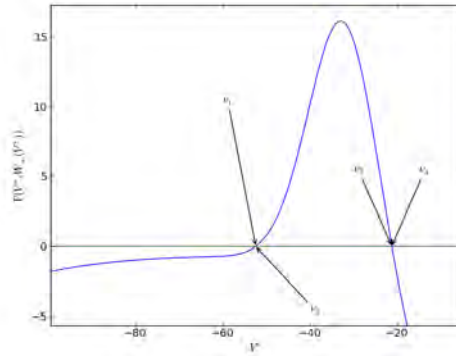


Figura 2.3: En azul  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*))$  y en verde la constante 0. Se observa como  $\Gamma(V^*, W_\infty(V^*))$  cruza el cero en los intervalos  $(\nu_1, \nu_2) = (-52.411, -52.407)$  y  $(\nu_3, \nu_4) = (-21.243, -21.240)$ .

□

**Proposición 2.2.3.** *Sea  $\Gamma(x, y)$  la traza y  $\Delta(x, y)$  el determinante del jacobiano del sistema (2.1). Existen  $\mu_1 < \mu_2 < \mu_3 < \mu_4 < \mu_5 < \mu_6$  tales que*

$$[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) > 0 \text{ si } V^* \in [-100, \mu_1] \quad (2.17a)$$

$$[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) < 0 \text{ si } V^* \in [\mu_2, \mu_3] \quad (2.17b)$$

$$[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) > 0 \text{ si } V^* \in [\mu_4, \mu_5] \quad (2.17c)$$

$$[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) < 0 \text{ si } V^* \in [\mu_6, -11] \quad (2.17d)$$

*Demostración.* En la figura 2.4 se puede apreciar como  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  en  $[-100, \mu_1]$ ,  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) < 0$  en  $[\mu_2, \mu_3]$ ,  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) > 0$  en  $[\mu_4, \mu_5]$  y  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*)) < 0$  en  $[\mu_6, -11]$ .

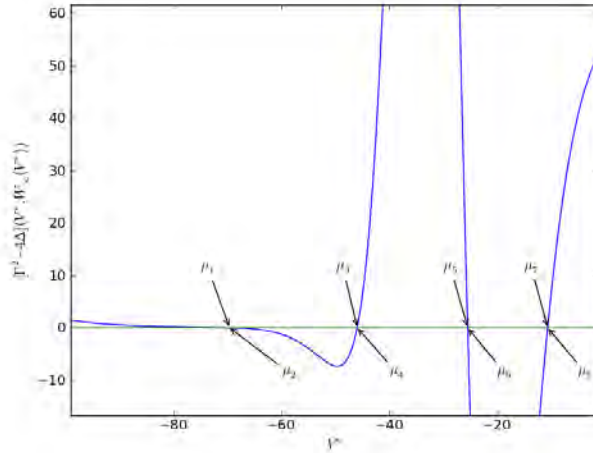


Figura 2.4: En azul  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*))$  y en verde la constante 0. Se observa como  $[\Gamma^2 - 4\Delta](V^*, W_\infty(V^*))$  cruza el cero en los intervalos  $(\mu_1, \mu_2) = (-69.684, -69.678)$ ,  $(\mu_3, \mu_4) = (-45.945, -45.937)$  y  $(\mu_5, \mu_6) = (-25.447, -25.443)$ .

□

Ahora se muestra para que valores de  $V^* \in [-100, -11]$  el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un nodo asintóticamente estable, un nodo inestable, un foco asintóticamente estable o un foco inestable.

**Proposición 2.2.4.** *Se tiene que  $\nu_1, \nu_2, \nu_3, \nu_4, \mu_1, \mu_2, \mu_3, \mu_4, \mu_5$  y  $\mu_6$  son como en las proposiciones 2.2.2 y 2.2.3, entonces*

$$\text{El punto fijo } (V^*, W_\infty(V^*)) \text{ es un nodo asintóticamente estable si } V^* \in [-100, \mu_1], \quad (2.18a)$$

$$\text{El punto fijo } (V^*, W_\infty(V^*)) \text{ es un foco asintóticamente estable si } V^* \in [\mu_2, \nu_1], \quad (2.18b)$$

$$\text{El punto fijo } (V^*, W_\infty(V^*)) \text{ es un foco inestable si } V^* \in [\nu_2, \mu_3], \quad (2.18c)$$

$$\text{El punto fijo } (V^*, W_\infty(V^*)) \text{ es un nodo inestable si } V^* \in [\mu_4, \mu_5], \quad (2.18d)$$

$$\text{El punto fijo } (V^*, W_\infty(V^*)) \text{ es un foco inestable si } V^* \in [\mu_6, \nu_3], \quad (2.18e)$$

$$\text{El punto fijo } (V^*, W_\infty(V^*)) \text{ es un foco asintóticamente estable si } V^* \in [\nu_4, -11], \quad (2.18f)$$

*Demostración.* El resultado se sigue directamente de las proposiciones 2.2.1, 2.2.2, 2.2.3 y la clasificación de puntos fijos al final de la sección anterior. □

Hasta ahora se demostró que dado  $V^* \in [-100, -11]$  el punto  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un punto fijo del sistema (2.1) con  $I = f_0(V^*)$ . Se mostró de qué tipo es este punto fijo.

Sin embargo el objetivo del capítulo es determinar de qué tipo es el punto fijo del sistema (2.1) si se sabe de antemano el valor de  $I$ , con  $I \in [-15, 609]$ .

Para poder completar el objetivo del capítulo se demuestra la siguiente proposición:

**Proposición 2.2.5.** *Existen  $i_1 < i_2 < i_3 < i_4 < i_5 < i_6 < i_7 < i_8 < i_9 < i_{10}$  tales que*

$$\text{si } I \in [-15, i_1], \text{ el único punto fijo del sistema (2.1) es un nodo asintóticamente estable} \quad (2.19a)$$

$$\text{si } I \in [i_2, i_3], \text{ el único punto fijo del sistema (2.1) es un foco asintóticamente estable} \quad (2.19b)$$

$$\text{si } I \in [i_4, i_5], \text{ el único punto fijo del sistema (2.1) es un foco inestable} \quad (2.19c)$$

$$\text{si } I \in [i_6, i_7], \text{ el único punto fijo del sistema (2.1) es un nodo inestable} \quad (2.19d)$$

$$\text{si } I \in [i_8, i_9], \text{ el único punto fijo del sistema (2.1) es un foco inestable} \quad (2.19e)$$

$$\text{si } I \in [i_{10}, 609], \text{ el único punto fijo del sistema (2.1) es un foco asintóticamente estable} \quad (2.19f)$$

La afirmación anterior puede resumirse en el diagrama de bifurcación del sistema (figura 2.5).

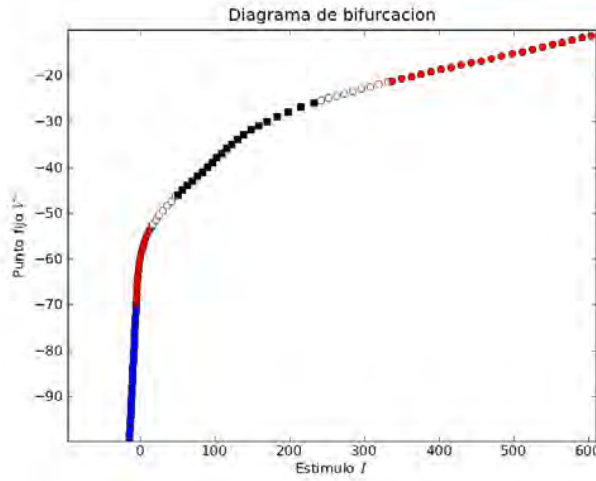


Figura 2.5: En esta gráfica se muestra como va cambiando el tipo y localización del punto fijo del sistema (2.1) conforme cambia  $I$ . En el eje horizontal se presenta la corriente  $I$  y en el eje vertical el valor del voltaje donde se da el punto fijo.

De izquierda a derecha los cuadrados azules están en el intervalo  $[-15, i_1]$  y representan nodos asintóticamente estables, los círculos rojos están en el intervalo  $[i_2, i_3]$  y representan focos asintóticamente estables, los círculos blancos están en el intervalo  $[i_4, i_5]$  y representan focos inestables, los cuadrados negros están en el intervalo  $[i_6, i_7]$  y representan nodos inestables, los círculos blancos están en el intervalo  $[i_8, i_9]$  y representan focos inestables y los círculos rojos están en el intervalo  $[i_{10}, 609]$  y representan focos asintóticamente estables.

*Demostración.* De la proposición 2.2.4 se tiene que si  $V^* \in [-100, \mu_1]$  el punto  $(V^*, W_\infty(V^*))$  es un nodo asintóticamente estable del sistema (2.1) con  $I = f_0(V^*)$ .

El intervalo  $[-15, i_1]$  es la imagen del intervalo  $[-100, \mu_1]$  bajo  $f_0$  por lo tanto si  $I \in [-15, i_1]$  el punto fijo del sistema (2.1) es un nodo asintóticamente estable.

De manera análoga, usando la proposición 2.2.4, se sabe de qué tipo es el punto fijo  $(V^*, W_\infty(V^*))$  del sistema (2.1) con  $I = f_0(V^*)$ , si  $V^*$  esta en los intervalos  $[\mu_2, \nu_1]$ ,  $[\nu_2, \mu_3]$ ,  $[\mu_4, \mu_5]$ ,  $[\mu_6, \nu_3]$  o  $[\nu_4, -11]$ .

Los intervalos  $[i_2, i_3]$ ,  $[i_4, i_5]$ ,  $[i_6, i_7]$ ,  $[i_8, i_9]$  y  $[i_{10}, 609]$  son la imagen de los intervalos  $[\mu_2, \nu_1]$ ,  $[\nu_2, \mu_3]$ ,  $[\mu_4, \mu_5]$ ,  $[\mu_6, \nu_3]$  y  $[\nu_4, -11]$  bajo  $f_0$ , por lo tanto si  $I$  esta en los intervalos  $[i_2, i_3]$ ,  $[i_4, i_5]$ ,  $[i_6, i_7]$ ,  $[i_8, i_9]$  o  $[i_{10}, 609]$  se sabe de qué tipo es el punto fijo del sistema (2.1).  $\square$

Con la proposición 2.2.5 se tiene una clasificación de puntos fijos del sistema (2.1) para distintos valores de  $I$ .

En este capítulo se estudia, con ayuda de simulaciones numéricas, como es el comportamiento de las soluciones del sistema (2.1) cuando  $I$  está en cada uno de los intervalos encontrados en el capítulo anterior.

## Capítulo 3

# Análisis de la clasificación de puntos fijos

### 3.1. Simulaciones y planos fase

En este capítulo se retoma la terminología usada en el capítulo 1.

El sistema (2.1) se piensa como un modelo que describe la dinámica neuronal donde  $V$  representa el voltaje transmembranal,  $W$  es una variable de apertura e  $I$  se piensa como un estímulo que se aplica a la neurona. Uno de los objetivos de este capítulo es, para cada tipo de punto fijo que presente el sistema (2.1), estudiar las propiedades cualitativas de las soluciones.

Se dan un par de definiciones que se usan durante el capítulo.

**Definición 3.1.1.** *Considere el sistema (2.1). El **valor basal** del voltaje transmembranal se define como el valor de  $V$  donde se da el punto fijo del sistema.*

**Nota:** Observe que para distintos valores de  $I$  el punto fijo del sistema (2.1) es distinto y por lo tanto el valor basal también es distinto.

Hay que notar que el hecho de que  $V$  tenga el valor basal no significa que la solución del sistema esté en su punto fijo. Para que la solución del sistema esté en su punto fijo se necesita que  $V$  tenga el valor basal y que  $W = W_\infty(V)$ .

**Definición 3.1.2.** *En el sistema (2.1) las curvas en el plano fase que cumplen  $f_1(V, W) = 0$  y  $f_2(V, W) = 0$  son llamadas **nulclinas**.*

*La curva que cumple  $f_1(V, W) = 0$  es la nulclina de  $V$  y la curva que cumple  $f_2(V, W) = 0$  es la nulclina de  $W$ .*



**Nota:** En el sistema (2.1)  $f_1(V, W) = \dot{V}$  y  $f_2(V, W) = \dot{W}$ .

Los puntos  $(V^*, W^*) = (V^*, W_\infty(V^*))$  que están en la nulclina de  $V$  y en la nulclina de  $W$  simultáneamente cumplen que  $f_1(V^*, W^*) = f_2(V^*, W^*) = 0$ , lo que quiere decir que  $f(V^*, W^*) = 0$ . Es decir si un punto  $(V^*, W^*)$  está en la nulclina de  $V$  y en la nulclina de  $W$  se tiene que este punto es un punto fijo del sistema. Cabe mencionar que la noción de punto fijo se puede definir sin necesidad de mencionar nulclinas, como se hace en el apéndice I.

Al igual que en el capítulo 2 los valores de variables que representan voltaje están en  $mV$ , y los valores de variables que representan corrientes están en  $\mu A$ . En el capítulo 2 se mostró que el sistema (2.1) tiene un único punto fijo para cada valor de  $I \in [-15, 635]$ . También se demostró que las características de su punto fijo dependen del valor de  $I$  (figura 3.1).

Soluciones numéricas del sistema (2.1) se calcularon para mostrar gráficas de las trayectorias como función del tiempo, así como algunos planos fase para distintos valores del estímulo  $I$ . Los algoritmos y programas usados en este capítulo se encuentran en el apéndice II. Las figuras de las soluciones como función del tiempo muestran varias gráficas de colores distintos. Cada color representa un valor de  $I$ . Supóngase el color azul representa el valor  $I = c$ , entonces que la gráfica de la solución sea de color azul significa que la solución satisface el sistema (3.1) con el valor de  $I = c$ . El código de color se encuentra a la derecha de la gráfica y los valores iniciales se indican en el pie de foto. Los diagramas de plano fase muestran la nulclina de  $W$  en color morado, la de  $V$  en color negro, y una órbita en naranja o azul con las coordenadas del valor inicial en la esquina superior derecha. Las flechas del campo vectorial presentan un código de color de azul a rojo, la norma del vector derivada correspondiente a una flecha azul es menor a la norma del vector derivada correspondiente a una flecha roja. Las soluciones fueron calculadas usando el método `scipy.integrate.odeint` de Python (The Scipy community, 2008a). Los valores de constantes son dados con tres dígitos significativos.

Para comenzar el estudio del sistema (2.1) se muestra la tabla 3.1 donde se clasifican los puntos fijos del sistema (2.1) para los distintos valores de  $I \in [-15, 609]$ .

Los valores en la tabla son los obtenidos en el capítulo 2.

Cuadro 3.1: Tipos de Puntos fijos. La primera columna es el valor del voltaje tal que el punto  $(V, W_\infty(V))$  es un punto fijo del sistema (2.1). La segunda columna es el valor de  $I$  en el sistema (2.1). La tercera columna especifica el tipo de punto fijo.

$V$ dado en ( $mV$ )	$I$ dado en ( $\mu A$ )	Tipo de Punto Fijo
$V \in [-100.000, -69.685]$	$I \in [-15.000, -6.090]$	Nodo Asintóticamente Estable
$V \in [-69.680, -52.411]$	$I \in [-6.088, 16.300]$	Foco Asintóticamente Estable
$V \in [-52.407, -45.946]$	$I \in [16.315, 49.690]$	Foco inestable
$V \in [-45.939, -25.448]$	$I \in [49.734, 241.565]$	Nodo inestable
$V \in [-25.445, -21.243]$	$I \in [241.624, 336.800]$	Foco inestable
$V \in [-21.241, -11.000]$	$I \in [336.850, 609.000]$	Foco Asintóticamente Estable

El diagrama de bifurcación correspondiente a la tabla anterior muestra cómo va cambiando el tipo y localización del punto fijo conforme cambia  $I$  en el sistema (2.1) (Fig. 3.1). En el eje horizontal se presenta la corriente  $I$  y en el eje vertical el valor del voltaje  $V$  donde se da el punto fijo.

A continuación se estudia cómo es el comportamiento del sistema (2.1) para valores de  $I$  en cada uno de los intervalos mostrados en la tabla 3.1.

### Primer intervalo: Nodo asintóticamente stable

Las soluciones del sistema para  $I \in [-15, -6.09]$ , comenzando con condiciones iniciales cercanas al punto fijo para  $I = 0$ , muestran una convergencia en menos de 20  $ms$  al punto fijo que es un

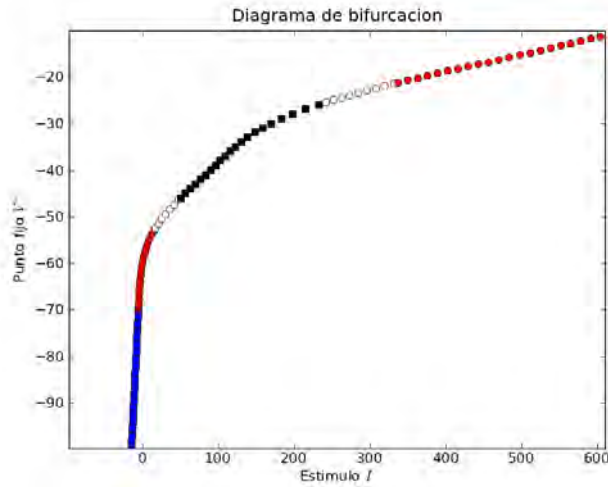


Figura 3.1: De izquierda a derecha los cuadrados azules representan nodo asintóticamente estable, los círculos rojos representan foco asintóticamente estable, los círculos blancos representan foco inestable, los cuadrados negros representan nodo inestable, los círculos blancos representan foco inestable y los círculos rojos representan foco asintóticamente estable.

nodo asintóticamente estable en todos los casos (Figura 3.2(a)). Tanto el valor basal del voltaje transmembranal  $V^*$ , como el valor de  $W_\infty(V^*)$  aumentan conforme aumenta  $I$ .

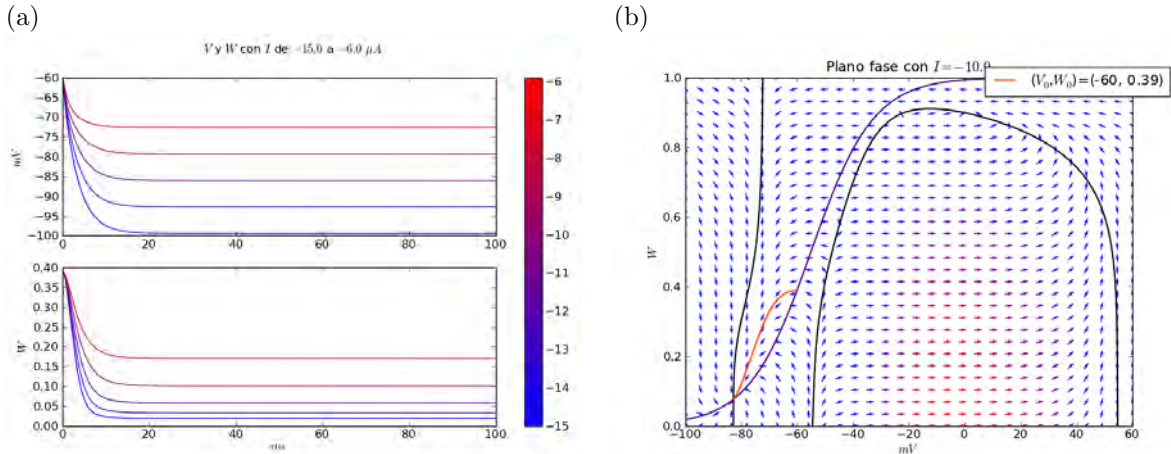


Figura 3.2: (a) Soluciones del Sistema (3.1) para  $I$  de  $-15$  a  $-6 \mu A$ , las condiciones iniciales para todas las soluciones son las mismas:  $(-60, .38)$ , que es aproximadamente el punto fijo cuando  $I = 0$ . Arriba se presenta  $V(t)$  y abajo  $W(t)$ . (b) Plano fase con  $I = -10 \mu A$ . La curva negra representa la nulclina de  $V$  y la curva morada la nulclina de  $W$ . La curva naranja es la órbita de la solución con valor inicial:  $(V_0, W_0) = (-60, -39)$ .

En el plano fase (Figura 3.2(b)) se observa que las trayectorias tienden al punto fijo y que conforme crece  $I$  el punto fijo se desplaza en diagonal hacia arriba, de acuerdo con lo observado en la figura 3.2(a).

Si el valor inicial es tal que  $V_0 > -53$ , para  $W_0$  fija, se genera un potencial de acción. Esta nueva condición inicial se puede pensar como un aumento instantáneo en el voltaje transmembranal que aumenta la actividad en los canales de sodio lo suficiente para que se produzca un potencial de acción. No obstante la solución termina por regresar al punto fijo (figuras 3.3(a) y 3.3(b)).

Es digno de recalcar, que para generar un potencial de acción utilizando valores menores de  $I$ , es necesario incrementar el valor inicial  $V_0$ . Lo anterior ocurre porque la nulclina de  $V$  se mueve a la derecha conforme  $I$  disminuye y el potencial de acción se genera si el valor inicial de  $V$  está a la

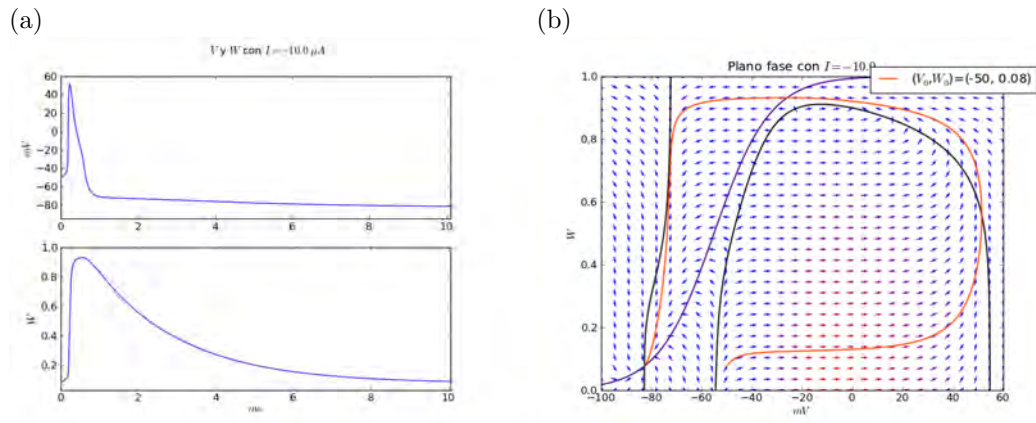


Figura 3.3: Solución del sistema (3.1) con valor inicial  $(V_0, W_0) = (-50, .08)$ ,  $I = -10\mu A$ . (a) Arriba se presenta  $V(t)$  y abajo  $W(t)$ . (b) Plano fase. La curva negra representa la nulclina de  $V$  y la curva morada la nulclina de  $W$ . La curva naranja es la orbita de la solución.

derecha de la nulclina de  $V$  (figuras 3.4(a) y 3.4(b)). Por ejemplo, la condición inicial  $(-54, .058)$  no genera un potencial de acción (figura 3.4(a)), mientras que en la misma condición inicial sí lo hace (figura 3.4(b)).

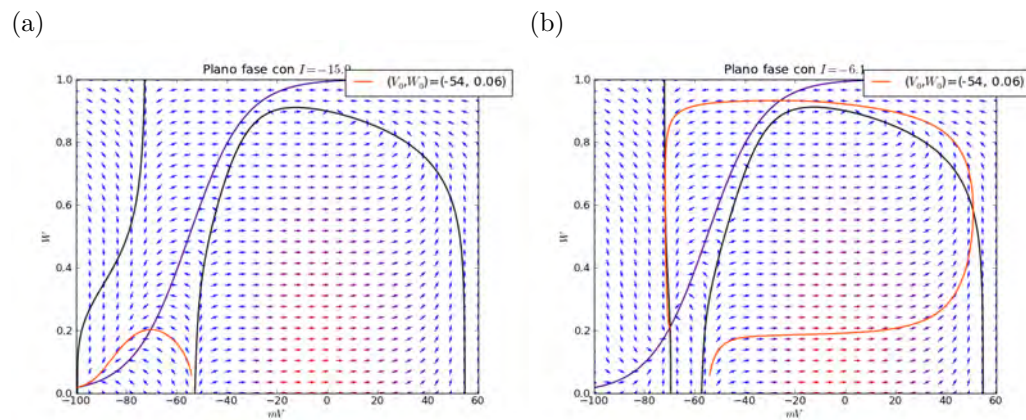


Figura 3.4: Plano fase. (a)  $I = -15$ . (b)  $I = -6.1$ . Las curvas negras representan la nulclina de  $V$  y las curvas moradas la nulclina de  $W$ , las curvas naranjas son la orbita de la solución con valor inicial:  $(V_0, W_0) = (-54, .058)$ .

Finalmente, note que las soluciones se acercan al punto fijo sin hacer espirales (figura 3.5).

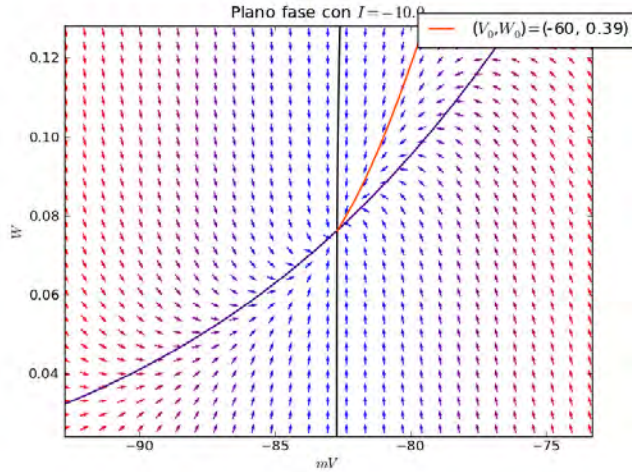


Figura 3.5: Plano Fase con  $I = -10\mu A$ . La curva negra representa la nulclina de  $V$  y la curva morada la nulclina de  $W$ . La curva naranja es la órbita de la solución con valor inicial:  $(V_0, W_0) = (-60, .39)$ .

Cuando  $I \in [-15.18, -6.09]$ , el punto fijo es un nodo asintóticamente estable. Como se pudo ver en el ejemplo anterior la dinámica del sistema es sencilla. En los siguientes casos en donde el punto fijo es un foco se observa que pasan cosas más complicadas.

### Segundo intervalo: Foco asintóticamente estable

Cuando  $I \in [-6.088, 16.3]$  el punto fijo es un foco asintóticamente estable. En este caso se observan dos configuraciones distintas del plano fase. Para los valores más pequeños de  $I$  en el intervalo  $[-6.088, 16.3]$  la configuración es muy similar a la del caso anterior en que  $I \in [-15.18, -6.09]$ , con la única diferencia que cuando las órbitas de las soluciones se acercan al punto fijo, lo hacen con espirales (figura 3.6). Los planos fase son iguales en el sentido que todas las órbitas de las soluciones tienden al punto fijo, y dónde algunas condiciones iniciales producen potenciales de acción. De hecho, los nodos y los focos estables son topológicamente equivalentes (Izhikevich, 2007). Sin embargo, la convergencia del voltaje transmembranal hacia el punto fijo de forma espiral corresponde a oscilaciones, mientras que la convergencia hacia un nodo estable corresponde a crecimiento o decaimiento exponencial hacia el voltaje basal. Estos dos modos de convergencia tienen impactos distintos en la integración de señales en una neurona (Bevan et al., 2000), por lo que es importante distinguir entre nodos y focos para el análisis de dinámica neuronal (Herrera-Valdez et al., 2013).

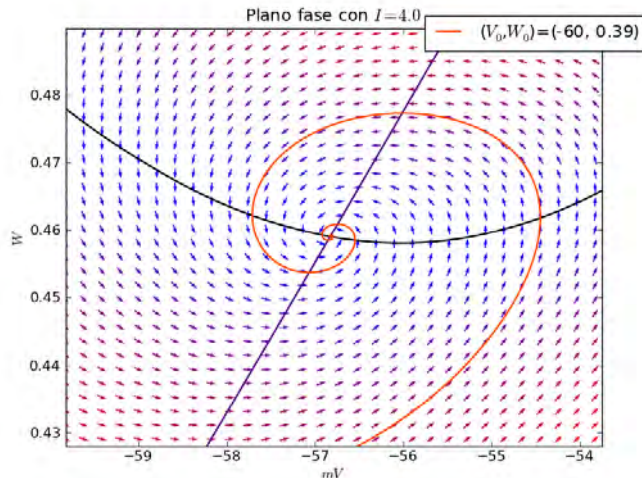


Figura 3.6: Plano fase cerca del punto fijo con  $I = 4\mu A$ . La curva negra representa la nulclina de  $V$  y la curva morada la nulclina de  $W$ . La curva naranja es la órbita de la solución con valor inicial:  $(V_0, W_0) = (-60, .39)$ .

Las soluciones con condiciones iniciales en la esquina superior izquierda del plano fase no generan potenciales de acción, pues en esta región el voltaje es bajo, la inactivación de los canales de sodio es grande y la activación de los canales de potasio es grande ( $1 - W$  es cercano a cero porque el valor de  $W$  es cercano a 1), lo que previene que el voltaje transmembranal aumente mucho más allá de su estado basal (figura 3.7a).

Conforme la corriente  $I$  aumenta es más fácil producir potenciales de acción (figura 3.7b), y sólo las condiciones iniciales cercanas al punto fijo, o en la esquina superior izquierda del plano fase no lo hacen. También disminuciones instantáneas en el voltaje transmembranal, representadas por condiciones iniciales con voltajes menores al del punto fijo pueden producir potenciales de acción. A este fenómeno se le conoce como excitación de rompimiento de ánodo o rebote post-inhibición (Rush and Rinzel, 1995). El rompimiento de ánodo sucede porque, para valores suficientemente pequeños de  $V_0$ , es posible encontrar trayectorias largas (potenciales de acción) hacia el punto fijo. Lo anterior nunca ocurre al rededor de un nodo asintóticamente estable porque todas las trayectorias a partir de  $(V_0, W_0)$  con  $V_0 < V^*$  son tales que  $V$  crece de manera exponencial hacia  $V^*$ , lo cual impide el crecimiento observable durante un potencial de acción.

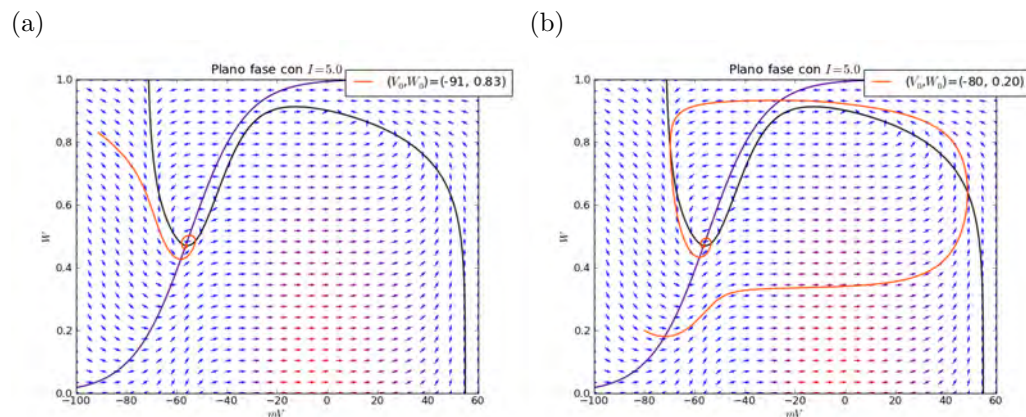


Figura 3.7: Plano fase con  $I = 5\mu A$ . (a) La condición inicial de la solución representada por la curva naranja es  $(V_0, W_0) = (-91, .83)$ . (b) La condición inicial de la solución representada por la curva naranja es  $(V_0, W_0) = (-80, .20)$ .

En cuanto a la dependencia de las soluciones con respecto al tiempo, observe cómo las soluciones presentan oscilaciones que disminuyen su amplitud en el tiempo (figura 3.8). Las condiciones iniciales son  $(-60, .38)$ . Arriba se muestra  $V(t)$  y abajo  $W(t)$ .

Para los valores más grandes de  $I$  en el intervalo  $[-6.088, 16.3]$  el sistema es biestable, es decir, hay coexistencia de dos atractores para las trayectorias. Estos atractores pueden ser puntos fijos asintóticamente estables pero también pueden ser ciclos límite estables. Cada uno de estos atractores tiene un dominio de estabilidad, que consiste en lo siguiente: si  $P_1$  es un atractor, el dominio de estabilidad de  $P_1$ , denotado por  $A_{P_1}$ , es el conjunto de puntos en el plano fase tales que si  $Y_0 \in A_{P_1}$  entonces la trayectoria que comienza en  $Y_0$  tiende a  $P_1$  cuando  $t$  tiende a infinito.

Los atractores en este sistema son un ciclo límite estable y un foco estable. El ciclo límite estable encierra al foco estable. El dominio de estabilidad del foco asintóticamente estable es una región contenida al interior del ciclo límite estable. Esta región está delimitada por un ciclo límite inestable (que también encierra al punto fijo). El dominio de estabilidad del ciclo límite estable son los puntos del plano fase dentro del ciclo límite estable pero fuera del ciclo límite inestable. El dominio de estabilidad del ciclo límite estable también incluye los puntos fuera de la región contenida por el ciclo límite estable (figura 3.9a y 3.9b).

El fenómeno de rebote post-inhibición sigue presente en el régimen biestable, y puede producir trayectorias que convergen hacia el ciclo límite. Note que todavía existen perturbaciones del punto fijo suficientemente pequeñas en magnitud que no producen potenciales de acción.

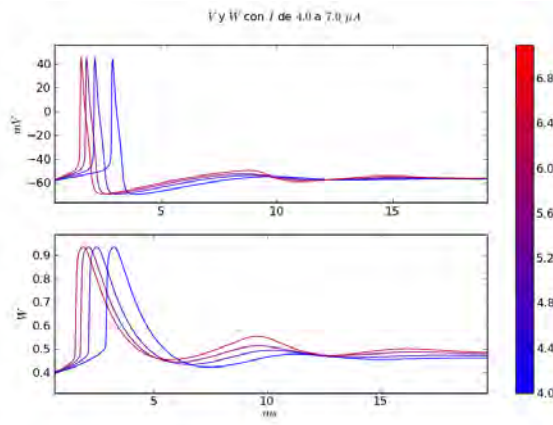
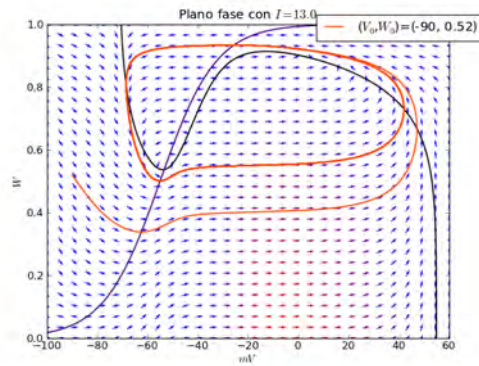


Figura 3.8: Dinámica al rededor de un foco estable para distintas condiciones iniciales.

(a)



(b)

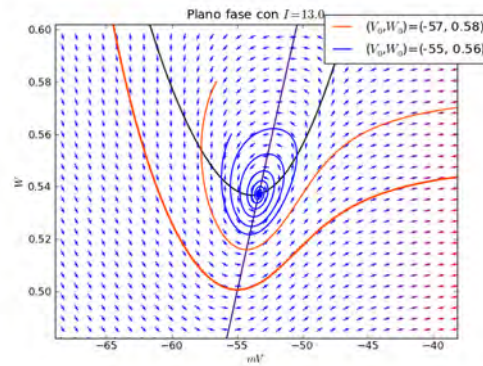


Figura 3.9: Plano fase con  $I = 13\mu A$ . (a) La curva naranja es la orbita de la solución con valor inicial  $(V_0, W_0) = (-90, .52)$  que se encuentra fuera del ciclo límite estable. (b) La curva naranja es la orbita de la solución con valor inicial  $(V_0, W_0) = (-57, .58)$  que se encuentra dentro del ciclo límite estable pero fuera del dominio de estabilidad del foco estable. La curva azul es la orbita de la solución con valor inicial  $(V_0, W_0) = (-55, .56)$  que esta en el dominio de estabilidad del foco estable.

### Tercer intervalo: Foco inestable

Para los valores de  $I$  en el intervalo  $[16.315, 49.69]$ , el plano fase presenta un ciclo límite estable que ahora encierra un punto fijo inestable (figura 3.10a y 3.10b).

Cuando  $I$  pasa del intervalo  $[-6.088, 16.3]$  al intervalo  $[16.315, 49.69]$  el punto fijo, que es un foco, cambia de asintóticamente estable a inestable. Cuando esto sucede, ocurre una bifurcación de Andronov-Hopf (AH), que para fines prácticos se observa cuando los valores propios de la matriz Jacobiana tienen partes imaginarias distintas de cero, y la parte real de los valores propios cambia de signo<sup>1</sup>. Más aún, como en la bifurcación desaparece el ciclo límite inestable que delimita los dominios de estabilidad del punto fijo asintóticamente estable y el ciclo límite estable, se dice que la bifurcación es subcrítica (Izhikevich, 2007).

Existen otras configuraciones en sistemas similares a éste que permiten observar bifurcaciones de AH supercríticas (Sachdeva et al., 2010; Suckley and Biktashev, 2003; Herrera-Valdez, 2012), en las que en lugar de perder un ciclo inestable se gana un ciclo estable a cambio de la estabilidad del foco. Las bifurcaciones de AH subcríticas se pueden asociar con sistemas que muestran biestabilidad. En cambio, las bifurcaciones de AH supercríticas ocurren para sistemas monoestables, (Izhikevich,

<sup>1</sup>Es posible checar numericamente que las tres condiciones para una bifurcación de Hopf se cumplen.

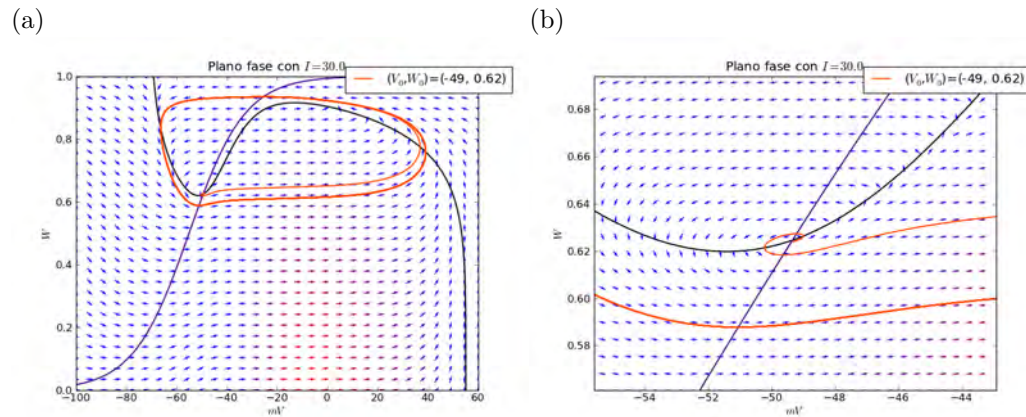


Figura 3.10: Plano fase con  $I = 30\mu A$ , la curva naranja es la órbita de la solución con valor inicial  $(V_0, W_0) = (-49, .62)$ . La figura (b) es un acercamiento de la figura (a).

2007).

Otra observación que se puede hacer es que, desde que aparecen los ciclos límite, el periodo de la oscilación disminuye conforme el estímulo decrece hasta valores de  $I$  cercanos al punto donde cambia la estabilidad del punto fijo (figura 3.11).

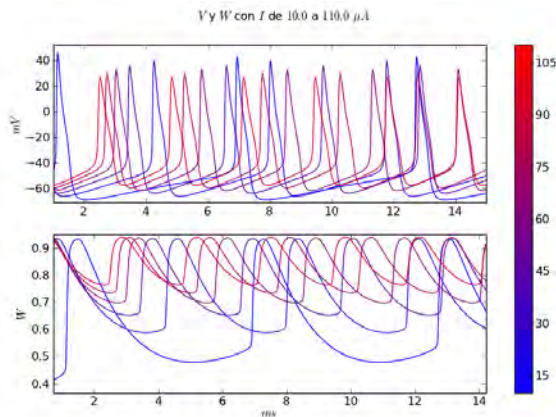


Figura 3.11: Ciclos límite para distintos valores de  $I$  (barra de color). Las condiciones iniciales son  $(-60, .38)$ . Arriba se muestra  $V(t)$  y abajo  $W(t)$ .

### Cuarto y quinto intervalo: Nodo y foco inestables

Los planos fase con  $I$  en  $[49.734, 241.565]$  y  $[241.624, 336.8]$  son simplemente un ciclo estable encerrando un punto fijo inestable. Cuando  $I \in [49.734, 241.565]$  el punto fijo es un nodo y cuando  $I \in [241.624, 336.8]$  el punto fijo es un foco (figura 3.12).

### Sexto intervalo: Foco asintóticamente estables

Cuando  $I$  está en el intervalo  $[336.85, 619.978]$  se dejan de observar ciclos límite y solo se observa un foco asintóticamente estable (figura 3.13a, 3.13b y 3.14).

Desde los dos intervalos anteriores, la amplitud del ciclo límite va disminuyendo conforme aumenta el estímulo  $I$ . Es posible observar una bifurcación supercrítica de Hopf, donde un ciclo estable que encierra un punto fijo inestable se va encogiendo hasta que los dos colapsan en un punto fijo estable (figura 3.14).

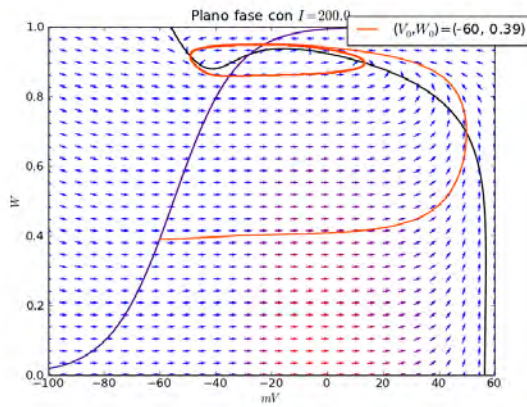
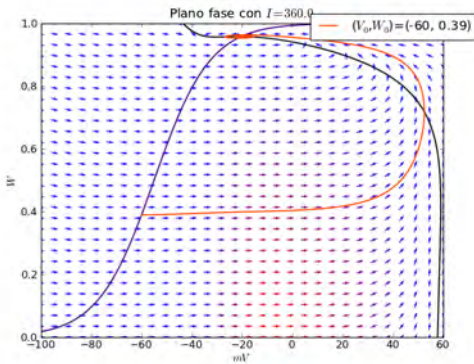


Figura 3.12: Plano fase con  $I = 200\mu A$ . La curva naranja es la órbita de la solución con valor inicial  $(V_0, W_0) = (-60, .39)$ .

(a)



(b)

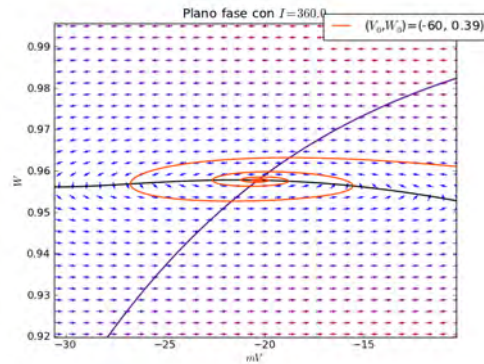


Figura 3.13: Plano fase con  $I = 360\mu A$ . La curva naranja es la órbita de la solución con valor inicial  $(V_0, W_0) = (-60, .39)$ . La figura (b) es un acercamiento de la figura (a).

Los valores tan elevados de  $I$  hacen que el valor basal del voltaje transmembranal sea muy alto, lo que hace que la inactivación de los canales de sodio tenga valores cercanos a 0 por lo que los canales de sodio tienen poca probabilidad de apertura y por lo tanto la amplitud de los potenciales de acción se reduce drásticamente hasta que estos dejan de existir por completo. Este fenómeno se conoce como bloqueo de depolarización.

### 3.2. Simulaciones con el estímulo no constante

El análisis realizado hasta ahora muestra cómo una neurona que cumpla con los supuestos del sistema (2.1) responde a estímulos constantes. En otras palabras, se sabe cómo se comportan las soluciones del sistema (2.1) cuando  $I$  es una constante. En los ejemplos que se presentan a continuación, el estímulo es una función lineal del tiempo. Se podrá observar que en este caso, el comportamiento de las soluciones del sistema (2.1) es cualitativamente distinto al comportamiento de las soluciones cuando el estímulo es una constante.

#### Ejemplo 1

En el primer ejemplo se estudia la solución del sistema (2.1) con  $I = f(t)$  donde

$$f(t) = .5t \tag{3.1}$$



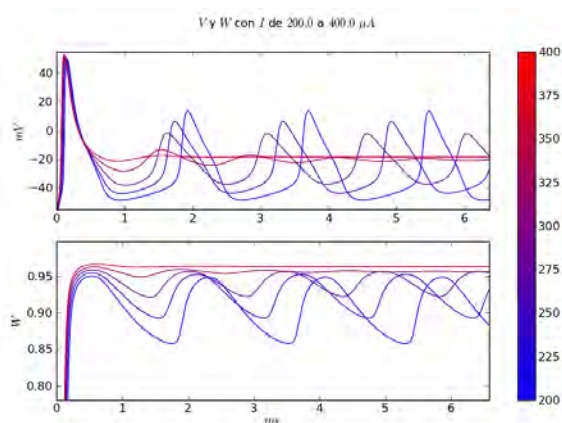


Figura 3.14: Los valores iniciales son  $(-60, .38)$ . Arriba se muestra  $V(t)$  y abajo  $W(t)$ .

con condiciones iniciales  $(V_0, W_0) = (-60.0, .3893)$  cercanas al punto fijo cuando  $I = 0$ . Se puede observar que para cuando  $f(t) = 7.5$  no se ha producido ningún potencial de acción (figura 3.15a). Sin embargo si se resuelve el sistema (2.1) con las mismas condiciones iniciales, pero con estímulo constante  $I \equiv 7.5$ , se observa que se producen oscilaciones (figura 3.15a).

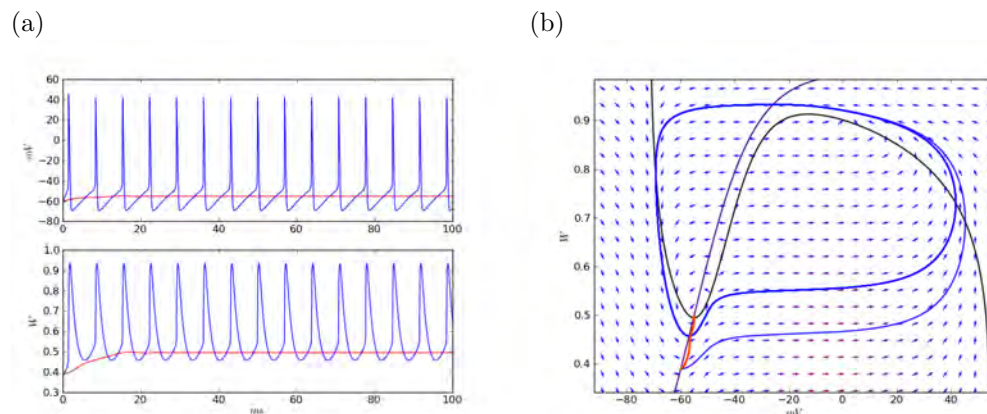


Figura 3.15: (a) en rojo está la solución del sistema con  $I = f(t)$  y en azul con  $I \equiv 7.5$ , las condiciones iniciales para las dos son  $[-60.0, .3893]$ . (b) se grafican los puntos  $Y(t) = (V(t), W(t))$  de las soluciones del sistema, en rojo para cuando  $I = f(t)$  y en azul cuando  $I \equiv 7.5$ . El campo vectorial es el del sistema con  $I \equiv 7.5$ .

La razón de que el sistema (2.1) no produzca potenciales de acción para  $I = f(t)$  como en la ecuación (3.2), pero sí produzca potenciales de acción cuando  $I$  es constante ( $I \equiv 7.5$ ), se puede explicar de la manera siguiente:

Sea  $Y(t) = (V(t), W(t))$  la solución del sistema (2.1) con  $I = f(t)$  y condición inicial  $(-60.0, .3893)$ . Para cada  $t$  sea  $I_t$  una constante con valor  $f(t)$ . Para cada  $t$  sea  $(V^*(t), W^*(t))$  el punto fijo del sistema (2.1) con  $I = I_t$  (recuerde que  $I_t$  es una constante). Para cada  $t$  la solución  $Y(t)$  tiende al punto  $(V^*(t), W^*(t))$ . Como  $f(t)$  aumenta lentamente, la solución  $Y(t)$  nunca se aleja demasiado de la curva  $(V^*(t), W^*(t))$ . Para cuando  $t \geq 15$ ,  $f(t) = 7.5$ . En este momento, la solución  $Y(t)$  sigue estando cerca del punto fijo  $(W^*(t), V^*(t))$ , por lo que no se produce ningún potencial de acción. En el plano fase, es posible observar cómo  $Y(t)$  avanza siempre cerca de la nulclina de  $W$  (curva roja, figura 3.15b), y cerca de la curva  $(W^*(t), V^*(t))$ . Sin embargo, en el caso en que el estímulo  $I$  es constante ( $I \equiv 7.5$ ), la condición inicial está lo suficientemente lejos del punto fijo del sistema para producir un potencial de acción (figura 3.15b).

### Ejemplo 2: Paso lento a través de la bifurcación de Hopf

Ahora  $I = g(t)$  donde:

$$g(t) = .25t \quad (3.2)$$

Como en el ejemplo anterior, sea  $Y(t) = (V(t), W(t))$  la solución del sistema (2.1) con  $I = g(t)$  y con las condiciones iniciales utilizadas anteriormente. Para cada  $t$  sea  $I_t$  una constante con valor  $g(t)$ . Para cada  $t$  sea  $(V^*(t), W^*(t))$  el punto fijo del sistema (2.1) con  $I = I_t$  (recuérdese que  $I_t$  es una constante). Si  $t \in [0, 65.2]$  entonces  $I_t \in [0, 16.3]$ . Por lo tanto si  $t \in [0, 65.2]$ , el punto fijo  $(V^*(t), W^*(t))$  es un foco asintóticamente estable. Si  $t \geq 65.26$  entonces  $I_t \in [16.315, 30]$ . Por lo tanto si  $t \geq 65.26$ , el punto fijo  $(V^*(t), W^*(t))$  es un foco inestable. En este caso, se observa un fenómeno conocido como “*paso lento por la bifurcación de Hopf*” (figura (3.16)), que sucede cuando el valor de  $g(t)$  pasa del intervalo  $[0, 16.3]$  al intervalo  $[16.315, 30]$ , aproximadamente.

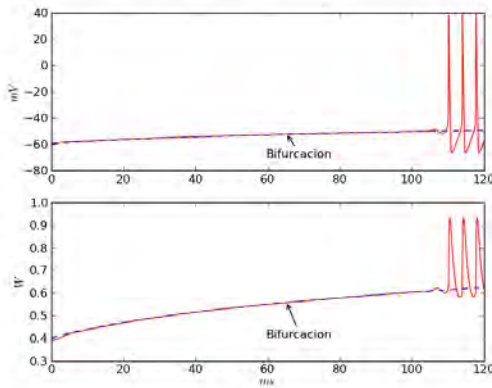


Figura 3.16: La línea roja es la solución del sistema con  $I = g(t)$ . La línea punteada azul es la curva  $(V^*(t), W^*(t))$ . Se indica dónde los puntos fijos dejan de ser asintóticamente estables y se observa que la solución no se aleja de los puntos fijos inestables inmediatamente, sino hasta un tiempo después.

Si  $t \in [0, 65.2]$  el punto fijo  $(V^*(t), W^*(t))$  es un foco asintóticamente estable y como  $g$  aumenta lentamente, al igual que en el ejemplo anterior, la solución  $Y(t)$  no se aleja demasiado de la curva  $(V^*(t), W^*(t))$ . El fenómeno de paso lento por la bifurcación de Hopf, o simplemente, paso lento por Hopf, consiste en lo siguiente:

Cuando  $t \geq 65.26$  el punto fijo  $(V^*(t), W^*(t))$  deja de ser asintóticamente estable y pasa a ser asintóticamente inestable. Se esperaría entonces que cuando  $t \geq 65.26$ , la solución  $Y(t)$  se aleja de la curva  $(V^*(t), W^*(t))$ . Sin embargo, como se observa en la figura 3.16, es hasta mucho después ( $t > 105$ ) que la solución  $Y(t)$  se empieza a alejar de la curva  $(V^*(t), W^*(t))$ .

En este último capítulo se hace un análisis más profundo sobre el paso lento por Hopf y se explica por qué sucede este fenómeno.

## Capítulo 4

# Paso lento por la bifurcación de Hopf

Para poder entender cómo sucede la integración de información en neuronas, necesitamos poder describir cómo el sistema (2.1) responde a cualquier estímulo. Como un primer paso hacia este objetivo, se revisita el fenómeno de paso lento por Hopf (presentado en el último ejemplo del capítulo anterior) con el fin de comenzar a estudiar las respuestas del sistema cuando el estímulo no es constante, y describir las diferencias con respecto al caso constante.

### 4.1. Paso lento por Hopf

Considere un sistema de la forma

$$\frac{dY}{dt} = f(Y) + I; \quad Y = (V, W),$$

que, para cada valor del parámetro  $I$ , tiene un único punto fijo  $\phi(I)$ . Suponga también que el sistema tiene una bifurcación de Hopf en el valor  $I = I_0$  donde si  $I < I_0$  el punto fijo del sistema es estable y si  $I > I_0$  es inestable. Ahora considere una versión no autónoma del sistema, en donde  $I = \epsilon t$ , con  $\epsilon$  constante, y sea  $T_0 = I_0/\epsilon$ , llamaremos a  $T_0$  el *tiempo de bifurcación*. Finalmente considere la curva formada por los puntos fijos de la versión autónoma del sistema, dada por  $\phi_\epsilon(t) := \phi(I(\epsilon t))$ .

El fenómeno de paso lento por Hopf consiste en que para algunos valores de  $\epsilon$  se observa un intervalo de tiempo alrededor del tiempo de bifurcación en el cual las soluciones del sistema no autónomo no se alejan de la curva de puntos fijos  $\phi_\epsilon(t)$ , aun cuando  $t > T_0$  (y por lo tanto  $\epsilon t > I_0$ ) y en consecuencia los puntos fijos en la curva  $\phi_\epsilon(t)$  son inestables, contradiciendo así la intuición generada la estudiar sistemas autónomos.

Las técnicas usadas para estudiar sistemas autónomos mostradas en el apéndice I no son de utilidad para estudiar sistemas no autónomos, y no sólo porque la intuición generada por el estudio de sistemas autónomos falla, como recién se describió en el fenómeno de paso lento por Hopf, sino también porque hay situaciones donde se muestra cómo estas técnicas fallan. Por ejemplo, un sistema no autónomo en el que, aunque la parte real de los valores propios sea negativa, la solución presenta oscilaciones crecientes es:

$$\dot{x} = M(t)x,$$

$$M(t) = \begin{pmatrix} -1 - 2\cos(4t) & 2 + 2\sin(4t) \\ -2 + 2\sin(4t) & -1 + 2\cos(4t) \end{pmatrix}$$

$M(t)$  tiene como valores propios  $\{-1\}$  para todo  $t$  pero la función:

$$g(t) = e^t \begin{pmatrix} \sin(2t) \\ \cos(2t) \end{pmatrix}$$

es una solución (Coppel and Coppel, 1978).

En este capítulo, el estudio del fenómeno de paso lento por Hopf se apoya con observaciones numéricas. Una aclaración que hay que hacer es que, aunque del capítulo 2 y 3 se sabe que el sistema (2.1) tiene una única bifurcación de Hopf, la precisión numérica impide encontrar el punto exacto donde dicha bifurcación sucede. Es por esto que para fines prácticos se trabaja con un intervalo, en vez de un valor exacto, donde se sabe que sucede la bifurcación, pero este intervalo se utiliza por razones meramente prácticas, y en términos teóricos conviene pensarlo como un punto.

A continuación se presenta de una manera más formal el fenómeno de paso lento por Hopf, concretamente se da nombre a variables, funciones, intervalos, etc.. lo cual facilitará el análisis en las siguientes secciones.

Para comenzar, consideremos la parte autónoma del sistema (2.1), escrita en forma genérica como

$$f(V, W) = \begin{pmatrix} f_1(V, W) \\ f_2(V, W) \end{pmatrix} \quad (4.1)$$

donde

$$f_1(V, W) = [-\bar{g}_{Na} m_{\infty}^{mp}(V)(1 - W)(V - V_{Na}) - \bar{g}_K \left(\frac{W}{s}\right)^{wp} (V - V_K) - \bar{g}_l (V - V_l)] c_m^{-1}, \quad (4.2a)$$

$$f_2(V, W) = \frac{W_{\infty}(V) - W}{\tau(V)}, \quad (4.2b)$$

y sea

$$Y = \begin{pmatrix} V \\ W \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

Entonces consideremos el sistema

$$\dot{Y} = f(Y) + \begin{pmatrix} I \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.4)$$

y el caso particular en el que  $I = \epsilon t$

$$\dot{Y} = f(Y) + \begin{pmatrix} \epsilon t \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.5)$$

donde  $\epsilon$  es una constante positiva.

Sea  $Y_{\epsilon}(t) = (V_{\epsilon}(t), W_{\epsilon}(t))$  la solución del PVI con  $Y(0) = (-60.0, .3893)$ . Note que la condición inicial  $(-60.0, .3893)$  está cercana al punto fijo del sistema (4.4) cuando  $I \equiv 0$ . Para cada  $t$  sea

$I_t^\epsilon = \epsilon t$ . Consideraremos dos versiones del sistema (4.4): una versión autónoma en la que utilizaremos distintos valores de  $I_t^\epsilon$  como estímulo constante,

$$\frac{dY}{d\tau} = f(Y) + \begin{pmatrix} I_t^\epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.6)$$

y otra en la que  $I$  cambie con el tiempo como en (4.5). La variable  $\tau$  es simplemente una variable auxiliar para enfatizar que  $I_t^\epsilon$  es una constante en (4.6).

Para  $t$  fija sea  $Y_{\epsilon t}^* = (V_{\epsilon t}^*, W_{\epsilon t}^*)$  el punto fijo del sistema autónomo (4.6) con estímulo  $I_t^\epsilon$ . Obsérvese que para todo  $t$ , el punto  $Y_{\epsilon t}^*$  satisface la siguiente ecuación:

$$f(Y_{\epsilon t}^*) + \begin{pmatrix} \epsilon t \\ 0 \end{pmatrix} \equiv 0 \quad (4.7)$$

Note que es posible construir una curva  $\phi_\epsilon = (\phi_\epsilon^V, \phi_\epsilon^W) : t \mapsto Y_{\epsilon t}^*$  asociando cada tiempo  $t$  con el punto fijo del sistema autónomo con estímulo  $I_t^\epsilon$ .

Sean  $i_2, i_3, i_4$  e  $i_5$  como en la proposición 2.2.5 del capítulo 2. Es decir, tales que el sistema autónomo (4.6) tiene una bifurcación de Hopf en el intervalo  $[i_3, i_4]$  y si  $I_t^\epsilon \in [i_2, i_3]$ , el punto fijo del sistema autónomo (4.6) es un foco asintóticamente estable, y si  $I_t^\epsilon \in [i_4, i_5]$ , el punto fijo es un foco inestable<sup>1</sup>. Sean

$$T_2^\epsilon = \frac{i_2}{\epsilon} \quad (4.8a)$$

$$T_3^\epsilon = \frac{i_3}{\epsilon} \quad (4.8b)$$

$$T_4^\epsilon = \frac{i_4}{\epsilon} \quad (4.8c)$$

$$T_5^\epsilon = \frac{i_5}{\epsilon} \quad (4.8d)$$

De la definición de las constantes  $I_t^\epsilon$  se sigue que si  $t \in [T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$  entonces  $I_t^\epsilon \in [i_2, i_3]$  y por lo tanto el punto fijo  $Y_{\epsilon t}^*$  del sistema (4.6) es un foco asintóticamente estable. Análogamente si  $t \in [T_4^\epsilon, T_5^\epsilon]$  entonces  $I_t^\epsilon \in [i_4, i_5]$  y por lo tanto el punto fijo  $Y_{\epsilon t}^*$  del sistema (4.6) es un foco inestable. Al intervalo  $[T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$  se le llamará intervalo de estabilidad, al intervalo  $[T_4^\epsilon, T_5^\epsilon]$  se le llamará intervalo de inestabilidad y al intervalo  $[T_3^\epsilon, T_4^\epsilon]$  se le llamará intervalo de bifurcación.

Si  $t$  esta en el intervalo de estabilidad  $[T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$ , la solución  $Y_\epsilon(t)$  de la versión no autónoma del sistema ( $I(t) = \epsilon t$ ) con condiciones iniciales  $Y_\epsilon(0) = (-60.0, .3893)$  permanece siempre cerca de la curva de puntos fijos  $\phi_\epsilon(t) = Y_{\epsilon t}^*$  (figura 4.1). Esto va de acuerdo con la intuición generada al estudiar sistemas autónomos pues, como para cada  $t \in [T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$  el punto  $Y_{\epsilon t}^*$  es un foco asintóticamente **estable**, es razonable pensar que para cada  $t \in [T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$  la solución  $Y_\epsilon(t)$  es atraída al punto  $Y_{\epsilon t}^*$ .

Cuando  $t$  pasa al intervalo  $[T_4^\epsilon, T_5^\epsilon]$ , el punto fijo  $Y_{\epsilon t}^*$  es un nodo asintóticamente **inestable**. La intuición generada al estudiar la versión autónoma del sistemas sugiere que si  $t \in [T_4^\epsilon, T_5^\epsilon]$ , la solución  $Y_\epsilon(t)$  se “*aleja*” o “*diverge*” del punto  $Y_{\epsilon t}^*$ . Cuando hay un paso lento por Hopf existe un tiempo  $T^\epsilon \in (T_4^\epsilon, T_5^\epsilon)$  tal que cuando  $t \in [T_4^\epsilon, T^\epsilon]$ , la solución  $Y_\epsilon(t)$  *no se aleja* o *no diverge* de la curva  $\phi_\epsilon(t)$ . De hecho, veremos en los siguientes párrafos que la solución  $Y_\epsilon(t)$  permanece cercana a la curva  $\phi_\epsilon(t)$  para algunos valores de  $\epsilon$ . Alternativamente se puede decir que el fenómeno de paso lento por Hopf sucede si existe  $T^\epsilon \in (T_4^\epsilon, T_5^\epsilon)$  tal que si  $t \in [T_4^\epsilon, T^\epsilon]$ , entonces  $(t, V_\epsilon(t))$  “*no se aleja*” o “*no diverge*” de la curva formada por los puntos  $(t, V_{\epsilon t}^*)$ , y  $(t, W_{\epsilon t}^*)$  “*no se aleja*” o “*no diverge*” de la curva formada por los puntos  $(t, W_{\epsilon t}^*)$ .

El trabajo que se hará a continuación servirá para entender mejor por qué sucede el fenómeno de paso lento por Hopf. En el artículo de Baer et al. (1989) se observa el fenómeno de paso lento

<sup>1</sup>Sería ideal poder determinar el punto donde se da la bifurcación de Hopf, sin embargo la precisión numérica del estudio del sistema (4.6) en el capítulo 2 solo permite determinar el intervalo donde ocurre la bifurcación de Hopf.

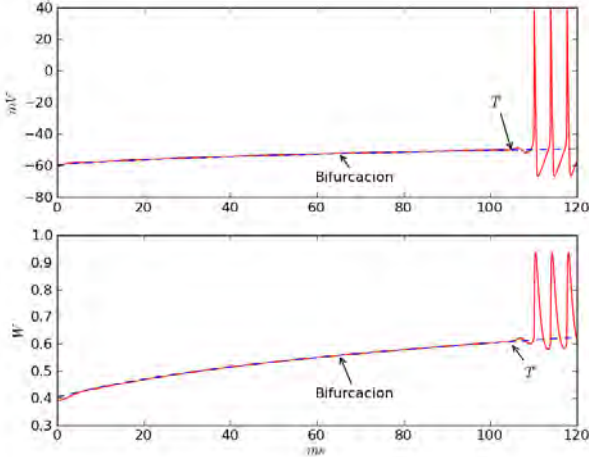


Figura 4.1: Las líneas rojas representan las componentes de la solución  $Y_\epsilon(t)$  del sistema (4.5) con  $\epsilon = .25$ . La línea punteada azul es la curva  $\phi_\epsilon(t) = Y_{et}^*$ . La flecha que dice “Bifurcación” está en el tiempo  $T_4^\epsilon$  e indica donde los puntos fijos  $Y_{et}^*$  dejan de ser asintóticamente estables y se vuelven inestables.

por Hopf en el sistema de Fitz-Hugh. Debido a la forma más simple del sistema de de Fitz-Hugh, se puede hacer un estudio analítico. Lo que se hace en esta tesis con el sistema (4.5) es un análisis geométrico basado en evidencia numérica.

La notación usada en esta sección se seguirá usando en el resto del capítulo.

## 4.2. Observaciones numéricas

Cuando  $t$  está en  $[T_4^\epsilon, T_5^\epsilon]$  (y por lo tanto los puntos fijos  $Y_{et}^*$  son inestables), las escalas de  $V$  y  $W$  no permiten ver con detalle cómo se comportan  $(t, V_\epsilon(t))$  y  $(t, W_\epsilon(t))$  con respecto a las curvas formadas por los puntos  $(t, V_{et}^*)$  y  $(t, W_{et}^*)$  (figura 4.1).

Sin embargo sucede que existe  $T^\epsilon \in [T_4^\epsilon, T_5^\epsilon]$  tal que  $V_\epsilon(t)$  y  $V_{et}^*$  no se alejan cuando  $t \in [T_4^\epsilon, T_\epsilon]$ . De hecho, se observa cómo la distancia entre  $V_\epsilon(t)$  y  $V_{et}^*$  representada por  $V_\epsilon(t) - V_{et}^*$ , disminuye conforme  $t$  avanza en el intervalo  $[T_4^\epsilon, T_\epsilon]$  (figuras 4.2(a) y 4.3(a)).

Otra cosa que salta a la vista es que la función  $V_\epsilon(t) - V_{et}^*$  se puede ver como

$$V_\epsilon(t) - V_{et}^* = A_\epsilon^V(t) + b_\epsilon^V(t) \tag{4.9}$$

donde  $b_\epsilon^V(t)$  es una función decreciente y  $A_\epsilon^V(t)$  es una función que oscila, de amplitud creciente antes del intervalo de bifurcación y decreciente después del intervalo de bifurcación.

Se observa que para  $|W_\epsilon(t) - W_{et}^*|$  pasa algo similar:

$$|W_\epsilon(t) - W_{et}^*| = A_\epsilon^W(t) + b_\epsilon^W(t) \tag{4.10}$$

donde  $A_\epsilon^W(t)$  también es una función que oscila y cuya amplitud es decreciente antes del intervalo de bifurcación y creciente después. Sólo que en este caso  $b_\epsilon^W$  no es siempre decreciente (figuras 4.2(b) y 4.3(b)).

Finalmente se observa que para  $\|Y_\epsilon(t) - Y_{et}^*\|$  se tiene que

$$\|Y_\epsilon(t) - Y_{et}^*\| = A_\epsilon^Y(t) + b_\epsilon^Y(t) \tag{4.11}$$

donde  $b_\epsilon^Y(t)$  es una función decreciente y  $A_\epsilon^Y(t)$  es una función que oscila, de amplitud creciente antes del intervalo de bifurcación y decreciente después del intervalo de bifurcación (figuras 4.2(c) y 4.3(c)).

El resto del capítulo se enfoca en la variable  $V$ .

Precisar qué significa que  $V_\epsilon(t)$  *no se aleja* o *no diverge* de la curva  $V_{et}^*$ , es complicado, pues la

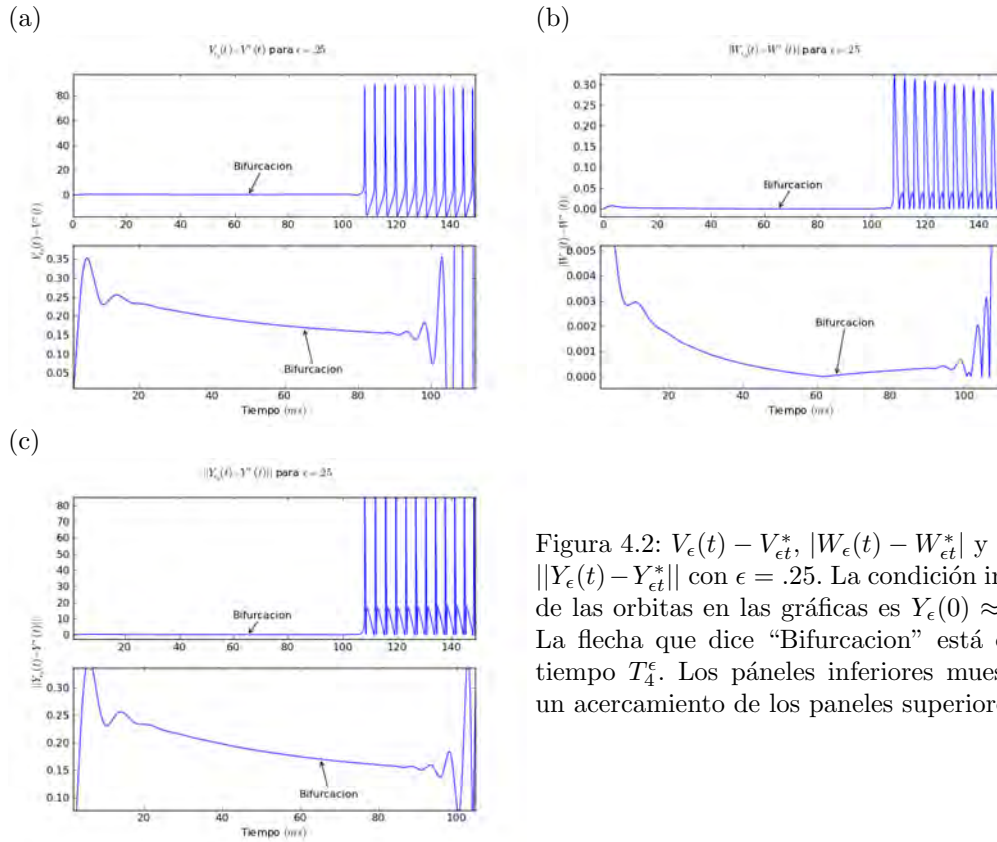


Figura 4.2:  $V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^*$ ,  $|W_\epsilon(t) - W_{\epsilon t}^*|$  y  $\|Y_\epsilon(t) - Y_{\epsilon t}^*\|$  con  $\epsilon = .25$ . La condición inicial de las órbitas en las gráficas es  $Y_\epsilon(0) \approx Y_{\epsilon 0}^*$ . La flecha que dice “Bifurcacion” está en el tiempo  $T_4^\epsilon$ . Los paneles inferiores muestran un acercamiento de los paneles superiores.

distancia entre  $V_\epsilon(t)$  y  $V_{\epsilon t}^*$ , es decir la función  $V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^*$ , no es estrictamente decreciente (figuras 4.2 y 4.3).

Sin embargo, al escribir a  $V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^*$  como en (4.9):

$$V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^* = A_\epsilon^V(t) + b_\epsilon^V(t)$$

se observa que la función  $b_\epsilon^V(t)$  es decreciente y que la amplitud de  $A_\epsilon^V(t)$  es despreciable para  $t$  cercanos al intervalo de bifurcación. Por lo tanto la función  $V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^*$  que representa la distancia entre  $V_\epsilon(t)$  y  $V_{\epsilon t}^*$  pueden considerarse como decreciente cerca del intervalo de bifurcación, si se ignoran las aportaciones de  $A_\epsilon^V(t)$ .

La evidencia recabada sugiere que si en (4.9) la amplitud de la función  $A_\epsilon^V(t)$  es despreciable entonces la naturaleza decreciente de la función  $b_\epsilon^V(t)$  es la responsable de que aun cuando  $t$  esté en el intervalo de inestabilidad (y por lo tanto el punto fijo  $Y_{\epsilon t}^*$  sea inestable)  $V_\epsilon(t)$  y  $V_{\epsilon t}^*$  no se alejen dando lugar a que suceda lo que se conoce como paso lento por Hopf.

De acuerdo con la intuición desarrollada al estudiar sistemas autónomos, debería suceder que cuando  $t$  esté en el intervalo de inestabilidad, la solución  $V_\epsilon(t)$  se aleje de la curva  $V_{\epsilon t}^*$ . En otras palabras va de acuerdo con la intuición desarrollada al estudiar sistemas autónomos que:

$$V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^* = A_\epsilon^V(t), \quad (4.12)$$

donde  $A_\epsilon^V(t)$  es una función que oscila, de amplitud creciente antes del intervalo de bifurcación y decreciente después del intervalo de bifurcación.

Sin embargo, como ya se vio este no es el caso. Precisamente porque existe la función decreciente  $b_\epsilon^V(t)$  y se tiene que:

$$V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^*(t) = b_\epsilon^V(t) + A_\epsilon^V(t),$$



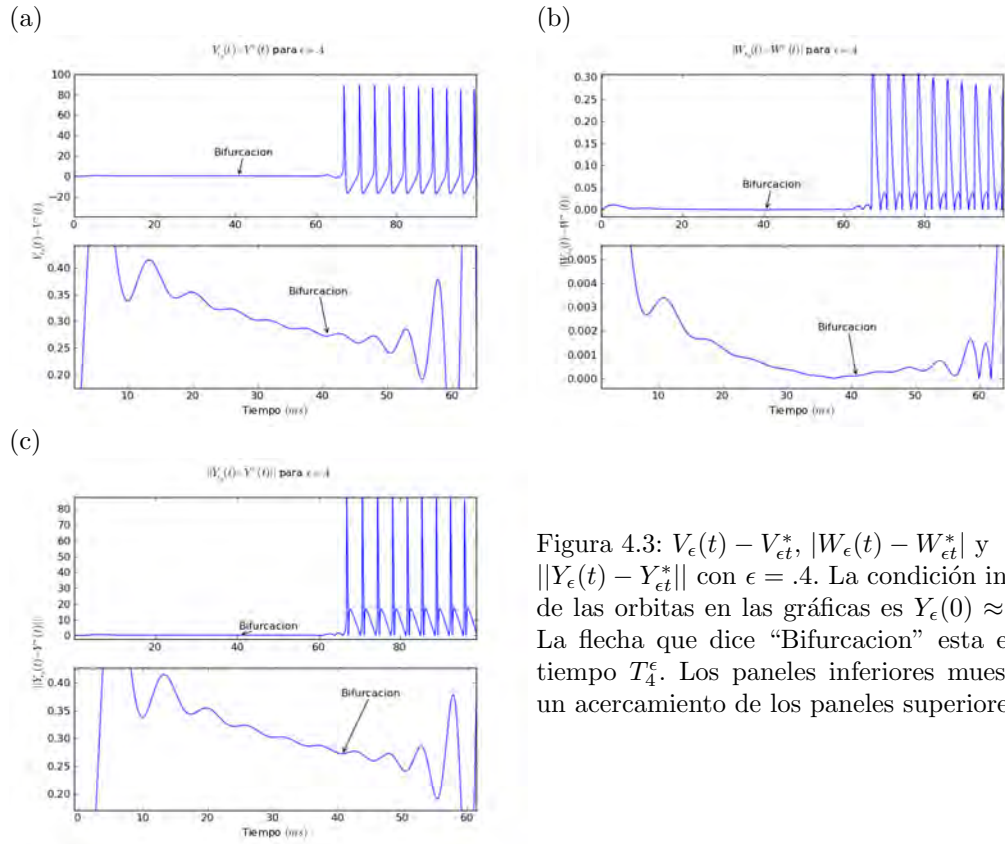


Figura 4.3:  $V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^*$ ,  $|W_\epsilon(t) - W_{\epsilon t}^*|$  y  $\|Y_\epsilon(t) - Y_{\epsilon t}^*\|$  con  $\epsilon = .4$ . La condición inicial de las órbitas en las gráficas es  $Y_\epsilon(0) \approx Y_{\epsilon t}^*$ . La flecha que dice “Bifurcacion” esta en el tiempo  $T_4^\epsilon$ . Los paneles inferiores muestran un acercamiento de los paneles superiores.

Dos cosas más saltan a la vista, primero, cuando  $\epsilon$  es muy pequeño ( $\epsilon = .01$ ) el fenómeno de paso lento por Hopf es casi imperceptible pues la solución  $V_\epsilon(t)$  parece alejarse de la curva  $V_{\epsilon t}^*$  justo después del intervalo de bifurcación (figura 4.4(b)), y segundo, cuando  $\epsilon$  es muy grande ( $\epsilon = 1$ ) el fenómeno de paso lento por Hopf parece no presentarse ya que justo después del intervalo de bifurcación se presentan potenciales de acción (figura 4.4(a)).

En la siguiente sección se hace un análisis que ayuda a entender de dónde sale la función  $b_\epsilon^V(t)$ , por qué las oscilaciones de la función  $A_\epsilon^V(t)$  son de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación, y creciente después del intervalo de bifurcación, por qué cuando  $\epsilon = .01$  el fenómeno de paso lento por Hopf es casi imperceptible y por qué cuando  $\epsilon = 1$  el fenómeno no se presenta.

### 4.3. Análisis geométrico

En esta sección se hace un análisis geométrico que permitirá dar una explicación intuitiva de qué es lo que sucede durante el paso lento por Hopf.

Recuerde que se denotó como  $\phi_\epsilon(t) = (\phi_\epsilon^V(t), \phi_\epsilon^W(t))$  a la función que asocia a cada valor de  $t$  con el punto fijo  $Y_\epsilon^*(t) = (V_\epsilon^*(t), W_\epsilon^*(t))$  del sistema autónomo con estímulo  $I_t^\epsilon$ .

Sea  $\epsilon > 0$ . La evidencia recabada en la sección anterior sugiere que se debe estudiar con más atención la función  $Y(t) - \phi_\epsilon(t)$  que se denotará como:

$$\delta Y(t) := Y_\epsilon(t) - \phi_\epsilon(t) \tag{4.13}$$

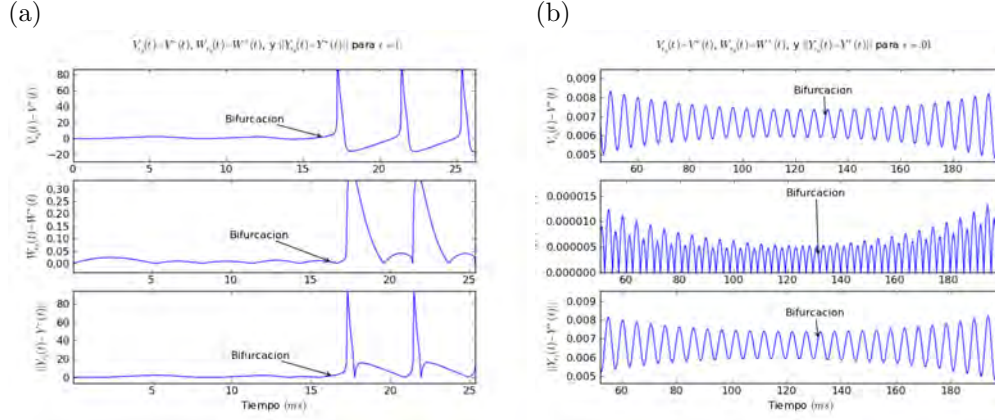


Figura 4.4:  $V_\epsilon(t) - V_{\epsilon t}^*$ ,  $|W_\epsilon(t) - W_{\epsilon t}^*|$  y  $\|Y_\epsilon(t) - Y_{\epsilon t}^*\|$  con  $\epsilon = 1$  (a) y  $\epsilon = .01$  (b). La condición inicial de las orbitas en las gráficas es  $Y_\epsilon(0) \approx Y_{\epsilon 0}^*$ . En (b) el tiempo está medido a partir del *ms* 1500. La flecha que dice “Bifurcacion” está en el tiempo  $T_4^\epsilon$ .

Para estudiar  $\delta Y$  lo primero es encontrar una ecuación que la describa. Si se deriva la ecuación (4.13) con respecto al tiempo y luego se sustituye en la ecuación (4.5) se obtiene que:

$$\begin{aligned} \delta \dot{Y}(t) &= \dot{Y}_\epsilon(t) - \dot{\phi}_\epsilon(t) \\ &= f(Y_\epsilon(t)) + \begin{pmatrix} \epsilon t \\ 0 \end{pmatrix} - \dot{\phi}_\epsilon(t) \\ &= f(\phi_\epsilon(t) + \delta Y(t)) + \begin{pmatrix} \epsilon t \\ 0 \end{pmatrix} - \dot{\phi}_\epsilon(t) \end{aligned}$$

Aplicando el teorema de Taylor a  $f$  al rededor de  $\phi_\epsilon(t)$  y usando (4.7):

$$\begin{aligned} \delta \dot{Y}(t) &= [f(\phi_\epsilon(t)) + \begin{pmatrix} \epsilon t \\ 0 \end{pmatrix}] + Df(\phi_\epsilon(t))\delta Y(t) + O(\|\delta Y\|^2) - \dot{\phi}_\epsilon(t) \\ &= Df(\phi_\epsilon(t))\delta Y(t) + O(\|\delta Y\|^2) - \dot{\phi}_\epsilon(t) \end{aligned} \quad (4.14)$$

Por otro lado, derivando (4.7) con respecto al tiempo se tiene que:

$$Df(\phi_\epsilon(t))\dot{\phi}_\epsilon(t) + \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} = 0$$

Obsérvese que si el estímulo  $\epsilon t$  está en el intervalo de interés  $[i_2, i_5]$ , como se vió en el capítulo 2, los puntos fijos  $Y_{\epsilon t}^*$  del sistema (4.6) son hiperbólicos, que implica que  $\det(Df(Y_\epsilon^*(t))) \neq 0$  y por lo tanto  $[Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1}$  existe.

Entonces se tiene que

$$\dot{\phi}_\epsilon(t) = -[Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.15)$$

Sustituyendo (4.15) en (4.14) se obtiene

$$\delta \dot{Y}(t) = Df(\phi_\epsilon(t))\delta Y(t) + O(\|\delta Y\|^2) + [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.16)$$

Como se quiere estudiar el comportamiento de  $\delta Y$  cuando  $Y$  es cercano a  $\phi_\epsilon(t)$ , y por lo tanto  $\delta Y$  es pequeño, se estudia el sistema despreciando los términos de orden superior:

$$\delta \dot{Y}(t) = Df(\phi_\epsilon(t))\delta Y(t) + [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.17)$$

La ecuación (4.17) es la ecuación que describe  $\delta Y$ . La función  $Y_\epsilon(t) - Y_{\epsilon t}^*$  que se observó en la sección anterior será aproximada por las soluciones de la ecuación (4.17) con condiciones iniciales  $\delta Y(0) \approx (0, 0)$ :

$$\delta \dot{Y}(t) = Df(\phi_\epsilon(t))\delta Y(t) + [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix}, \quad (4.18a)$$

$$\delta Y(0) \approx (0, 0) \quad (4.18b)$$

La solución de (4.18) se denotará por  $\delta Y_\epsilon(t) = (\delta V_\epsilon(t), \delta W_\epsilon(t))$ .

La solución  $\delta Y_\epsilon(t)$  del problema de valores iniciales (4.18) aproxima la forma y la magnitud de las funciones  $V_\epsilon(t) - V_\epsilon^*(t)$  obtenidas en la sección anterior (figuras 4.5, 4.6), excepto en el caso  $\epsilon = 1$ . El caso en que  $\epsilon = 1$  se discutirá mas adelante.

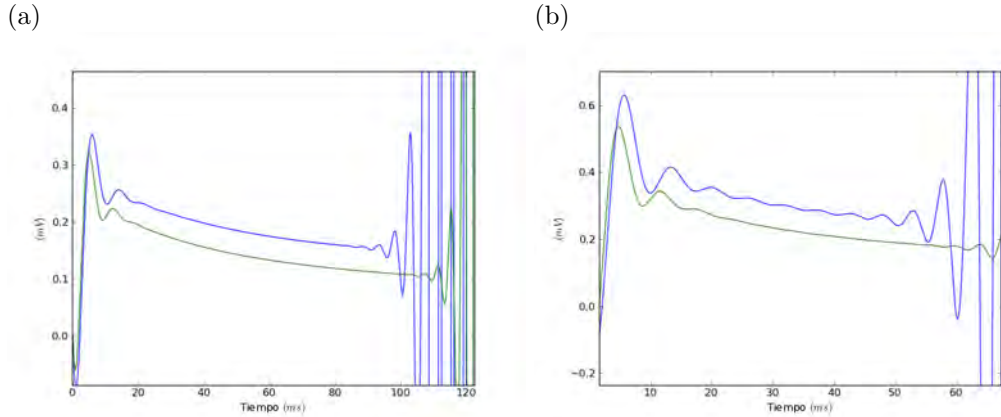


Figura 4.5:  $V_\epsilon(t) - V_\epsilon^*(t)$  en azul y la solución  $\delta Y_\epsilon(t)$  de la ecuación (5.18) en verde. (a) con  $\epsilon = .25$  y (b) con  $\epsilon = .4$ .

Ahora se estudiarán las soluciones de la ecuación obtenida para para  $\delta Y$ .

Para cada  $\epsilon$  sea  $\delta \phi_\epsilon(t) = (\delta \phi_\epsilon^V(t), \delta \phi_\epsilon^W(t))$  la función que hace que el lado derecho de la ecuación (4.17) sea cero, es decir  $\delta \phi_\epsilon(t)$  es tal que:

$$Df(\phi_\epsilon(t))\delta \phi_\epsilon(t) + [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} = 0 \quad (4.19)$$

para todo  $t$ .

De (4.19) se sigue que:

$$\delta \phi_\epsilon(t) = -[Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.20)$$

Sea  $\delta^2 Y(t) = (\delta^2 V(t), \delta^2 W(t))$  tal que:

$$\delta Y(t) = \delta \phi_\epsilon(t) + \delta^2 Y(t) \quad (4.21)$$

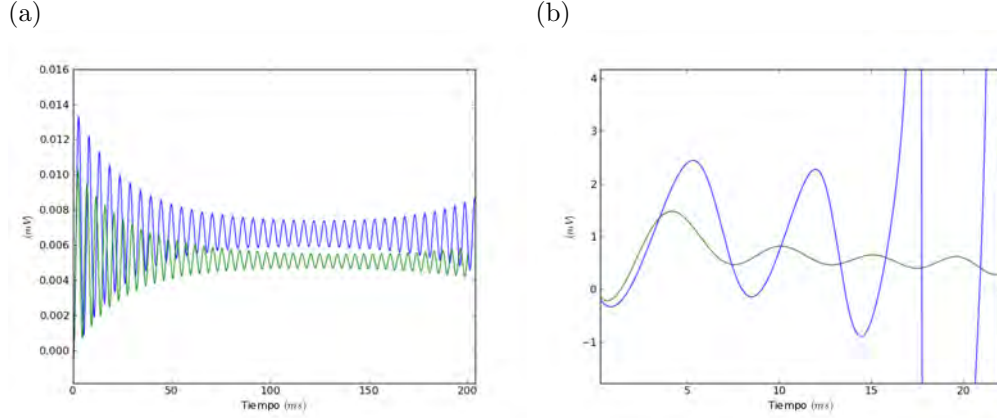


Figura 4.6:  $V_\epsilon(t) - V_\epsilon^*(t)$  en azul y la solución  $\delta Y_\epsilon(t)$  de la ecuación (5.18) en verde. (a) con  $\epsilon = .01$  y (b) con  $\epsilon = 1$ .

Si se deriva la ecuación (4.21) con respecto al tiempo y se sustituye la ecuación (4.17) se obtiene que  $\delta^2 Y(t)$  cumple:

$$\begin{aligned} \delta^2 \dot{Y}(t) &= \delta \dot{Y}(t) - \delta \dot{\phi}_\epsilon(t) \\ &= Df(\phi_\epsilon(t)) \delta Y(t) + [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} - \delta \dot{\phi}_\epsilon(t) \\ &= Df(\phi_\epsilon(t)) (\delta \phi_\epsilon(t) + \delta^2 Y(t)) + [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} - \delta \dot{\phi}_\epsilon(t) \end{aligned}$$

Usando (4.19) se obtiene que

$$\delta^2 \dot{Y}(t) = Df(\phi_\epsilon(t)) \delta^2 Y(t) - \delta \dot{\phi}_\epsilon(t) \quad (4.22)$$

Como se quiere estudiar la solución del PVI (4.18), cuyas condiciones iniciales son  $\delta Y(0) \approx (0, 0)$ , son de interés las soluciones de (4.22) con condiciones iniciales  $\delta^2 Y(0) \approx -\delta \phi_\epsilon(0)$ . (Así de (4.21) si  $\delta^2 Y(0) \approx -\delta \phi_\epsilon(0)$ , entonces  $\delta Y(0) \approx (0, 0)$ ).

Se observó a través de varios experimentos numéricos que en los intervalos de tiempo de interés  $t \in [T_2^\epsilon, T_5^\epsilon]$ , la función  $\delta \dot{\phi}_\epsilon(t)$  es al menos un orden de magnitud menor que  $\delta \phi_\epsilon(t)$  y  $\delta \dot{Y}_\epsilon(t)$ , inclusive para el caso  $\epsilon = 1$ . Por lo que:

$$\delta^2 \dot{Y}(t) \approx Df(\phi_\epsilon(t)) \delta^2 Y(t) \quad (4.23)$$

y por lo tanto se considera el problema de valores iniciales:

$$\delta^2 \dot{Y}(t) = Df(\phi_\epsilon(t)) \delta^2 Y(t), \quad (4.24a)$$

$$\delta^2 Y(0) \approx -\delta Y_\epsilon^*(0). \quad (4.24b)$$

cuya solución es denotada por  $\delta^2 Y_\epsilon(t) = (\delta^2 V_\epsilon(t), \delta^2 W_\epsilon(t))$ .

Por lo tanto si  $\delta Y_\epsilon(t)$  es la solución de (4.18) y si  $\delta^2 Y_\epsilon(t)$  es la solución (4.24), de (4.21) se tiene que:

$$\delta Y_\epsilon(t) = \delta^2 Y_\epsilon(t) + \delta \phi_\epsilon(t) \quad (4.25)$$

si se sustituye (4.20) en (4.25) se obtiene:

$$\delta Y_\epsilon(t) = \delta^2 Y_\epsilon(t) - [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.26)$$

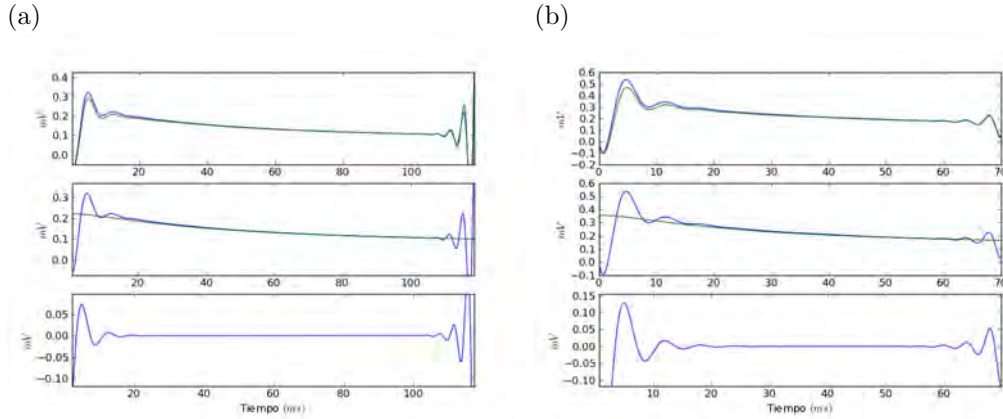


Figura 4.7: En la gráfica superior se observa en azul la primera coordenada de la solución de (4.18) y en verde la aproximación (4.24). En la gráfica de en medio se muestra en azul la primera coordenada de la solución de (4.18) y en verde  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$ . En la gráfica de abajo se observa  $\delta^2V_\epsilon(t)$  .(a) con  $\epsilon = .25$  y (b) con  $\epsilon = .4$ .

La aproximación (4.23) es bastante buena inclusive cuando  $\epsilon = 1$  (figuras 4.7 y 4.8).

La ecuación (4.26) es la clave para entender el comportamiento de  $\delta Y_\epsilon(t) \approx Y_\epsilon(t) - \phi_\epsilon(t)$  y poder precisar qué es el fenómeno de paso lento por Hopf.

La ecuación (4.26) permitirá entender por qué, como se vio en la sección anterior,  $V_\epsilon(t) - \phi_{et}^V$  es de la forma  $V_\epsilon(t) - \phi_{et}^V = A_\epsilon^V(t) + b_\epsilon^V(t)$  con  $b_\epsilon^V(t)$  una función decreciente y  $A_\epsilon^V(t)$  una función que oscila, de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación, y creciente después del intervalo de bifurcación. Permitirá entender por qué cuando  $\epsilon = .01$  el fenómeno de paso lento por Hopf es casi imperceptible y por qué cuando  $\epsilon = 1$  el fenómeno no se presenta.

*¿Por qué para algunos valores de  $\epsilon$  sucede que  $V_\epsilon(t) - \phi_{et}^V$  es de la forma  $V_\epsilon(t) - \phi_{et}^V = A_\epsilon^V(t) + b_\epsilon^V(t)$  en el intervalo  $[T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$ , con  $b_\epsilon^V(t)$  una función decreciente y  $A_\epsilon^V(t)$  una función que oscila, de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación, y de amplitud creciente después del intervalo de bifurcación?*

Como se vio en (4.26):

$$\delta Y_\epsilon(t) = \delta^2 Y_\epsilon(t) + \delta\phi_\epsilon(t)$$

donde  $\delta\phi_\epsilon(t) := (\delta\phi_\epsilon^V(t), \delta\phi_\epsilon^W(t)) = -[Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix}$ . La función  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  es decreciente (gráficas de en medio de las figuras 4.7(a), 4.7(b) y 4.8(a)) y al resolver numéricamente (4.24) se observa que la función  $\delta^2V_\epsilon(t)$  tiene oscilaciones de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación y crecientes después (figura 4.9).

Antes de continuar es importante hacer la siguiente observación: la ecuación (4.24a) es una ecuación lineal pero no autónoma. Sabemos además que para los tiempos en el intervalo de estabilidad  $t \in [T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$ , la matriz  $Df(\phi_\epsilon(t))$  tiene valores propios de parte real negativa (pues que  $t$  esté en el intervalo de estabilidad quiere decir precisamente que los puntos  $\phi_\epsilon(t)$  son equilibrios estables del sistema autónomo de estímulo  $I_t^\epsilon$ ), y que para los tiempos en el intervalo de inestabilidad  $t \in [T_4^\epsilon, T^\epsilon]$ , la matriz  $Df(\phi_\epsilon(t))$  tiene valores propios de parte real positiva (pues que  $t$  esté en el intervalo de inestabilidad quiere decir precisamente que los puntos  $\phi_\epsilon(t)$  son equilibrios inestables del sistema autónomo de estímulo  $I_t^\epsilon$ ). Sin embargo, el hecho de que las oscilaciones de la solución sean crecientes en el intervalo de inestabilidad y decrecientes en el intervalo de estabilidad no es necesariamente consecuencia del signo de la parte real de los valores propios de la matriz  $Df(\phi_\epsilon(t))$  como se esperaría que suceda si se sigue la intuición desarrollada al estudiar sistemas autónomos. Al principio

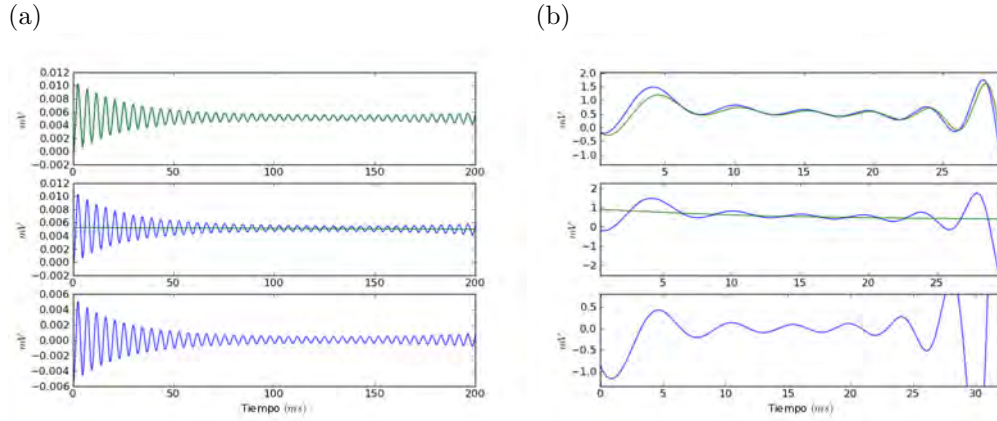


Figura 4.8: En la gráfica superior se observa en azul la primera coordenada de la solución de (4.18) y en verde la aproximación (4.24). En la gráfica de en medio se muestra en azul la primera coordenada de la solución de (4.18) y en verde  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$ . En la gráfica de abajo se observa  $\delta^2V_\epsilon(t)$  .(a) con  $\epsilon = .01$  y (b) con  $\epsilon = 1$ .

del capítulo se mostró un ejemplo donde de un sistemas no autónomos en los que aunque la parte real de los valores propios sea negativa la solución presente oscilaciones crecientes. Y aunque existen algunos resultados concernientes a ecuaciones de este tipo ( $\dot{x} = M(t)x$ ,  $M$  una matriz), que pueden servir para dar más información sobre la solución  $\delta^2Y_\epsilon(t)$  en términos de las propiedades de la matriz  $Df(\phi_\epsilon(t))$  (Coppel and Coppel, 1978) en esta tesis nos limitamos a observar las soluciones numéricas de  $\delta^2Y_\epsilon(t)$  para describir su comportamiento.

*¿Por qué para algunos  $\epsilon$  pequeños ( $\epsilon = .01$ ) el fenómeno de paso lento por Hopf es casi imperceptible?*

Como se vio en la ecuación (4.26)

$$\delta Y_\epsilon(t) = \delta^2 Y_\epsilon(t) - [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Como  $[Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \rightarrow 0$  si  $\epsilon \rightarrow 0$  entonces para  $\epsilon$  pequeños  $[Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix}$  es despreciable y por lo tanto  $\delta Y_\epsilon(t)$  es prácticamente igual a  $\delta^2 Y_\epsilon(t)$  que es un función que oscila, de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación, y de amplitud creciente después del intervalo de bifurcación como se observó al resolver numéricamente (4.24).

La intuición generada al estudiar sistemas autónomo sugiere que  $V_\epsilon(t) - V_\epsilon^*(t)$  es igual a una función  $A(t)$  que oscila con amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación y con amplitud creciente después del intervalo de bifurcación. En otras palabras nos dice que  $V_\epsilon(t) = V_\epsilon^*(t) + A(t)$  presenta oscilaciones al rededor de  $V_\epsilon^*(t)$  que son de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación y de amplitud creciente después del intervalo de bifurcación, lo que se interpreta como que la función  $V_\epsilon(t)$  se acerca a la curva  $V_\epsilon^*(t)$  antes del intervalo de bifurcación y se aleja después.

Sin embargo, de la ecuación (4.13) se tiene que  $V_\epsilon(t) = \phi_\epsilon^V + \delta V_\epsilon$  y de (4.25) y (4.26) que  $\delta V_\epsilon = \delta^2 V_\epsilon(t) + \delta\phi_\epsilon^V(t) = \delta^2 Y_\epsilon(t) - [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix}$ .

Para algunos valores de  $\epsilon$ ,  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  es una función decreciente mientras que soluciones numéricamente de (4.24) muestran que la función  $\delta^2 V_\epsilon(t)$  tiene oscilaciones de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación y crecientes después.

Por lo tanto se tiene que  $V_\epsilon(t) - V_\epsilon^*(t)$  es en realidad la suma de una función decreciente y una función que oscila de amplitud decreciente antes del intervalo de bifurcación y creciente después del

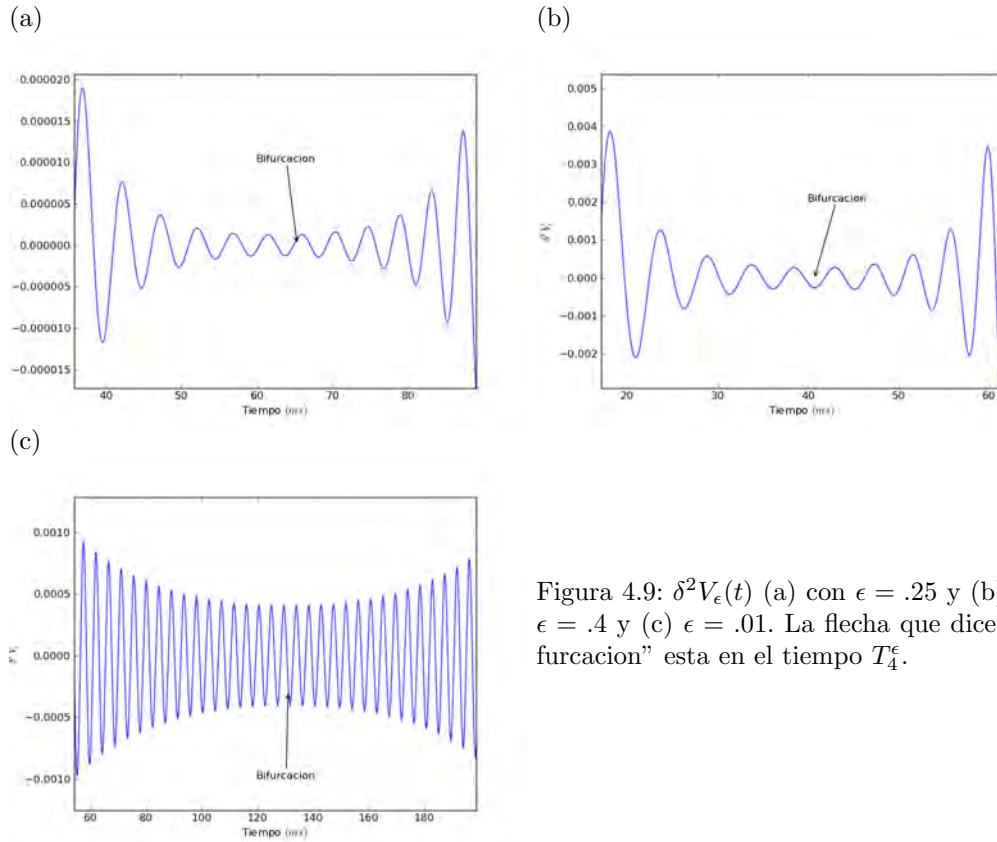


Figura 4.9:  $\delta^2 V_\epsilon(t)$  (a) con  $\epsilon = .25$  y (b) con  $\epsilon = .4$  y (c)  $\epsilon = .01$ . La flecha que dice “Bifurcacion” esta en el tiempo  $T_4^\epsilon$ .

intervalo de bifurcación.

Puesto de otra manera, las oscilaciones que presenta  $V_\epsilon(t) = \phi_\epsilon^V(t) + \delta\phi_\epsilon^V(t) + \delta^2 V_\epsilon(t)$  son alrededor de la curva  $\phi_\epsilon^V(t) + \delta\phi_\epsilon^V(t)$  y no alrededor de la curva  $\phi_\epsilon^V(t)$  como sugiere la intuición desarrollada al estudiar sistemas autónomos.

Es precisamente el hecho de que las oscilaciones de  $V_\epsilon(t)$  sean alrededor de  $\phi_\epsilon^V(t) + \delta\phi_\epsilon^V(t)$  la razón de que se produzca el paso lento por Hopf, pues la naturaleza decreciente de la función  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  hace que aún después del intervalo de bifurcación la distancia entre  $V_\epsilon(t)$  y  $V_\epsilon^*(t)$ , que esta dada por  $V_\epsilon(t) - \phi_\epsilon^V(t) = \delta\phi_\epsilon^V(t) + \delta^2 V_\epsilon(t)$ , disminuya y por lo tanto la función  $V_\epsilon(t)$  se siga acercando a la curva  $\phi_\epsilon^V(t)$ .

El fenómeno de paso lento por Hopf se deja de observar para tiempos mayores, porque la función  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  tiende a cero conforme  $t$  crece, por lo que las oscilaciones de amplitud creciente de  $V_\epsilon(t)$  comienzan a presentarse alrededor de  $\phi_\epsilon^V(t)$  (y no de  $\phi_\epsilon^V(t) + \delta\phi_\epsilon^V(t)$ ) y la función  $V_\epsilon(t)$  empieza a “alejarse” de la curva  $\phi_\epsilon^V(t)$ .

Las observaciones precedentes muestran que la función  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  es clave en el fenómeno de paso lento por Hopf, así que recordemos de dónde sale esta función.

Esta función es la definida implícitamente por (4.19):

$$Df(\phi_\epsilon(t))\delta\phi_\epsilon(t) + [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \equiv 0,$$

de (4.15) se tiene que  $-[Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix} = \dot{\phi}_\epsilon(t)$  por lo tanto

$$\delta\phi_\epsilon(t) = [Df(\phi_\epsilon(t))]^{-1}(\dot{\phi}_\epsilon(t))$$

por lo que  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  depende directamente de  $\dot{\phi}_\epsilon(t)$ .

$\dot{\phi}_\epsilon(t)$  puede interpretarse como la velocidad a la que cambian los puntos fijos  $\phi_\epsilon(t)$  del sistema

autónomo (4.6) conforme el estímulo  $I_t^\epsilon$  va cambiando de acuerdo a la relación  $I_t^\epsilon = \epsilon t$ . Esto sugiere que el fenómeno de paso lento por Hopf es consecuencia de la “velocidad” de cambio en la estructura del plano fase del sistema no autónomo. Esta velocidad  $\dot{\phi}_\epsilon(t)$  es intrínseca de la constitución no autónoma del sistema (4.5) y no tiene análogo en el estudio del sistema autónomo (4.6) inclusive cuando se hace un análisis de bifurcaciones para distintos valores de estímulo. Razón por la que la intuición desarrollada en el estudio del sistema autónomo no sirve para explicar el fenómeno de paso lento por Hopf.

Las ideas planteadas en los párrafos anteriores en conjunto con la derivación del ecuación (4.26) indican que la naturaleza decreciente de la función  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  es una parte esencial en el fenómeno de paso lento por Hopf. Recuerde de (4.20) que  $\delta\phi_\epsilon^V(t)$  es la primera componente de  $-[Df(Y_\epsilon^*(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix}$ . A continuación se resume lo que se ha observado en este capítulo sobre por qué sucede el paso lento por Hopf:

Sean  $\epsilon > 0$  y sean  $i_2 < i_3 < i_4 < i_5$ . Para  $t$  fija, sea  $I_t^\epsilon = \epsilon t$  (constante). Sean

$$T_j^\epsilon = \frac{i_j}{\epsilon}, \quad j \in \{2, 3, 4, 5\}$$

donde si  $t \in [T_2^\epsilon, T_3^\epsilon]$  entonces  $I_t^\epsilon \in [i_2, i_3]$  y si  $t \in [T_4^\epsilon, T_5^\epsilon]$  entonces  $I_t^\epsilon \in [i_4, i_5]$ . Sea  $Y = (V, W)$  y  $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ , continuamente diferenciable. Para un valor de  $t$  fijo, considere el sistema autónomo:

$$\frac{dY}{d\tau} = f(Y) + \begin{pmatrix} I_t^\epsilon \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{D1})$$

Suponga que para cada  $t$ , el sistema (D1) tiene un único punto fijo, denotado por  $Y_{\epsilon t}^*$ . Suponga también que si  $I_t^\epsilon \in [i_2, i_3]$  entonces  $Y_{\epsilon t}^*$  es un foco asintóticamente estable y si  $I_t^\epsilon \in [i_4, i_5]$  se tiene que  $Y_{\epsilon t}^*$  es un foco inestable y más aún, que para algún valor de  $t$  con  $I_t^\epsilon$  en el intervalo  $[i_3, i_4]$ , el sistema (D1) tiene una bifurcación de Hopf. Considere el sistema no autónomo

$$\dot{Y} = f(Y) + \begin{pmatrix} \epsilon t \\ 0 \end{pmatrix} \quad (\text{D2})$$

Sea  $t_0 \in (T_2^\epsilon, T_3^\epsilon)$  y sea  $Y_\epsilon(t)$  la solución al problema de valores iniciales  $Y(0) = Y_{\epsilon t_0}^*$  (es decir, la condición inicial del sistema (D2) es el punto fijo del sistema (D1) para el valor  $t = t_0$ ).

Entonces se dice que la solución  $Y_\epsilon(t)$  sufre un **paso lento por Hopf en la dirección de  $V$**  si existe un  $T^\epsilon \in (T_4^\epsilon, T_5^\epsilon)$  tal que la primera componente de

$$-[Df(Y_\epsilon^*(t))]^{-2} \begin{pmatrix} \epsilon \\ 0 \end{pmatrix}$$

es una función decreciente si  $t \in [t_0, T^\epsilon]$ , y si la solución  $\delta Y_\epsilon(t)$  del PVI:

$$\begin{aligned} \delta \dot{Y} &= Df(Y_\epsilon^*(t))\delta Y - \dot{Y}_\epsilon^*(t), \\ \delta Y(0) &= 0 \end{aligned}$$

es una aproximación razonable de la función  $Y_\epsilon(t) - Y_\epsilon^*(t)$  cuando  $t \in [t_0, T^\epsilon]$ .

La condición que pide que la solución  $\delta Y_\epsilon(t)$  sea una buena aproximación es la que permite excluir comportamientos como los observados cuando  $\epsilon = 1$  (4.4(a)), en donde potenciales de acción suceden justo después del intervalo de bifurcación.

Pero ¿Por qué para estos  $\epsilon$  grandes ( $\epsilon = 1$ )  $V_\epsilon(t)$  no presentan el fenómeno de paso lento por Hopf



El pedir que la aproximación  $\delta Y_\epsilon(t)$  sea una aproximación razonable de  $Y_\epsilon(t) - \phi_\epsilon(t)$ , es en realidad pedir que los valores de  $\|\delta Y_\epsilon(t)\|$  sean lo suficientemente chicos para que  $O(\|\delta Y\|^2)$  sea despreciable y la ecuación (4.17) sea una buena aproximación de (4.16).

Si  $\epsilon$  es lo suficientemente grande, sucede que  $O(\|\delta Y\|^2)$  deja de ser despreciable y para  $t$  en el intervalo de inestabilidad la solución  $Y_\epsilon(t) = \phi_\epsilon(t) + \delta Y_\epsilon(t)$  pasa a ser parte de un potencial de acción. Obsérvese entonces que la condición de que  $\delta Y_\epsilon(t)$  sea una buena aproximación de  $Y_\epsilon(t) - \phi_\epsilon(t)$  se podría parafrasear por la condición de que:

*La solución de:*

$$\begin{aligned} \dot{Y} &= f(Y) + \begin{pmatrix} \epsilon t \\ 0 \end{pmatrix} \\ Y(0) &= \phi_\epsilon(t_0) \end{aligned}$$

*no sea parte de un potencial de acción para  $t \in [t_0, T^\epsilon]$ .*

Para concluir el capítulo se usa la ecuación (4.26) para calcular el retraso en las oscilaciones de la solución a (4.18). Dado que  $\delta V_\epsilon(t) = \delta^2 V_\epsilon(t) - \epsilon([Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2})_{1,1}$  y las oscilaciones son debidas a  $\delta^2 V_\epsilon(t)$ , entonces la función  $\delta V_\epsilon(t)$  presentará oscilaciones de amplitud creciente cuando  $-\epsilon([Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2})_{1,1}$  y  $\delta^2 V_\epsilon(t)$  sean de la misma magnitud. Para encontrar el tiempo en que esto sucede se busca el primer valor de  $t$ , después del intervalo de bifurcación, para el cual  $|\delta^2 V_\epsilon(t)/\epsilon([Df(\phi_\epsilon(t))]^{-2})_{1,1}| = 1$ , (tabla 4.1).

Cuadro 4.1: c

$\epsilon$	Retraso(ms)
.01	72.11
.25	49.69
.4	30.55

## Agradecimientos

Pues quiero agradecer a mis profesores Antonio, Marco y Gilberto por su apoyo, sus excelentes y precisas opiniones, enseñanzas, aportaciones y consejos (tanto matematicamente hablando como en cuestiones mas generales). Pero mas que nada quiero agradecerles por su paciencia =p. A mi ma Marilu, y a mi amiga Angélica por que sin su apoyo y ayuda terminar esto hubiera sido  $1/\epsilon$  veces mas difícil. Y a mi compañero Jose Vergara (alias "el pepe") con quien tuve discusiones invaluablees y cuyas ideas me previenen de perderme en el formalismo y abstracción de las matemáticas durante el estudio de un fenómeno de neurociencias. Y nada mas porque si aui hay una plabra con falta de ortografia.



# Apéndice I

En este apéndice se desarrolla teoría de sistemas de ecuaciones diferenciales ordinarias no lineales que permitirá estudiar como son las propiedades de las soluciones del sistema (1.34) cuando  $I$  es una constante, a través del estudio de los puntos fijos de dicho sistema.

La teoría desarrollada en este apéndice se aplica en concreto en el capítulo 2 al sistema (1.34), y los resultados podrán observarse en el capítulo 3.

Para empezar hay que dar algo de notación y algunas definiciones:

## A.1. Definiciones

**Notación A.1.1.** Sea  $f \in C^1(\mathbb{R}^2, \mathbb{R})$ .

Se denota a la derivada parcial de  $f$  con respecto a su primera variable como  $\partial_1 f$  y a la derivada parcial con respecto a su segunda variable como  $\partial_2 f$ , es decir

$$\begin{aligned}\partial_1 f &:= \frac{\partial f}{\partial x}(x, y) \\ \partial_2 f &:= \frac{\partial f}{\partial y}(x, y)\end{aligned}$$

**Notación A.1.2.** Sea  $A \in \mathbb{M}_{2 \times 2}(\mathbb{R})$  se denota la entrada  $(i, j)$  de  $A$  por  $A_{i,j}$ , es decir

$$A = \begin{pmatrix} A_{1,1} & A_{1,2} \\ A_{2,1} & A_{2,2} \end{pmatrix}$$

## APÉNDICE I

**Notación A.1.3.** Sea  $\delta \in \mathbb{R}$  y  $u_0 \in \mathbb{R}^2$ , se denota a la bola **abierta** de radio  $\delta$  y centro  $u_0$  como  $B_\delta(u_0)$ .

**Definición A.1.1.** Considere el sistema:

$$\dot{u} = f(u). \quad (1.1)$$

Donde  $u = u(t) \in C^1(\mathbb{R}, \mathbb{R}^2)$ ,  $f \in C^1(\mathbb{R}^2, \mathbb{R}^2)$  y  $\dot{u}$  denota la derivada con respecto a la variable  $t$ . Sea  $u_0 \in \mathbb{R}^2$ . **La parte lineal de (1.1) en el punto  $u_0$  es el sistema:**

$$\dot{u} = Au, \quad (1.2)$$

donde  $A = \frac{\partial f}{\partial u}|_{u_0} := Df(u_0)$  es la matriz jacobiana de  $f$  evaluada en  $u_0$ .

**Definición A.1.2.** Sea  $A \in \mathbb{M}_{2 \times 2}(\mathbb{R})$ , se dice que  $A$  es una **matriz hiperbólica** si para todo  $\lambda$ ,  $\lambda$  valor propio de  $A$  se tiene que  $\operatorname{Re}(\lambda) \neq 0$

**Definición A.1.3.** Considere el sistema (1.1) y sea  $u_0 \in \mathbb{R}^2$  tal que  $f(u_0) = (0, 0)$ , entonces se dice que  $u_0$  es un **punto fijo** del sistema (1.1).

**Definición A.1.4.** Sea  $u_0 \in \mathbb{R}^2$  un punto fijo del sistema (1.1), se dice que  $u_0$  es un **punto fijo hiperbólico** si  $\frac{\partial f}{\partial u}|_{u_0}$  es una matriz hiperbólica.

**Definición A.1.5.** Sea  $u_0 \in \mathbb{R}^2$  un punto fijo hiperbólico del sistema (1.1), se dice que  $u_0$  es un **nodo asintóticamente estable** si los valores propios de  $\frac{\partial f}{\partial u}|_{u_0}$  son reales y negativos y se dice que es un **nodo inestable** si los valores propios son reales y positivos.

**Definición A.1.6.** Sea  $u_0 \in \mathbb{R}^2$  un punto fijo hiperbólico del sistema (1.1), se dice que  $u_0$  es un **foco asintóticamente estable** si los valores propios de  $\frac{\partial f}{\partial u}|_{u_0}$  son complejos con parte real negativa y se dice que es un **foco inestable** si los valores propios son complejos con parte real positiva.

**Definición A.1.7.** Sea  $u_0 \in \mathbb{R}^2$  un punto fijo hiperbólico del sistema (1.1), se dice que  $u_0$  es un **punto silla** si los valores propios de  $\frac{\partial f}{\partial u}|_{u_0}$  son reales y de signo distinto.

El objetivo del apéndice es mostrar como se comportan las soluciones del sistema (1.1) cerca de un punto fijo hiperbólico.

Específicamente demostrar que si el punto fijo hiperbólico es un nodo asintóticamente estable o un foco asintóticamente estable entonces las soluciones del sistema tienden a este punto fijo conforme  $t \rightarrow \infty$ .

Y demostrar que si las soluciones del sistema están cerca de un punto fijo hiperbólico que es un nodo inestable o un foco inestable entonces éstas soluciones se alejan de dicho punto fijo conforme  $t$  aumenta.

Estas afirmaciones se precisan en los enunciados de las proposiciones A.2.2-A.2.5. Se excluye el caso en que el punto fijo hiperbólico es un punto silla pues este caso, como se podrá ver en el capítulo 2, no lo presenta el sistema que queremos estudiar, el sistema (1.34).

Las demostraciones aquí presentadas son un caso particular del teorema de Hartman-Grobman (Grobman, 1959, 1962; Hartman, 1960), y son demostraciones que se encuentran en el libro de Andronov (Andronov et al., 1973).

Estas demostraciones son específicas de sistemas de dos dimensiones y están basadas en ideas geométricas.

La idea general que se sigue en este apéndice es:

- Se considera un sistema de dos dimensiones de la forma  $\dot{u} = f(u)$ , con un punto fijo hiperbólico.
- Se usa el lema A.2.1 para probar la proposición A.2.1 en la que se le aplica un cambio de coordenadas al sistema  $\dot{u} = f(u)$  que facilita las demostraciones consecuentes.
- Los lemas A.2.2 y A.2.3 se usan para probar las proposiciones A.2.2-A.2.5 en donde se establece los distintos tipos del comportamiento de las soluciones del sistema  $\dot{u} = f(u)$  en las nuevas coordenadas, cerca del punto fijo hiperbólico.
- Finalmente usando los resultados de las proposiciones A.2.2-A.2.5, se demuestra la proposición A.2.6 en donde se establece los distintos tipos del comportamiento de las soluciones del sistema  $\dot{u} = f(u)$  en sus coordenadas originales.

Ahora se procede con las demostraciones formales.

## A.2. Estudio de sistemas no lineales alrededor de sus puntos fijos hiperbólicos

**Lema A.2.1.** *Sea  $A \in \mathbb{M}_{2 \times 2}(\mathbb{R})$  hiperbólica y sean  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  los valores propios de  $A$ . Entonces hay 3 posibilidades.*

1. Si ambos valores propios son reales y  $A$  es diagonalizable entonces existe una matriz de cambio de base  $Q$  tal que:

$$Q^{-1}AQ = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$$

2. Si ambos valores propios son complejos  $A$  puede ponerse en su forma canónica real, es decir existe una matriz de cambio de base  $Q$  tal que:

$$Q^{-1}AQ = \begin{pmatrix} a & b \\ -b & a \end{pmatrix}$$

donde los valores propios de  $A$  son  $a + ib$  y  $a - ib$  ( $\lambda_1 = a + ib$  y  $\lambda_2 = a - ib$ ).

3. Finalmente si los valores propios son iguales ( $\lambda_1 = \lambda_2$ ) y  $A$  no es diagonalizable  $A$  puede ponerse en su forma canónica de Jordan, es decir existe una matriz de cambio de base  $Q$  tal que:

$$Q^{-1}AQ = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 1 \\ 0 & \lambda_1 \end{pmatrix}$$

*Demostración.* La existencia de las matrices  $Q$  es un hecho de álgebra lineal cuya demostración puede encontrarse (Friedberg and Insel, 2003). □

**Proposición A.2.1.** *Sea  $(0, 0) \in \mathbb{R}^2$  es un punto fijo hiperbólico del sistema (1.1)*

$$\dot{u} = f(u)$$

con  $f \in C^1(\mathbb{R}^2, \mathbb{R}^2)$ ,  $u = (x, y)$ . Entonces existe una matriz de cambio de coordenadas  $Q$ , tal que si  $\tilde{u} = Q^{-1}u$ , ( $\tilde{u} = (\tilde{x}, \tilde{y})$ ) entonces el sistema en las nuevas coordenadas se ve como:

$$\dot{\tilde{u}} = A\tilde{u} + \begin{pmatrix} \tilde{x}g_1(\tilde{u}) + \tilde{y}g_2(\tilde{u}) \\ \tilde{x}h_1(\tilde{u}) + \tilde{y}h_2(\tilde{u}) \end{pmatrix}, \quad (1.3)$$

donde  $A$  es una matriz diagonal, en su forma canónica de Jordan o en su forma canónica real y  $h_1, h_2, g_1$  y  $g_2$  son funciones continuas que cumplen  $h_1(0, 0) = h_2(0, 0) = g_1(0, 0) = g_2(0, 0) = 0$ .

## APÉNDICE I

Observe que pedir que el valor fijo sea  $(0, 0)$  no es ninguna restricción pues si el sistema (1.1) tiene como punto fijo hiperbólico el punto  $u_0$  se hace le cambio de coordenadas  $\hat{u} = u - u_0$ .

*Demostración.* Como  $f := (f_1, f_2)$  es continuamente diferenciable, la expansión de Taylor alrededor del  $(0, 0)$  dice que:

$$f(u) = f((0, 0)) + Df((0, 0))u + \varphi(u)$$

donde  $\varphi := (\varphi_1, \varphi_2)$  es una función continuamente diferenciable.

Sin embargo como  $(0, 0)$  es un punto fijo hiperbólico del sistema (1.1) se tiene que  $f(0, 0) = 0$  por lo que

$$f(u) = Df((0, 0))u + \varphi(u) \quad (1.4)$$

Note que evaluando la expresión (1.4) en  $u = (0, 0)$  se obtiene que  $\varphi(0, 0) = (0, 0)$ .

El hecho de que  $(0, 0)$  es un punto fijo hiperbólico también implica, por el lema anterior, que existe una matriz de cambio de base  $Q$  tal que  $A := Q^{-1}Df((0, 0))Q$  es diagonal, esta en su forma canónica de Jordan o en su forma canónica real. Entonces si se sustituye (1.4) en (1.1) y se aplica el cambio de coordenadas  $\tilde{u} = Q^{-1}u$ , ( $\tilde{u} = (\tilde{x}, \tilde{y})$ ) se tiene que

$$\begin{aligned} \dot{u} &= f(u) \\ \Leftrightarrow \dot{Q}\tilde{u} &= f(Q\tilde{u}) \\ \Leftrightarrow Q\dot{\tilde{u}} &= Df((0, 0))Q\tilde{u} + \varphi(Q\tilde{u}) \\ \Leftrightarrow \dot{\tilde{u}} &= Q^{-1}Df((0, 0))Q\tilde{u} + Q^{-1}\varphi(Q\tilde{u}) \\ \Leftrightarrow \dot{\tilde{u}} &= A\tilde{u} + \tilde{\varphi}(\tilde{u}), \end{aligned} \quad (1.5)$$

donde  $\tilde{\varphi}(\tilde{u}) = (\tilde{\varphi}_1(\tilde{u}), \tilde{\varphi}_2(\tilde{u}))$  se define como  $\tilde{\varphi}(\tilde{u}) := Q^{-1}\varphi(Q\tilde{u})$ .

Ahora, como  $\varphi$  es continuamente diferenciable y  $\varphi(0, 0) = (0, 0)$  se tiene que  $\tilde{\varphi}$  es continuamente diferenciable y  $\tilde{\varphi}(0, 0) = (0, 0)$  por lo que para  $i = 1, 2$

$$\begin{aligned} \tilde{\varphi}_i(\tilde{x}, \tilde{y}) &= \tilde{\varphi}_i(\tilde{x}, \tilde{y}) - \tilde{\varphi}_i(0, 0) \\ &= \int_0^1 \frac{d\tilde{\varphi}_i}{dt}(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt \\ &= \tilde{x} \int_0^1 \partial_1 \tilde{\varphi}_i(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt + \tilde{y} \int_0^1 \partial_2 \tilde{\varphi}_i(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt \end{aligned} \quad (1.6)$$

Si se define:

$$g_1(\tilde{x}, \tilde{y}) := \int_0^1 \partial_1 \tilde{\varphi}_1(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt, \quad (1.7a)$$

$$g_2(\tilde{x}, \tilde{y}) := \int_0^1 \partial_2 \tilde{\varphi}_1(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt, \quad (1.7b)$$

$$h_1(\tilde{x}, \tilde{y}) := \int_0^1 \partial_1 \tilde{\varphi}_2(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt, \quad (1.7c)$$

$$h_2(\tilde{x}, \tilde{y}) := \int_0^1 \partial_2 \tilde{\varphi}_2(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt, \quad (1.7d)$$

de (1.5), (1.6) y (1.7) se concluye (1.3). Falta demostrar que  $g_1$ ,  $g_2$ ,  $h_1$  y  $h_2$  son continuas y que  $h_1(0,0) = h_2(0,0) = g_1(0,0) = g_2(0,0) = 0$ .

Que  $g_1$ ,  $g_2$ ,  $h_1$  y  $h_2$  son continuas se sigue directamente de su definición en (1.7) y de que  $\tilde{\varphi}$  es continuamente diferenciable.

Finalmente se demuestra que  $g_1(0,0) = 0$  (las demostraciones de que  $h_1(0,0) = h_2(0,0) = g_2(0,0) = 0$  son análogas).

Como

$$g_1(\tilde{x}, \tilde{y}) := \int_0^1 \partial_1 \tilde{\varphi}_1(t\tilde{x}, t\tilde{y}) dt$$

basta demostrar que  $\partial_1 \tilde{\varphi}_1(0,0) = 0$ .

Se tiene que

$$\begin{aligned} \tilde{\varphi}(\tilde{u}) &= (\tilde{\varphi}_1(\tilde{u}), \tilde{\varphi}_2(\tilde{u})) \\ &= Q^{-1}\varphi(Q\tilde{u}) \\ &= \begin{pmatrix} (Q^{-1})_{1,1} & (Q^{-1})_{1,2} \\ (Q^{-1})_{2,1} & (Q^{-1})_{2,2} \end{pmatrix} \varphi \left( \begin{pmatrix} Q_{1,1} & Q_{1,2} \\ Q_{2,1} & Q_{2,2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \end{pmatrix} \right) \\ &= \begin{pmatrix} (Q^{-1})_{1,1} & (Q^{-1})_{1,2} \\ (Q^{-1})_{2,1} & (Q^{-1})_{2,2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \varphi_1(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \\ \varphi_2(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} (Q^{-1})_{1,1}\varphi_1(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) + (Q^{-1})_{1,2}\varphi_2(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \\ (Q^{-1})_{2,1}\varphi_1(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) + (Q^{-1})_{2,2}\varphi_2(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \end{pmatrix} \end{aligned}$$

por lo que

$$\begin{aligned} \partial_1 \tilde{\varphi}_1(\tilde{x}, \tilde{y}) &= (Q^{-1})_{1,1} \frac{\partial \varphi_1}{\partial x}(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \\ &\quad + (Q^{-1})_{1,2} \frac{\partial \varphi_2}{\partial x}(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \\ &= [(Q^{-1})_{1,1}Q_{1,1}] \partial_1 \varphi_1(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \\ &\quad + [(Q^{-1})_{1,1}Q_{2,1}] \partial_2 \varphi_1(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \\ &\quad + [(Q^{-1})_{1,2}Q_{1,1}] \partial_1 \varphi_2(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \\ &\quad + [(Q^{-1})_{1,2}Q_{2,1}] \partial_2 \varphi_2(Q_{1,1}\tilde{x} + Q_{1,2}\tilde{y}, Q_{2,1}\tilde{x} + Q_{2,2}\tilde{y}) \end{aligned} \tag{1.8}$$

De (1.4) también se tiene que

$$\begin{aligned} f(u) &= (f_1(u), f_2(u)) \\ &= Df((0,0))u + \varphi(u) \\ &= \begin{pmatrix} Df((0,0))_{1,1} & Df((0,0))_{1,2} \\ Df((0,0))_{2,1} & Df((0,0))_{2,2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \varphi_1(x, y) \\ \varphi_2(x, y) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \partial_1 f_1(0,0) & \partial_2 f_1(0,0) \\ \partial_1 f_2(0,0) & \partial_2 f_2(0,0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \varphi_1(x, y) \\ \varphi_2(x, y) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \partial_1 f_1(0,0)x + \partial_2 f_1(0,0)y + \varphi_1(x, y) \\ \partial_1 f_2(0,0)x + \partial_2 f_2(0,0)y + \varphi_2(x, y) \end{pmatrix} \end{aligned}$$



## APÉNDICE I

si se deriva  $f(u) = f(x, y) = (f_1(x, y), f_2(x, y))$  con respecto a  $x$  y  $y$  y se evalúa en  $(x, y) = (0, 0)$  se obtiene que:

$$\begin{aligned} \partial_1 f_1(0, 0) &= \partial_1 f_1(0, 0) + \partial_1 \varphi_1(0, 0) \Rightarrow \partial_1 \varphi_1(0, 0) = 0, \\ \partial_2 f_1(0, 0) &= \partial_2 f_1(0, 0) + \partial_2 \varphi_1(0, 0) \Rightarrow \partial_2 \varphi_1(0, 0) = 0, \\ \partial_1 f_2(0, 0) &= \partial_1 f_2(0, 0) + \partial_1 \varphi_2(0, 0) \Rightarrow \partial_1 \varphi_2(0, 0) = 0, \\ \partial_2 f_2(0, 0) &= \partial_2 f_2(0, 0) + \partial_2 \varphi_2(0, 0) \Rightarrow \partial_2 \varphi_2(0, 0) = 0, \end{aligned} \tag{1.9}$$

De (1.9) y (1.8) se sigue que

$$\begin{aligned} \partial_1 \tilde{\varphi}_1(0, 0) &= [(Q^{-1})_{1,1} Q_{1,1}] \partial_1 \varphi_1(0, 0) + [(Q^{-1})_{1,1} Q_{2,1}] \partial_2 \varphi_1(0, 0) \\ &+ [(Q^{-1})_{1,2} Q_{1,1}] \partial_1 \varphi_2(0, 0) + [(Q^{-1})_{1,2} Q_{2,1}] \partial_2 \varphi_2(0, 0) = 0 \end{aligned}$$

Esto concluye la demostración.  $\square$

El cambio de variable realizado en la proposición anterior transformó el sistema (1.1) en el sistema (1.3). Este cambio de variables es para facilitar las demostraciones de las siguientes proposiciones. En la siguientes proposiciones se muestra como es el comportamiento de las soluciones del sistema (1.3) cerca de su punto fijo hiperbólico.

Se demuestra por separado los casos en que la matriz  $A$  en (1.3) es diagonal, está en su forma canónica real o está en su forma canónica de Jordan.

Para comenzar se necesita el siguiente lemma:

**Lema A.2.2.** *Considere el sistema (1.1)*

$$\dot{u} = f(u)$$

con  $f \in C^1(\mathbb{R}^2, \mathbb{R}^2)$ ,  $u = (x, y)$ .

Sea  $\bar{\Omega} \subset \mathbb{R}^2$  un conjunto cerrado y acotado y sea  $u_0 \in \bar{\Omega}$ . Sea  $\psi(t, u_0)$  la solución al problema de valores iniciales  $u(0) = u_0$  del sistema (1.1).

Si  $\psi(t, u_0) \in \bar{\Omega}$  para todo  $t > 0$  para el cual  $\psi(t, u_0)$  esta definida, entonces  $\psi(t, u_0)$  esta definida para todo  $t > 0$ .

*Demostración.* La prueba de este lemma se puede encontrar en (Andronov et al., 1973).  $\square$

Ahora se demostrara el caso en que  $A$  es diagonal y sus valores propios son ambos menores que cero.

**Proposición A.2.2.** *Si en el sistema (1.3),  $A$  es una matriz diagonal:*

$$A = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \tag{1.10}$$

con  $\lambda_1 \leq \lambda_2 < 0$ , entonces existe un  $\delta > 0$  tal que para todo  $u_0 = (x_0, y_0) \in B_\delta((0, 0))$ ,  $u_0 \neq (0, 0)$ , la solución del problema de valores iniciales (PVI)  $u(0) = u_0$  del sistema (1.3), denotada por:

$$\psi(t, u_0) = \begin{pmatrix} \psi_1(t, u_0) \\ \psi_2(t, u_0) \end{pmatrix}$$

existe para todo  $t \geq 0$  y cumple que:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0) \tag{1.11}$$

$$\text{Si existe } t_1 < 0 \text{ tal que } \|\psi(t_1, u_0)\| > \delta \text{ entonces si } t < t_1 \text{ se cumple } \|\psi(t, u_0)\| > \delta \tag{1.12}$$

*Demostración.* Si en el sistema (1.3)  $A$  es como en (1.10) se tiene que:

$$\begin{aligned}\dot{u} = (\dot{x}, \dot{y}) &= Au + \begin{pmatrix} xg_1(u) + yg_2(u) \\ xh_1(u) + yh_2(u) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} xg_1(x, y) + yg_2(x, y) \\ xh_1(x, y) + yh_2(x, y) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} \lambda_1 x + xg_1(x, y) + yg_2(x, y) \\ \lambda_2 y + xh_1(x, y) + yh_2(x, y) \end{pmatrix}\end{aligned}$$

de donde se obtiene el siguiente par de ecuaciones

$$\dot{x} = \lambda_1 x + xg_1(x, y) + yg_2(x, y) \quad (1.13a)$$

$$\dot{y} = \lambda_2 y + xh_1(x, y) + yh_2(x, y), \quad (1.13b)$$

Sea  $r = \|(x, y)\|$ .

De (1.13) se sigue que:

$$\begin{aligned}\frac{dr^2}{dt} &= \frac{d(x^2(t) + y^2(t))}{dt} \\ &= 2x(\lambda_1 x + xg_1(x, y) + yg_2(x, y)) + 2y(\lambda_2 y + xh_1(x, y) + yh_2(x, y)).\end{aligned}$$

Sustituyendo a coordenadas polares  $x = r \cos(\theta)$ ,  $y = r \sin(\theta)$  se obtiene:

$$\begin{aligned}\frac{dr^2}{dt} &= 2r \cos(\theta) [\lambda_1 r \cos(\theta) + r \cos(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + r \sin(\theta)g_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \\ &\quad + 2r \sin(\theta) [\lambda_2 r \sin(\theta) + r \cos(\theta)h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + r \sin(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \quad (1.14) \\ &= 2r^2 [\lambda_1 \cos^2(\theta) + \lambda_2 \sin^2(\theta) + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))]\end{aligned}$$

donde

$$\begin{aligned}b(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) &= \cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin(\theta) \cos(\theta)[h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + g_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))]\end{aligned} \quad (1.15)$$

Como  $\lambda_1 \leq \lambda_2 < 0$ , existen constantes  $0 < m < M$  tales que

$$-M < \lambda_1 \cos^2(\theta) + \lambda_2 \sin^2(\theta) < -m \quad (1.16)$$

De la proposición anterior (proposición A.2.1) se sabe que  $g_1, g_2, h_1, h_2$  son continuas y que  $g_1(0, 0) = g_2(0, 0) = h_1(0, 0) = h_2(0, 0) = 0$ , esto implica que, dado  $\epsilon < m/2$  existen  $\delta_1, \delta_2, \delta_3, \delta_4$  mayores que cero tales que:

$$\begin{aligned}|g_1(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_1, \\ |g_2(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_2, \\ |h_1(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_3, \\ |h_2(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_4.\end{aligned} \quad (1.17)$$

## APÉNDICE I

Si  $r < \delta := \min\{\delta_1, \delta_2, \delta_3, \delta_4\}$  y se sustituyen las desigualdades (1.17) en (1.15) se obtiene

$$\begin{aligned}
 |b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))| &= |\cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\
 &\quad + \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\
 &\quad + \sin(\theta) \cos(\theta)[h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + g_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))]| \\
 &< \left| \cos^2(\theta)\frac{\epsilon}{4} + \sin^2(\theta)\frac{\epsilon}{4} + \sin(\theta) \cos(\theta) \left[ \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} \right] \right| \\
 &\leq \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} = \epsilon
 \end{aligned} \tag{1.18}$$

Si ahora se sustituye (1.18) y el lado derecho de la desigualdad (1.16) en (1.14) se tiene que

$$\begin{aligned}
 \frac{dr^2}{dt} &= 2r^2[\lambda_1 \cos^2(\theta) + \lambda_2 \sin^2(\theta) + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \\
 &< 2r^2[-m + |b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))|] \\
 &< 2r^2[-m + \epsilon] \\
 &< 2r^2 \left[ -m + \frac{m}{2} \right] \quad \text{pues } \epsilon < \frac{m}{2} \\
 &= (-m)r^2
 \end{aligned} \tag{1.19}$$

y si se sustituye (1.18) y el lado izquierdo de la desigualdad (1.16) en (1.14) se tiene que

$$\begin{aligned}
 \frac{dr^2}{dt} &= 2r^2[\lambda_1 \cos^2(\theta) + \lambda_2 \sin^2(\theta) + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \\
 &> 2r^2[-M + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \\
 &\geq 2r^2[-M - |b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))|] \\
 &> 2r^2[-M - \epsilon] \\
 &> 2r^2 \left[ -M - \frac{M}{2} \right] \quad \text{pues } \epsilon < \frac{m}{2} < \frac{M}{2} \\
 &> -3Mr^2
 \end{aligned} \tag{1.20}$$

Juntando (1.19) y (1.20) se obtiene la siguiente desigualdad:

$$-3Mr^2 < \frac{dr^2}{dt} < -mr^2 \tag{1.21}$$

que es valida si  $r(t) \leq \delta$ .

Sea  $u_0 \neq (0, 0)$ ,  $u_0 \in B_\delta((0, 0))$  y sea  $\psi(t, u_0)$  la solución del PVI  $u_0 = u(0)$  del sistema (1.3) con  $A$  como en (1.10).

Sea  $\rho(t) = \|\psi(t, u_0)\|$ .

La desigualdad (1.21) permitirá probar la existencia de  $\psi(t, u_0)$  para todo  $t \geq 0$  y las afirmaciones (1.11) y (1.12).

Primero se prueba la existencia de  $\psi(t, u_0)$  para todo  $t \geq 0$ .

Sea  $\bar{B}_{\|u_0\|}((0, 0))$ , la bola cerrada con centro en  $(0, 0)$  y de radio  $\|u_0\|$ .

Al sustituir  $\rho(t) = \|\psi(t, u_0)\|$  en la desigualdad (1.21) se tiene que para todo  $t > 0$

$$\begin{aligned}
 \frac{d\rho^2}{dt} &< -m\rho^2 < 0 \\
 \Rightarrow \frac{d\rho^2}{dt} &< 0 \\
 \Rightarrow 2\rho \frac{d\rho}{dt} &< 0 \\
 \Rightarrow \frac{d\rho}{dt} &< 0
 \end{aligned}$$

Entonces para  $t > 0$  se tiene que  $\rho(t)$  es decreciente.

Por lo tanto si  $t > 0$  se tiene que  $\rho(t) < \rho(0) = \|\psi(0, u_0)\| = \|u_0\|$ .

Es decir si  $t > 0$  entonces  $\psi(t, u_0) \in \bar{B}_{\|u_0\|}((0, 0))$ .

Por lo tanto como  $\bar{B}_{\|u_0\|}((0, 0))$  es cerrado y acotado y  $\psi(t, u_0) \in \bar{B}_{\|u_0\|}((0, 0))$  para todo  $t > 0$ , por el lema A.2.2 se concluye que  $\psi(t, u_0)$  existe para todo  $t \geq 0$ .

Ya con la existencia de  $\psi(t, u_0)$  para todo  $t \geq 0$  establecida se pasa a demostrar las afirmaciones (1.11) y (1.12).

Al sustituir  $\rho(t) = \|\psi(t, u_0)\|$  en (1.21) se sigue que

$$\begin{aligned}
 & -3M\rho^2 < \frac{d\rho^2}{dt} < -m\rho^2 \\
 \Rightarrow & \int_0^t -3M dt < \int_0^t \frac{d\rho^2}{dt} \frac{1}{\rho^2} dt < \int_0^t -m dt \\
 \Rightarrow & -3Mt < \ln \left( \frac{\rho^2(t)}{\rho^2(0)} \right) < -mt \\
 \Rightarrow & \rho^2(0)e^{-3Mt} < \rho^2(t) < \rho^2(0)e^{-mt}
 \end{aligned} \tag{1.22}$$

Para demostrar que  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0)$  hay que demostrar que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|\psi(t, u_0)\| = \lim_{t \rightarrow +\infty} \rho(t) = 0$$

Para demostrar que  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \rho(t) = 0$  simplemente hay que tomar el límite cuando  $t \rightarrow \infty$  en la desigualdad derecha de (1.22):

$$\begin{aligned}
 & 0 < \rho^2(t) < \rho^2(0)e^{-mt} \\
 \Rightarrow & 0 \leq \lim_{t \rightarrow +\infty} \rho^2(t) \leq \lim_{t \rightarrow +\infty} \rho^2(0)e^{-mt} \\
 \Rightarrow & 0 \leq \lim_{t \rightarrow +\infty} \rho^2(t) \leq 0 \\
 \Rightarrow & \lim_{t \rightarrow +\infty} \rho(t) = 0
 \end{aligned}$$

Finalmente se demuestra que  $\rho(t) = \|\psi(t, u_0)\|$  cumple que

$$\text{Si existe } t_1 < 0 \text{ tal que } \rho(t_1) > \delta \text{ entonces si } t < t_0 \text{ se cumple } \rho(t) > \delta$$

Se procede por contradicción.

Supóngase que existe  $t_1$  tal que  $\rho(t_1) > \delta$  pero que también existe  $t_0 < t_1$  tal que  $\rho(t_0) < \delta$ .

Como  $\rho(t)$  es continua, entonces existe  $T$  tal que  $t_0 < T < t_1$  y  $\rho(T) = \delta$ .

Se puede suponer sin pérdida de generalidad que  $T$  es el primer tiempo menor que  $t_1$  en el que  $\rho$  es igual a  $\delta$ , es decir  $\rho(T) = \delta$  y  $\rho(t) > \delta$  para todo  $t \in (T, t_1)$ .

Entonces  $\rho(T) = \delta$  y  $\rho(t) > \delta$  para todo  $t \in (T, t_1)$ , esto quiere decir que debe haber un intervalo  $(T, T_1)$  donde la  $\rho(t)$  tiene que ser estrictamente creciente. Es decir

$$\frac{d\rho(t)}{dt} > 0 \quad \text{para } t \in (T, T_1)$$

lo que implica que

$$\frac{d\rho(t)}{dt} \geq 0 \quad \text{para } t \in [T, T_1]$$

en particular

$$\rho'(T) = \left. \frac{d\rho(t)}{dt} \right|_{t=T} \geq 0 \tag{1.23}$$

Pero (1.23) es una contradicción con (1.21) pues:

## APÉNDICE I

- $\rho(T) = \delta$  por lo que  $\rho(T)$  satisface (1.21) que dice que:

$$\begin{aligned}
 & \left. \frac{d\rho^2(t)}{dt} \right|_{t=T} < -m\rho^2(T) \\
 \Rightarrow & 2\rho(T) \left. \frac{d\rho(t)}{dt} \right|_{t=T} < -m\rho^2(T) \\
 \Rightarrow & \left. \frac{d\rho(t)}{dt} \right|_{t=T} < -\frac{m}{2}\rho(T) \\
 \Rightarrow & \rho'(T) < -\frac{m}{2}\delta < 0 \\
 \Rightarrow & \rho'(T) < 0
 \end{aligned} \tag{1.24}$$

- De (1.23) se tiene que  $\rho'(T) \geq 0$ .

Por lo que se da la contradicción  $0 > \rho'(T) \geq 0$ .

Por lo tanto si existe  $t_1$  tal  $\rho(t_1) > \delta$  no puede existir  $t_0 < t_1$  tal que  $\rho(t_0) < \delta$ , lo que prueba (1.12). Con esto se concluye la prueba de la proposición.  $\square$

**Nota:** En la proposición anterior se demostró de manera implícita que el único punto fijo de el sistema (1.3) en  $B_\delta((0,0))$  es el punto  $(0,0)$ .

Sin embargo este resultado también se puede deducir directamente del teorema de la función implícita:

Se denota al lado derecho del sistema (1.3) por  $F$

$$F := A\tilde{u} + \begin{pmatrix} xg_1(u) + yg_2(u) \\ xh_1(u) + yh_2(u) \end{pmatrix},$$

El jacobiano de  $F$  evaluado en el punto fijo  $(0,0)$  es simplemente la matriz  $A$ .

Como  $(0,0)$  es un punto fijo hiperbólico la parte real de los valores propios de  $A$  ( $\lambda_1, \lambda_2$ ) es distinta de cero por lo que el determinante de  $A$ , cumple que:  $\det(A) = \lambda_1\lambda_2 \neq 0$ .

Como  $A$  es el jacobiano de  $F$  evaluado en  $(0,0)$  y  $\det(A) \neq 0$  se puede aplicar el teorema de la función implícita a  $F$  que dice que hay una vecindad alrededor  $(0,0)$  donde  $F \neq 0$ , es decir donde el sistema (1.3) no tiene puntos fijos.

Ahora se demostrara el caso en que  $A$  es diagonal y sus valores propios son ambos mayores que cero.

**Proposición A.2.3.** *Si en el sistema (1.3),  $A$  es una matriz diagonal:*

$$A = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}, \tag{1.25}$$

con  $\lambda_1 \geq \lambda_2 > 0$ , entonces existe un  $\delta > 0$  tal que para todo  $u_0 = (x_0, y_0) \in B_\delta((0,0))$ ,  $u_0 \neq (0,0)$ , la solución del problema de valores iniciales  $u(0) = u_0$  del sistema (1.3), denotada por:

$$\psi(t, u_0) = \begin{pmatrix} \psi_1(t, u_0) \\ \psi_2(t, u_0) \end{pmatrix} \tag{1.26}$$

existe para todo  $t \leq 0$  y cumple que:

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} \psi(t, u_0) = (0,0) \tag{1.27}$$

$$\text{Si existe } t_1 > 0 \text{ tal que } \|\psi(t_1, u_0)\| > \delta \text{ entonces si } t > t_1 \text{ se cumple } \|\psi(t, u_0)\| > \delta \tag{1.28}$$

*Demostración.* En la proposición A.2.2 a partir del sistema (1.3) con  $A$  como en (1.10) se obtienen las ecuaciones (1.13).

De forma análoga a partir del sistema (1.3) pero con  $A$  como en (1.25) se pueden obtener las ecuaciones:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= \lambda_1 x + xg_1(x, y) + yg_2(x, y) \\ \dot{y} &= \lambda_2 y + xh_1(x, y) + yh_2(x, y),\end{aligned}$$

En este caso  $\lambda_1 \geq \lambda_2 > 0$ .

Usando la regla de la cadena se obtiene:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d(-t)} \frac{d(-t)}{dt} &= \lambda_1 x + xg_1(x, y) + yg_2(x, y) \\ \frac{dy}{d(-t)} \frac{d(-t)}{dt} &= \lambda_2 y + xh_1(x, y) + yh_2(x, y),\end{aligned}$$

lo que implica que:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{d(-t)} &= -\lambda_1 x + x(-g_1(x, y)) + y(-g_2(x, y)) \\ \frac{dy}{d(-t)} &= -\lambda_2 y + x(-h_1(x, y)) + y(-h_2(x, y)),\end{aligned}\tag{1.29}$$

donde  $0 > -\lambda_2 \geq -\lambda_1$ .

En la proposición A.2.2, de las ecuaciones (1.13) se llegó a que existen  $\delta > 0$  tal que si  $r \leq \delta$  entonces la desigualdad (1.21) se cumple.

De manera análoga, a partir de (1.29) se puede mostrar que existen  $M > m > 0$  y  $\delta > 0$  tal que si  $r = \|(x, y)\| \leq \delta$  entonces la siguiente desigualdad se cumple:

$$-3Mr^2 < \frac{dr^2}{d(-t)} < -mr^2\tag{1.30}$$

A partir de la desigualdad (1.21) se probó proposición A.2.2.

De manera análoga, de la desigualdad (1.30) se pueden probar esta proposición.

Los detalles de la prueba se omiten pues son idénticos a los detalles de la prueba de la proposición A.2.2.  $\square$

Ahora se estudiara el caso en que los valores propios de la matriz  $A$  tienen parte imaginaria distinta de cero.

**Proposición A.2.4.** *Si en el sistema (1.3),  $A$  es una matriz en su forma canónica real:*

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ -b & a \end{pmatrix}\tag{1.31}$$

con  $a < 0$  ( $a > 0$ ), entonces existe un  $\delta > 0$  tal que para todo  $u_0 = (x_0, y_0) \in B_\delta((0, 0))$ ,  $u_0 \neq (0, 0)$ , la solución del problema de valores iniciales (PVI)  $u(0) = u_0$  del sistema (1.3), denotada por:

$$\psi(t, u_0) = \begin{pmatrix} \psi_1(t, u_0) \\ \psi_2(t, u_0) \end{pmatrix}\tag{1.32}$$

existe para todo  $t \geq 0$  ( $t \leq 0$ ) y cumple que:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0)\tag{1.33}$$

$$\text{Si existe } t_1 < 0 \text{ tal que } \|\psi(t_1, u_0)\| > \delta \text{ entonces si } t < t_1 \text{ se cumple } \|\psi(t, u_0)\| > \delta\tag{1.34}$$

$$\left( \lim_{t \rightarrow -\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0) \right)\tag{1.35}$$

$$\text{(Si existe } t_1 > 0 \text{ tal que } \|\psi(t_1, u_0)\| > \delta \text{ entonces si } t > t_1 \text{ se cumple } \|\psi(t, u_0)\| > \delta)\tag{1.36}$$

## APÉNDICE I

*Demostración.* Del sistema (1.3) con  $A$  como en (1.31) se obtienen las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax + by + xg_1(x, y) + yg_2(x, y) \\ \dot{y} &= -bx + ay + xh_1(x, y) + yh_2(x, y),\end{aligned}\tag{1.37}$$

Sea  $r = \|(x, y)\|$ . De (1.37)

$$\begin{aligned}\frac{dr^2}{dt} &= \frac{d(x^2(t) + y^2(t))}{dt} \\ &= 2x(ax + by + xg_1(x, y) + yg_2(x, y)) + 2y(-bx + ay + xh_1(x, y) + yh_2(x, y)) \\ &= 2(a(x^2 + y^2) + x^2g_1(x, y) + yxg_2(x, y) + yxh_1(x, y) + y^2h_2(x, y)).\end{aligned}$$

Y sustituyendo a coordenadas polares  $x = r \cos(\theta)$ ,  $y = r \sin(\theta)$  se obtiene:

$$\begin{aligned}\frac{dr^2}{dt} &= 2(a(r^2) + r^2 \cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + r^2 \sin(\theta) \cos(\theta)g_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + r^2 \sin(\theta) \cos(\theta)h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + r^2 \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))) \\ &= 2r^2[a + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))]\end{aligned}\tag{1.38}$$

donde

$$\begin{aligned}b(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) &= \cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin(\theta) \cos(\theta)[h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + g_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))]\end{aligned}\tag{1.39}$$

Si  $a < 0$  existen constantes positivas  $m < M$  tales que

$$-M < a < -m\tag{1.40}$$

De la proposición A.2.1 se sabe que  $g_1, g_2, h_1, h_2$  son continuas y que  $g_1(0, 0) = g_2(0, 0) = h_1(0, 0) = h_2(0, 0) = 0$ , esto implica que, dado  $\epsilon < -m/2$  existen  $\delta_1, \delta_2, \delta_3, \delta_4$  mayores que cero tales que:

$$\begin{aligned}|g_1(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_1, \\ |g_2(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_2, \\ |h_1(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_3, \\ |h_2(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } r(t) \leq \delta_4.\end{aligned}\tag{1.41}$$

Si  $r < \delta := \min\{\delta_1, \delta_2, \delta_3, \delta_4\}$  y se sustituyen las desigualdades (1.40) en (1.39) se obtiene

$$\begin{aligned}|b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))| &= |\cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin(\theta) \cos(\theta)[h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + g_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))]| \\ &< \left| \cos^2(\theta)\frac{\epsilon}{4} + \sin^2(\theta)\frac{\epsilon}{4} + \sin(\theta) \cos(\theta) \left[ \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} \right] \right| \\ &\leq \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} = \epsilon\end{aligned}\tag{1.42}$$

Si ahora se sustituye (1.42) y el lado derecho de la desigualdad (1.40) en (1.38) se tiene que

$$\begin{aligned}
 \frac{dr^2}{dt} &= 2r^2[a + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \\
 &< 2r^2[-m + |b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))|] \\
 &< 2r^2[-m + \epsilon] \\
 &< 2r^2\left[-m + \frac{m}{2}\right] \quad \text{pues } \epsilon < \frac{m}{2} \\
 &= (-m)r^2
 \end{aligned} \tag{1.43}$$

y si se sustituye (1.42) y el lado izquierdo de la desigualdad (1.40) en (1.38) se tiene que

$$\begin{aligned}
 \frac{dr^2}{dt} &= 2r^2[a + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \\
 &> 2r^2[-M + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \\
 &\geq 2r^2[-M - |b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))|] \\
 &> 2r^2[-M - \epsilon] \\
 &> 2r^2\left[-M - \frac{M}{2}\right] \quad \text{pues } \epsilon < \frac{m}{2} < \frac{M}{2} \\
 &> -3Mr^2
 \end{aligned} \tag{1.44}$$

Juntando (1.43) y (1.44) se obtiene la siguiente desigualdad:

$$-3Mr^2 < \frac{dr^2}{dt} < -mr^2 \tag{1.45}$$

que es valida si  $r(t) \leq \delta$ .

A partir de la desigualdad (1.21) se probó proposición A.2.2.

De manera análoga, de la desigualdad (1.45) se pueden probar esta proposición en el caso en que  $a < 0$ .

La demostración del caso  $a > 0$  es análoga a la demostración de la proposición A.2.3. □

Finalmente se estudia el caso en que los valores propios de  $A$  son iguales y  $A$  no es diagonalizable. Para esto se necesita un lema de álgebra lineal que se demuestra a continuación.

**Lema A.2.3.** *Sea  $\lambda < 0$ , entonces para todos  $x, y$  existe  $k > 0$  tal que*

$$\lambda x^2 + kxy + \lambda ky^2 < 0 \tag{1.46}$$

*Demostración.* Sea

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & \frac{k}{2} \\ \frac{k}{2} & k\lambda \end{pmatrix}$$

observa que:

$$\lambda x^2 + k\mu xy + \lambda ky^2 = (x, y)A \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \tag{1.47}$$

De (1.47) se observa que (1.46) se cumple si  $A$  es una matriz negativa definida.

Para demostrar que existe  $k > 0$  tal que (1.46) se cumple basta entonces demostrar que existe  $k > 0$  tal que  $A$  es negativa definida.

Demostrar que una matriz es negativa definida es equivalente a ver que todos sus valores propios



## APÉNDICE I

son negativos (Friedberg and Insel, 2003).

A continuación se demuestra que existe  $k > 0$  tal que todos los valores propios de  $A$  son negativos. Los valores propios de  $A$  están dados por las soluciones de su polinomio característico. Las soluciones del polinomio característico de  $A$  están dadas por:

$$(\lambda + k\lambda) \pm ((k\lambda - \lambda)^2 + k^2)^{1/2} \quad (1.48)$$

Sea  $\gamma$  el valor propio mas grande de  $A$ . De (1.48) se sigue que

$$\gamma = (\lambda + k\lambda) + ((k\lambda - \lambda)^2 + k^2)^{1/2}$$

Para demostrar que existe  $k > 0$  tal que todos los valores propios de  $A$  son negativos, basta demostrar que existe  $k > 0$  tal que  $\gamma < 0$  pero

$$\begin{aligned} \gamma &< 0 \\ \Leftrightarrow \lambda + k\lambda + ((k\lambda - \lambda)^2 + k^2)^{1/2} &< 0 \\ \Leftrightarrow \lambda + k\lambda &< -((k\lambda - \lambda)^2 + k^2)^{1/2} \\ \Leftrightarrow (\lambda + k\lambda)^2 &> (k\lambda - \lambda)^2 + k^2 \\ \Leftrightarrow 4k\lambda^2 - k^2 &> 0 \\ \Leftrightarrow k > 0 \text{ y } 4\lambda^2 &> k \end{aligned}$$

Entonces si  $k > 0$  y  $4\lambda^2 > k$  todos los valores propios de  $A$  son negativos y por lo tanto  $A$  es negativa definida y por lo tanto (1.46) se cumple.  $\square$

**Proposición A.2.5.** *Si en el sistema (1.3),  $A$  es una matriz en su forma canónica de Jordan:*

$$A = \begin{pmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{pmatrix} \quad (1.49)$$

con  $\lambda < 0$  ( $\lambda > 0$ ), entonces existe un  $\delta > 0$  y un  $k > 0$  tal que para todo  $u_0 = (x_0, y_0)$  que cumple que  $kx_0^2 + y_0^2 < \delta$ ,  $u_0 \neq (0, 0)$ , la solución del problema de valores iniciales  $u(0) = u_0$  del sistema (1.3), denotada por:

$$\psi(t, u_0) = \begin{pmatrix} \psi_1(t, u_0) \\ \psi_2(t, u_0) \end{pmatrix} \quad (1.50)$$

existe para todo  $t \geq 0$  ( $t \leq 0$ ) y cumple que:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0) \quad (1.51)$$

$$\text{Si existe } t_1 < 0 \text{ tal que } kx^2(t_1) + y^2(t_1) > \delta \text{ entonces si } t < t_1 \text{ se cumple } kx^2(t) + y^2(t) > \delta \quad (1.52)$$

$$\left( \lim_{t \rightarrow -\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0) \right) \quad (1.53)$$

$$\text{(Si existe } t_1 > 0 \text{ tal que } kx^2(t_1) + y^2(t_1) > \delta \text{ entonces si } t > t_1 \text{ se cumple } kx^2(t) + y^2(t) > \delta) \quad (1.54)$$

*Demostración.* Del sistema (1.3) con  $A$  como en (1.49) se obtienen las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \lambda x + y + xg_1(x, y) + yg_2(x, y) \\ \dot{y} &= \lambda y + xh_1(x, y) + yh_2(x, y), \end{aligned} \quad (1.55)$$

Si  $\lambda < 0$ , por el lema anterior existe  $k > 0$  tal que

$$\lambda v^2 + k\mu vw + \lambda kw^2 < 0 \text{ para todo } v, w \quad (1.56)$$

Sea  $\sigma = kx^2 + y^2$  entonces:

$$\begin{aligned} \frac{d\sigma}{dt} &= \frac{d(kx^2(t) + y^2(t))}{dt} \\ &= 2kx(\lambda x + y + xg_1(x, y) + yg_2(x, y)) + 2y(\lambda y + xh_1(x, y) + yh_2(x, y)) \\ &= 2[k\lambda x^2 + kxy + \lambda y^2 + kx^2g_1(x, y) + y^2h_2(x, y) + xy(h_1(x, y) + kg_2(x, y))]. \end{aligned}$$

Sustituyendo a coordenadas polares  $x = r \cos(\theta)$ ,  $y = r \sin(\theta)$  se obtiene:

$$\begin{aligned} \frac{d\sigma}{dt} &= 2r^2(k\lambda \cos^2(\theta) + k \cos(\theta) \sin(\theta) + \lambda \sin^2(\theta) \\ &\quad + k \cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + k \sin(\theta) \cos(\theta)g_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin(\theta) \cos(\theta)h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))) \\ &= 2r^2[a((\cos(\theta), \sin(\theta))) + b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \end{aligned} \quad (1.57)$$

donde:

$$a(\cos(\theta), \sin(\theta)) = k\lambda \cos^2(\theta) + k \cos(\theta) \sin(\theta) + \lambda \sin^2(\theta) \quad (1.58)$$

$$\begin{aligned} b(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) &= k \cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin(\theta) \cos(\theta)[h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + kg_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))] \end{aligned} \quad (1.59)$$

Si se divide y multiplica (1.57) por  $\sigma = kx^2 + y^2 = r^2(k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta))$  se obtiene:

$$\frac{d\sigma}{dt} = 2\sigma \left[ \frac{a((\cos(\theta), \sin(\theta)))}{k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta)} + \frac{b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))}{k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta)} \right] \quad (1.60)$$

Sean  $m_1 < M_1$  constantes positivas tales que

$$m_1 < k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta) < M_1 \quad (1.61)$$

Si  $\lambda < 0$  de (1.56) y (1.58) se sigue que existen constante positivas  $m < M$  tales que

$$-M < a(\cos(\theta), \sin(\theta)) < -m \quad (1.62)$$

De la definición de  $\sigma$ ,  $\sigma = kx^2 + y^2$  se tiene que

$$\sigma \rightarrow 0 \Leftrightarrow x \rightarrow 0 \text{ y } y \rightarrow 0 \Leftrightarrow r \rightarrow 0 \quad (1.63)$$

De la proposición A.2.1 se sabe que  $g_1, g_2, h_1, h_2$  son continuas y que  $g_1(0, 0) = g_2(0, 0) = h_1(0, 0) = h_2(0, 0) = 0$ , esto junto con (1.63) implica que, dado  $\epsilon < -m/2$  existen  $\delta_1, \delta_2, \delta_3, \delta_4$  mayores que cero tales que:

$$\begin{aligned} |g_1(x, y)| &< \frac{\epsilon}{k4}, \text{ si } \sigma(t) \leq \delta_1, \\ |g_2(x, y)| &< \frac{\epsilon}{k4}, \text{ si } \sigma(t) \leq \delta_2, \\ |h_1(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } \sigma(t) \leq \delta_3, \\ |h_2(x, y)| &< \frac{\epsilon}{4}, \text{ si } \sigma(t) \leq \delta_4. \end{aligned} \quad (1.64)$$

Si  $\sigma < \delta := \min\{\delta_1, \delta_2, \delta_3, \delta_4\}$  y se sustituyen las desigualdades (1.64) en (1.59) se obtiene

$$\begin{aligned} |b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))| &= |k \cos^2(\theta)g_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + \sin^2(\theta)h_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) \\ &\quad + \sin(\theta) \cos(\theta)[h_1(r \cos(\theta), r \sin(\theta)) + kg_2(r \cos(\theta), r \sin(\theta))]| \\ &< \left| \cos^2(\theta) \frac{\epsilon}{4} + \sin^2(\theta) \frac{\epsilon}{4} + \sin(\theta) \cos(\theta) \left[ \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} \right] \right| \\ &\leq \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} + \frac{\epsilon}{4} = \epsilon \end{aligned} \quad (1.65)$$

## APÉNDICE I

Si ahora se usa la desigualdad (1.61) y se sustituye (1.65) y el lado derecho de la desigualdad (1.62) en (1.60) se tiene que

$$\begin{aligned}
 \frac{d\sigma}{dt} &= 2\sigma \left[ \frac{a((\cos(\theta), \sin(\theta)))}{k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta)} + \frac{|b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))|}{k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta)} \right] \\
 &< 2\sigma \left[ \frac{a((\cos(\theta), \sin(\theta)))}{m_1} + \frac{|b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))|}{m_1} \right] \\
 &< 2\sigma \left[ \frac{-m}{m_1} + \frac{\epsilon}{m_1} \right] \\
 &< 2\sigma \left[ \frac{-m}{m_1} + \frac{\frac{m}{2}}{m_1} \right] \quad \text{pues } \epsilon < \frac{m}{2} \\
 &= (-m/m_1)\sigma
 \end{aligned} \tag{1.66}$$

y si e usa la desigualdad (1.61) y se sustituye (1.65) y el lado izquierdo de la desigualdad (1.62) en (1.60) se tiene que

$$\begin{aligned}
 \frac{d\sigma}{dt} &= 2\sigma \left[ \frac{a((\cos(\theta), \sin(\theta)))}{k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta)} + \frac{b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))}{k \cos^2(\theta) + \sin^2(\theta)} \right] \\
 &> 2\sigma \left[ \frac{a((\cos(\theta), \sin(\theta)))}{M_1} + \frac{b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))}{M_1} \right] \\
 &> 2\sigma \left[ \frac{-M}{m_1} - \frac{|b(r \cos(\theta), r \sin(\theta))|}{m_1} \right] \\
 &> 2\sigma \left[ \frac{-M}{m_1} - \frac{\epsilon}{m_1} \right] \\
 &> 2\sigma \left[ \frac{-M}{m_1} - \frac{\frac{M}{2}}{m_1} \right] \quad \text{pues } \epsilon < \frac{m}{2} < \frac{M}{2} \\
 &= (-3M/M_1)\sigma
 \end{aligned} \tag{1.67}$$

Juntando (1.66) y (1.67) se obtiene la siguiente desigualdad:

$$(-3M/M_1)\sigma < \frac{\sigma}{dt} < (-m/m_1)\sigma \tag{1.68}$$

A aprtir de la desigualdad (1.21) se probó proposición A.2.2.

De manera análoga, de la desigualdad (1.68) se pueden probar esta proposición en el caso en que  $\lambda < 0$ .

La demostración del caso  $\lambda > 0$  es análoga a la demostración de la proposición A.2.3.  $\square$

**Nota:** En la demostración de la proposición A.2.5 se hacen algunas manipulaciones algebraicas distintas a las que aparecen en las proposiciones A.2.4, A.2.3, A.2.2. Sin embargo la idea geométrica de las demostraciones es la misma.

Para fijar ideas concentremos en el caso que la matriz  $A$  en (1.3) tiene valores propios con parte real negativa. La idea geométrica de las demostraciones es:

Tomar una curva simple cerrada  $\mathcal{C}$  que encierra al punto fijo  $(0, 0)$ .

Observar que si  $dist(\mathcal{C}, (0, 0))$  es lo suficientemente pequeña y  $u_0 \neq (0, 0)$  esta en el área encerrada por la curva  $\mathcal{C}$  entonces la solución  $\psi(t, u_0)$  del PVI  $u(0) = u_0$  del sistema (1.3) cumple que:

$$\frac{d\|\psi(t, u_0)\|}{dt} < 0$$

para todo  $t > 0$ . Lo que quiere decir que para  $t > 0$  la solución siempre se acerca al punto fijo.

La única diferencia entre las demostraciones de las proposiciones A.2.4, A.2.3, A.2.2 y la proposición

A.2.5 es que en las proposiciones A.2.4, A.2.3, A.2.2 la curva  $\mathcal{C}$  es un círculo y en la proposición A.2.5 es una elipse.

Finalmente, usando lo aprendido del sistema (1.3) en las proposiciones A.2.2-A.2.5, se mostrara como es el comportamiento del sistema original 1.1 cerca de un punto fijo hiperbólico.

**Proposición A.2.6.** *Sea  $(0,0) \in \mathbb{R}^2$  es un punto fijo hiperbólico del sistema (1.1)*

$$\dot{u} = f(u)$$

con  $f \in C^1(\mathbb{R}^2, \mathbb{R}^2)$ ,  $u = (x, y)$ .

*Si la parte real de los valores propios de la matriz jacobiana de  $f$  es negativa (positiva), entonces existe un conjunto  $\Omega \in \mathbb{R}^2$  con  $(0,0) \in \Omega$ ,  $\Omega$  abierto y acotado, tal que para todo  $u_0 = (x_0, y_0) \in \Omega$ ,  $u_0 \neq (0,0)$ , la solución del problema de valores iniciales (PVI)  $u(0) = u_0$  del sistema (1.1), denotada por:*

$$\psi(t, u_0) = \begin{pmatrix} \psi_1(t, u_0) \\ \psi_2(t, u_0) \end{pmatrix} \quad (1.69)$$

*existe para todo  $t \geq 0$  ( $t \leq 0$ ) y cumple que:*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0) \quad (1.70)$$

$$\text{Si existe } t_1 < 0 \text{ tal que } \psi(t_1, u_0) \notin \Omega \text{ entonces si } t < t_1 \text{ se cumple } \psi(t, u_0) \notin \Omega \quad (1.71)$$

$$\left( \lim_{t \rightarrow -\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0) \right) \quad (1.72)$$

$$\text{(Si existe } t_1 > 0 \text{ tal que } \psi(t_1, u_0) \notin \Omega \text{ entonces si } t > t_1 \text{ se cumple } \psi(t, u_0) \notin \Omega) \quad (1.73)$$

*Demostración.* Se prueba el caso en que la parte real de los valores propios de la matriz jacobiana de  $f$  es negativa. El caso en que la parte real de los valores propios de la matriz jacobiana de  $f$  es positiva es análogo.

La expansión de Taylor alrededor del  $(0,0)$  de  $f$  dice que:

$$\dot{u} = Df((0,0))u + \varphi(u)$$

La proposición A.2.1 dice que existe una matriz de cambio de coordenadas  $Q$ , tal que si se aplica el cambio de coordenadas  $\tilde{u} = Q^{-1}u$ ,  $\tilde{u} = (\tilde{x}, \tilde{y})$  al sistema (1.1) se obtiene que

$$\dot{u} = f(u) \quad (1.74a)$$

$$\Leftrightarrow \dot{Q}\tilde{u} = f(Q\tilde{u}) \quad (1.74b)$$

$$\Leftrightarrow \dot{\tilde{u}} = Q^{-1}f(Q\tilde{u}) \quad (1.74c)$$

$$\Leftrightarrow \dot{\tilde{u}} = Q^{-1}Df((0,0))Q\tilde{u} + Q^{-1}\varphi(Q\tilde{u}) \quad (1.74d)$$

$$\Leftrightarrow \dot{\tilde{u}} = A\tilde{u} + \tilde{\varphi}(\tilde{u}), \quad (1.74e)$$

donde  $\tilde{\varphi}(\tilde{u}) = (\tilde{\varphi}_1(\tilde{u}), \tilde{\varphi}_2(\tilde{u}))$  se define como  $\tilde{\varphi}(\tilde{u}) := Q^{-1}\varphi(Q\tilde{u})$  y donde  $A$  es una matriz diagonal en su forma canónica real o en su forma canónica de Jordan.

Sea  $\tilde{\psi}(t, \tilde{v}_0)$  la solución al PVI  $\tilde{v}(0) = \tilde{v}_0$  del sistema (1.74e).

Las proposiciones A.2.2, A.2.4, A.2.5 dicen que existe un conjunto  $\tilde{\Omega}$  (una bola abierta en el caso en que  $A$  es diagonal o esta en su forma canónica real y el interior de una elipse en el caso en que  $A$  esta en su forma canónica de Jordan) con  $(0,0) \in \tilde{\Omega}$ , tal que si  $\tilde{v}_0 \in \tilde{\Omega}$ ,  $\tilde{v}_0 \neq (0,0)$ ,  $\tilde{\psi}(t, \tilde{v}_0)$  existe para todo  $t \geq 0$  y cumple que:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \tilde{\psi}(t, \tilde{v}_0) = (0, 0) \quad (1.75)$$

$$\text{Si existe } t_1 < 0 \text{ tal que } \tilde{\psi}(t_1, \tilde{v}_0) \notin \tilde{\Omega} \text{ entonces si } t < t_1 \text{ se cumple } \tilde{\psi}(t, \tilde{v}_0) \notin \tilde{\Omega} \quad (1.76)$$

## APÉNDICE I

Sea  $\Omega := Q(\tilde{\Omega})$ .

Como  $Q$  es una matriz de cambio de coordenadas, la transformación  $Q$  es continua y biyectiva con inversa continua.

Como  $(0, 0) \in \tilde{\Omega}$ ,  $\tilde{\Omega}$  es abierto y acotado y  $Q$  es continua y biyectiva con inversa continua entonces  $(0, 0) \in \Omega$  y  $\Omega$  es abierto y acotado.

Sea  $u_0 \neq (0, 0)$ ,  $u_0 \in \Omega$  y sea  $\psi(t, u_0)$  la solución del PVI  $u_0 = u(0)$  del sistema (1.1).

Se demostrará la existencia de  $\psi(t, u_0)$  para todo  $t \geq 0$  y las afirmaciones (1.70) y (1.71).

Sea  $\tilde{u}_0 = Q^{-1}u_0$ .

Como  $u_0 \in \Omega$  y  $\Omega = Q(\tilde{\Omega})$  entonces  $\tilde{u}_0 \in \tilde{\Omega}$ .

Como  $\tilde{u}_0 \in \tilde{\Omega}$  las proposiciones A.2.2, A.2.4, A.2.5 dicen que la solución  $\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0)$  al PVI  $\tilde{u}(0) = \tilde{u}_0$  del sistema (1.74e) existe para todo  $t \geq 0$  y cumple (1.75) y (1.76).

Sea

$$\psi(t, u_0) = Q(\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0)) \quad (1.77)$$

Primero se prueba que  $\psi(t, u_0)$  definida como en (1.77) es efectivamente la solución del PVI  $u_0 = u(0)$  del sistema (1.1), y esta definida para todo  $t \geq 0$ .

- Primero se observa que  $\psi(t, u_0)$  esta definida para todo  $t \geq 0$ :  
Como  $\tilde{\psi}(0, \tilde{u}_0)$  esta definida para todo  $t \geq 0$  entonces  $\psi(t, u_0) = Q(\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0))$  esta definida para todo  $t \geq 0$ .
- Ahora se observa que  $\psi(0, u_0) = u_0$ :  
Como  $\tilde{\psi}(0, \tilde{u}_0) = \tilde{u}_0$  ya que  $\tilde{\psi}(0, \tilde{u}_0)$  es solución al PVI  $\tilde{u}(0) = \tilde{u}_0$  del sistema (1.74e), se tiene que

$$\begin{aligned} \psi(0, u_0) &= Q(\tilde{\psi}(0, \tilde{u}_0)) \\ &= Q(\tilde{u}_0) \\ &= u_0 \end{aligned}$$

- Finalmente se observa que  $\psi(t, u_0)$  es solución del sistema (1.1):  
Como es  $\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0)$  solución del sistema 1.74c se tiene que  $\dot{\tilde{\psi}}(t, \tilde{u}_0) = Q^{-1}f(Q\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0))$  por lo que

$$\begin{aligned} \dot{\psi}(t, u_0) &= Q(\dot{\tilde{\psi}}(t, \tilde{u}_0)) \\ &= Q(Q^{-1}f(Q\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0))) \\ &= f(\psi(t, u_0)) \end{aligned}$$

Por lo que  $\psi(t, u_0)$  es efectivamente solución al PVI  $u_0 = u(0)$  del sistema (1.1), y esta definida para todo  $t \geq 0$ .

Ahora se prueba que  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi(t, u_0) = (0, 0)$ .

Como  $\lim_{t \rightarrow +\infty} \tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0) = (0, 0)$  se tiene que:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \psi(t, u_0) = \lim_{t \rightarrow +\infty} Q(\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0)) = (0, 0)$$

Finalmente se demuestra que

Si existe  $t_1 < 0$  tal que  $\psi(t_1, u_0) \notin \Omega$  entonces si  $t < t_1$  se cumple  $\psi(t, u_0) \notin \Omega$

Supóngase que existe  $t_1$  tal que  $\psi(t_1, u_0) \notin \Omega$ .

Como  $\psi(t_1, u_0) = Q(\tilde{\psi}(t_1, \tilde{u}_0))$  se tiene que  $Q(\tilde{\psi}(t_1, \tilde{u}_0)) \notin \Omega$ .

$$Q(\tilde{\psi}(t_1, \tilde{u}_0)) \notin \Omega \Rightarrow \tilde{\psi}(t_1, \tilde{u}_0) \notin \tilde{\Omega}$$

Como  $\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0)$  satisface (1.76), entonces si  $t < t_1$  se cumple  $\tilde{\psi}(t, u_0) \notin \tilde{\Omega}$

$$\tilde{\psi}(t, u_0) \notin \tilde{\Omega} \Rightarrow Q(\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0)) \notin \Omega.$$

Por lo tanto si  $t < t_1$ ,  $Q(\tilde{\psi}(t, \tilde{u}_0)) \notin \Omega$ .

Como  $\psi(t_1, u_0) = Q(\tilde{\psi}(t_1, \tilde{u}_0))$  se tiene que si  $t < t_1$  entonces  $\psi(t, u_0) \notin \Omega$ .

Por lo tanto  $\psi(t, u_0)$  cumple (1.71).

Con esto se concluye la prueba de la proposición. □

**Nota:** En la proposición A.2.6 se establece si las soluciones del sistema (1.1) se acercan o se alejan del punto fijo hiperbólico. Sin embargo hay resultados mas generales que no solo hablan de si las soluciones se acercan o se alejan del punto fijo sino que dicen como se acercan o se alejan del punto fijo (Andronov et al., 1973).

En general lo que sucede (como se vio en la proposiciones A.2.1-A.2.6) es que suficientemente cerca de un punto fijo hiperbólico, la aportación del termino no lineal en el sistema (1.1) (la función  $\varphi$  en (1.4)) es despreciable, por lo que se puede obtener información de como es el comportamiento de las soluciones del sistema con tan solo estudiar la parte lineal del sistema.

De hecho se puede mostrar que las soluciones del sistema (1.1) cerca de un punto fijo hiperbólico se comportan de la misma manera que se comportan las soluciones de la parte lineal del sistema en dicho punto fijo.

A la técnica usada para estudiar un sistema autónomo, no lineal cerca de un punto fijo hiperbólico a partir del estudio de su parte lineal se llama linealización.



## Apéndice II

A continuación se presenta el código usado para generar las gráficas y hacer los experimentos numéricos presentados en la tesis. El código usado es python, con las librerías *scipy*, *numpy*, *sympy* y *matplotlib*. El código es en general original a excepción de un par de subrutinas:

- *odeint* de la librería *scipy.integrate* para resolver ecuaciones diferenciales ordinarias (The Scipy community, 2008a)
- *brentq* y *fsolve* de la librería *scipy.optimize* que permite encontrar ceros de funciones continuas (The Scipy community, 2008b) y (The Scipy community, 2008c).

Primero se presenta el código de las clases donde se guardan los parámetros del sistema (2.1): cuadro 1.1. Estas clases se usan lo programas de los capítulos 2 y 3. Las clases usadas para las gráficas del capítulo 4 son distintas pues el parámetro  $I$  es ahora una función del tiempo. Las clases para los programas del capítulo 4 que se presentan junto con el código mostrado en A.3.

```

1 from __future__ import division
2 from sympy import *
3 import scipy as sci
4 sci.test('all') #force included all de sci functions
5 from numpy import arange
6 from sympy import latex
7 import numpy as np
8 import pylab as gr
9
10 class membrane():
11     def __init__(self):

```



## APÉNDICE II

```

12     self.tmin=0.0; self.tmax=100.0; self.tstep=1e-3
13     self.CI=[-60.0,.3893] #condiciones iniciales
14     self.updateParameters()
15
16 #Parametros de Reinzel (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
17     self.Vmh=-33.0; self.am=0.055;
18     self.Vwh=-55.0; self.aw=0.045;
19     self.s=1.3; self.lamb=0.2;
20     self.mp=3; self.wp=4; #exponentes
21
22 #Parametros de HH (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
23     self.cm=1.0; #microF/cm**2
24     self.Vna=55.0; self.Vk=-72.0; self.Vl=-49.4; #mV
25     self.gna=120.0; self.gk=36.0; self.gl = 0.3; #mmho/cm**2 (mho=1/ohm)
26
27 #Estimulo (I)
28     self.I=0.0 #microA
29     return
30
31     def updateParameters(self):
32         self.sampTimes=sci.arange(self.tmin,self.tmax,self.tstep); #Arreglo de tiempo ←
33             para la solucion numerica
34         return
35
36     def infi(self,v,v0,a):
37         return 1.0/(1.0+sci.exp((v-v0)*(-2.0*a)))
38
39     def tau(self,v,lamb,Vwh,aw):
40         return 1.0/(lamb*sci.exp((v-Vwh)*aw)+lamb*sci.exp((v-Vwh)*(-aw)))
41
42     def HH2D(self,Z,t):
43         V,W=Z
44         tauV = self.tau(v=V,lamb=self.lamb,Vwh=self.Vwh,aw=self.aw)
45         Winf = self.infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)
46         minf = self.infi(v=V,v0=self.Vmh,a=self.am)
47         dv =(self.I-self.gna*(1.0-W)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)-self.gk*((W/self.s)**←
48             self.wp)*(V-self.Vk)-self.gl*(V-self.Vl))/self.cm
49         dw =(Winf-W)/tauV
50         return dv, dw
51
52 #####clase simbolica
53
54 class symmembrane():
55     sci.exp=exp
56
57     def __init__(self,nrntype):
58 #Variables
59     self.V = symbols('V')
60     self.W = symbols('W')
61
62 #Parametros de Reinzel (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
63     self.Vmh = Symbol('Vmh'); self.am= Symbol('am');
64     self.Vwh = Symbol('Vwh'); self.aw= Symbol('aw');
65     self.s= Symbol('s'); self.lamb = Symbol('lamb');
66     self.mp= Symbol('mp'); self.wp= Symbol('wp'); #exponentes
67
68 #Parametros de HH (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
69     self.cm = Symbol('cm'); #microF/cm**2
70     self.Vna= Symbol('Vna'); self.Vk= Symbol('Vk'); self.Vl= Symbol('Vl'); #mV
71     self.gna= Symbol('gna'); self.gk= Symbol('gk'); self.gl = Symbol('gl'); #mmho/cm**2 ←
72         (mho=1/ohm)
73
74 #Estimulo (I)
75     self.I= Symbol('I') #microA
76
77 #funciones simbolicas
78     self.minf = Function('minf')
79     self.Winf = Function('Winf')
80     self.tau1 = Function('tau1')
81     self.Ew=Function('Ew')
82     self.Em=Function('Em')
83 #diccionarios
84     self.func={self.infi(self.V,self.Vmh,self.am):self.minf(self.V),self.infi(self.V,←
85         self.Vwh,self.aw):self.Winf(self.V),1/self.tau(self.V,self.lamb,self.Vwh,self.aw←
86         ):1/self.tau1(self.V),-1/self.tau(self.V,self.lamb,self.Vwh,self.aw):-1/self.←
87         tau1(self.V),exp(-2.0*self.aw*(self.V - self.Vwh)):self.Ew(self.V),exp(-2.0*self←

```

```

        .am*(self.V - self.Vmh)):self.Em(self.V)}
85
86 self.func1={self.infi(self.V,self.Vmh,self.am):self.minf(self.V),self.infi(self.V,↵
self.Vwh,self.aw):self.Winf(self.V),exp(-2.0*self.aw*(self.V - self.Vwh)):self.↵
Ew(self.V),exp(-2.0*self.am*(self.V - self.Vmh)):self.Em(self.V)}
87
88 self.funcinv={self.minf(self.V):self.infi(self.V,self.Vmh,self.am),self.Winf(self.V)↵
:self.infi(self.V,self.Vwh,self.aw)}
89
90 self.valores={self.Vmh:nrntype.Vmh,self.am:nrntype.am,self.Vwh:nrntype.Vwh,self.aw:↵
nrntype.aw,self.s:nrntype.s,self.lamb:nrntype.lamb,self.mp:nrntype.mp,self.wp:↵
nrntype.wp,self.cm:nrntype.cm,self.Vna:nrntype.Vna,self.Vk:nrntype.Vk,self.Vl:↵
nrntype.Vl,self.gna:nrntype.gna,self.gk:nrntype.gk,self.gl:nrntype.gl,self.I:↵
nrntype.I}
91 return
92
93 def infi(self,v,v0,a):
94 return 1.0/(1.0+sci.exp((v-v0)*(-2.0*a)))
95
96
97 def tau(self,v,lamb,Vwh,aw):
98 return 1.0/(lamb*sci.exp((v-Vwh)*aw)+lamb*sci.exp((v-Vwh)*(-aw)))
99
100
101 def HH2D(self,Z,t):
102 V,W=Z
103 tauV = self.tau(v=V,lamb=self.lamb,Vwh=self.Vwh,aw=self.aw)
104 Winf = self.infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)
105 minf = self.infi(v=V,v0=self.Vmh,a=self.am)
106 dv =(self.I-self.gna*(1.0-W)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)-self.gk*((W/self.s)**↵
self.wp)*(V-self.Vk)-self.gl*(V-self.Vl))/self.cm
107 dw =(Winf-W)/tauV
108 return dv, dw
109
110 def W0(self,V):
111 W0=self.infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)
112 return W0

```

```

1 from __future__ import division
2 from sympy import *
3 import scipy as sci
4 sci.test('all') #force included all de sci functions
5 from numpy import arange
6 from sympy import latex
7 import numpy as np
8 import pylab as gr
9 import matplotlib.cm as cm
10 import matplotlib as mpl
11 import scipy.optimize as op
12
13 #HHReinzel model
14
15
16
17 class membrane():
18     def __init__(self):
19         self.tmin=0.0; self.tmax=100.0; self.tstep=1e-3
20         self.CI=[-60.0,.3893] #condiciones iniciales
21         self.updateParameters()
22
23 #Parametros de Reinzel (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
24 self.Vmh=-33.0; self.am=0.055;
25 self.Vwh=-55.0; self.aw=0.045;
26 self.s=1.3; self.lamb=0.2;
27 self.mp=3; self.wp=4; #exponentes
28
29 #Parametros de HH (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
30 self.cm=1.0; #microF/cm**2
31 self.Vna=55.0; self.Vk=-72.0; self.Vl=-49.4; #mV
32 self.gna=120.0; self.gk=36.0; self.gl = 0.3; #mmho/cm**2 (mho=1/ohm)
33
34 #Estimulo (I)
35 self.I=0.0 #microA
36 return
37
38 def updateParameters(self):

```

```

39 self.sampTimes=sci.arange(self.tmin,self.tmax,self.tstep); #Arreglo de tiempo ←
    para la solucion numerica
40 return
41
42 def infi(self,v,v0,a):
43     return 1.0/(1.0+sci.exp((v-v0)*(-2.0*a)))
44
45 def tau(self,v,lamb,Vwh,aw):
46     return 1.0/(lamb*sci.exp((v-Vwh)*aw)+lamb*sci.exp((v-Vwh)*(-aw)))
47
48 def HH2D(self,Z,t):
49     V,W=Z
50     tauV = self.tau(v=V,lamb=self.lamb,Vwh=self.Vwh,aw=self.aw)
51     Winf = self.infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)
52     minf = self.infi(v=V,v0=self.Vmh,a=self.am)
53     dv =(self.I-self.gna*(1.0-W)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)-self.gk*((W/self.s)**←
        self.wp)*(V-self.Vk)-self.gl*(V-self.Vl))/self.cm
54     dw =(Winf-W)/tauV
55     return dv, dw
56
57 def f0(self,V,t):
58     Winf = self.infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)
59     minf = self.infi(v=V,v0=self.Vmh,a=self.am)
60     f0+=self.gna*(1.0-Winf)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)+self.gk*((Winf/self.s)**←
        self.wp)*(V-self.Vk)+self.gl*(V-self.Vl)
61     return f0

```

## B.1. Código usado para el capítulo 2

El código para demostrar que la ecuación (3.6) que es  $\frac{df_0}{dV}$  es positiva en el intervalo  $[V_0V_1]$

```

1 from membrane import *
2
3 nrn1=membrane()
4 nrn=symmembrane(nrn1)
5 #f_{0}
6
7 Pfijos=nrn.HH2D([nrn.V,nrn.W0(nrn.V)],0.0)[0]
8 f_0=-Pfijos.subs({nrn.I:0.0,nrn.cm:1.0})
9 df_0dV=diff(f_0,nrn.V)
10
11 #Encontrar los valores minimo de df_{0} en cada intervalo [Vi,Vi+1]
12
13 df_0dVred=df_0dV.subs(nrn.func) #df_0dV reducido al maximo (con las substituciones de ←
    Winf, Ew, etc)
14 df_0dVrednum=df_0dVred.subs(nrn.valores) #reducido pero las constantes son valores ←
    numericos
15 x=Symbol('x')
16 y=Symbol('y')
17
18 #Se aplican los lemas 3.0.1 y 3.0.2
19 gred1=0.3 + 120.0*nrn.minf(x)**3*(1.0 - nrn.Winf(y)) + 4.53765624452925*nrn.Winf(y)←
    **5*(72.0 + x)*nrn.Ew(x) + 10.8*nrn.Winf(x)**2*nrn.minf(x)**3*(55.0 - y)*nrn.Ew(y) +←
    39.6*nrn.minf(y)**4*(1.0 - nrn.Winf(x))*(-55.0 + x)*nrn.Em(x) + 12.6046006792479*←
    nrn.Winf(x)**4
20
21 gred2=0.3 + 120.0*nrn.minf(x)**3*(1.0 - nrn.Winf(y)) + 4.53765624452925*nrn.Winf(x)←
    **5*(72.0 + x)*nrn.Ew(y) + 10.8*nrn.Winf(x)**2*nrn.minf(x)**3*(55.0 - y)*nrn.Ew(y) +←
    39.6*nrn.minf(y)**4*(1.0 - nrn.Winf(x))*(-55.0 + x)*nrn.Em(x) + 12.6046006792479*←
    nrn.Winf(x)**4
22
23 xyfuncinv={nrn.minf(x):nrn.infi(x,nrn1.Vmh,nrn1.am),nrn.Winf(x):nrn.infi(x,nrn1.Vwh,nrn1←
    .aw),nrn.minf(y):nrn.infi(y,nrn1.Vmh,nrn1.am),nrn.Winf(y):nrn.infi(y,nrn1.Vwh,nrn1.←
    aw),nrn.Ew(x):exp(-2.0*nrn1.aw*(x - nrn1.Vwh)),nrn.Em(x):exp(-2.0*nrn1.am*(x - ←
    Vmh)),nrn.Ew(y):exp(-2.0*nrn1.aw*(y - nrn1.Vwh)),nrn.Em(y):exp(-2.0*nrn1.am*(y - ←
    nrn1.Vmh))}
24
25 g1=gred1.subs(xyfuncinv)
26 g2=gred2.subs(xyfuncinv)
27 gnum1=lambdify((x,y),g1)
28 gnum2=lambdify((x,y),g2)
29
30 V1=sci.arange(-100,-71.9999,.001)

```

```

31 V2=sci.arange(-72,-9.9999,.001)
32 Vmin1=sci.empty(len(V1)-1)
33 Vmin2=sci.empty(len(V2)-1)
34
35 for i in range(0,len(Vmin1)):
36     Vmin1[i]=gnum1(V1[i],V1[i+1]) #Vmin[i]<df_0/dV para todo V en [V[i],V[i+1]]
37
38 for i in range(0,len(Vmin2)):
39     Vmin2[i]=gnum2(V2[i],V2[i+1]) #Vmin[i]<df_0/dV para todo V en [V[i],V[i
40
41 m1=min(Vmin1)           #si min(Vmin)>0 entonces df_0/dV>0 para todo v en [-100,-9]
42 m2=min(Vmin2)
43
44 m=min([m1,m2])

```

El siguiente código es el usado para calcular simbólicamente el jacobiano de (3.1) y para obtener el signo de la traza de este jacobiano  $\Gamma(V, W_\infty(V))$  con  $V \in [V_0, V_1]$

```

1  from membrane import *
2
3  nrn1=membrane()
4  nrn=symmembrane(nrn1)
5
6  #####JACBIANO#####
7
8  K=nrn.HH2D([nrn.V,nrn.W],0.0)
9  X = Matrix([K[0], K[1]])
10 Y = Matrix([nrn.V, nrn.W])
11 K1=X.jacobian(Y)
12
13 #tau es la traza del jacobiano
14
15 K2=K1.subs(nrn.func1)
16 K2=K2.subs(nrn.W,nrn.Winf(nrn.V))
17 taufase2=K2[0,0]+K2[1,1]
18 taufasenum=taufase2.subs(nrn.valores)
19
20
21 x=Symbol('x')
22 y=Symbol('y')
23
24 #Encontrar los valores minimo y maximos de tau en cada intervalo [Vi,Vi+1]
25 #-0.3 - 120.0*minf(V)**3*(1.0 - Winf(V)) + 39.6*minf(V)**4*(1.0 - Winf(V))*(55.0 - V)*Em←
(V) - 12.6046006792479*Winf(V)**4 - 0.2*Ew(V)**0.5 - 0.2*Ew(V)**-0.5
26
27 #####
28
29 #minimo x<y
30 gtaured = -0.3 + (-120.0*nrn.minf(y)**3)*(1.0 - nrn.Winf(x)) + 39.6*nrn.minf(x)**4*(1.0 ←
- nrn.Winf(y))*(55.0 - y)*nrn.Em(y) + (-12.6046006792479*nrn.Winf(y)**4) \
31 + (-0.2*nrn.Ew(x)**0.5) + (-0.2*nrn.Ew(y)**-0.5)
32
33 #Si [x,y] entonces g(x,y) es menor que g(v,v) para todo v en [x,y]
34 #si [y,x] entonces g(x,y) es magor que g(v,v) para tod v en [y,x]
35
36 #Diccionario que sistiyuye al as funciones Winf, minf Ew, y Em por su forma funcional
37 xyfuncinv={nrn.minf(x):nrn.infi(x,nrn1.Vmh,nrn1.am),nrn.Winf(x):nrn.infi(x,nrn1.Vwh,nrn1.←
.aw),nrn.minf(y):nrn.infi(y,nrn1.Vmh,nrn1.am),nrn.Winf(y):nrn.infi(y,nrn1.Vwh,nrn1.←
aw),nrn.Ew(x):exp(-2.0*nrn1.aw*(x - nrn1.Vwh)),nrn.Em(x):exp(-2.0*nrn1.am*(x - nrn1.←
Vmh)),nrn.Ew(y):exp(-2.0*nrn1.aw*(y - nrn1.Vwh)),nrn.Em(y):exp(-2.0*nrn1.am*(y - ←
nrn1.Vmh))}
38
39
40 gtau=gtaured.subs(xyfuncinv)
41
42
43 #####calculo de los minimos y maximops de tau en cad aintervalo [Vi,Vi+1]
44 gtaunum=lambdify((x,y),gtau)
45
46 V=sci.arange(-100,-9.9999,.001)
47
48 taumin=sci.empty(len(V)-1)
49 taumax=sci.empty(len(V)-1)
50
51
52 for i in range(0,len(taumin)):

```

```

53 taumin[i]=gtaunum(V[i],V[i+1]) #Vmin[i]<tau(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
54
55 for i in range(0,len(taumax)):
56 taumax[i]=gtaunum(V[i+1],V[i]) #Vmax[i]>tau(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
57
58 #####Calculo en que puntos taumax Y taumin cambian de signos , recuerde que taumin[i] es ←
59 el minimo de tau en el intervalo [V[i],V[i+1]]
60 tauminsgn=[]
61 taumaxsgn=[]
62
63 for i in range(0,len(taumin)-1):
64 if np.sign(taumin[i]) != np.sign(taumin[i+1]):
65 tauminsgn.append(i)
66 if np.sign(taumax[i]) != np.sign(taumax[i+1]):
67 taumaxsgn.append(i)
68
69
70 #taumaxsgn[i] es tal que taumax[taumaxsgn[i]]<0 y taumax[taumaxsgn[i]+1]>0
71 #tauminsgn[i] es tal que taumin[tauminsgn[i]]<0 y taumin[tauminsgn[i]+1]>0
72
73 #si taumax1 es negativo como tau(V)<taumax1 para todo V en [V[0],V[taumaxsgn[0]+1]] ←
74 entonces tau es negativo en ese intervalo.
75 taumax1=-max(taumax[0:taumaxsgn[0]+1]) # el arreglo taumax[0:taumaxsgn[0]+1] va de taumax←
76 [0] a taumax[taumaxsgn[0]]
77 taumax2=-max(taumax[taumaxsgn[1]+1:len(taumax)-1])#si taumax2 es negativo entonces tau(V)<←
78 taumax2 es negativo para V en [V[taumaxsgn[1]+1],V[1]]
79
80 #si taumin1 es positivo como tau(V)>taumin1 para todo V en [V[tauminsgn[0]+1],V[←
81 tauminsgn[1]] entonces tau es positivo en ese intervalo.
82 taumin1=min(taumin[tauminsgn[0]+1:tauminsgn[1]+1])
83
84 #el arreglo va hasta tauminsgn[1] pero para esto la sintaxis es taumin[tauminsgn[0]+1:←
85 tauminsgn[1]+1], sin embargo el intervalo donde tau es positiva es [V[tauminsgn←
86 [0]+1],V[tauminsgn[1]+1] pues taumin(tauminsgn[1]) es el minimo en el intervalo [V[←
87 tauminsgn[1]],V[tauminsgn[1]+1]]
88
89 #entonces tau es negativa en [V[0],V[taumaxsgn[0]+1]]= [V[0],V[47589]]= [-100,-52.411]
90 # tau es positiva en [V[tauminsgn[0]+1],V[tauminsgn[1]+1]]= [V[47594],V[←
91 [78757]]=[ -52.407,-21.243]
92 # tau es negativa en [V[taumaxsgn[1]+1],V[90000]] = [V[78760],V[←
93 [90000]]=[ -21.240,-10]

```

El siguiente código es el usado para calcular el signo del determinante y del discriminante del polinomio caracteriztico del jacobiano de (3.2) con  $V \in [V_0, V_1]$ .

```

1 from membrane import *
2
3 nrn1=membrane()
4 nrn=symmembrae(nrn1)
5
6 x=Symbol('x')
7 y=Symbol('y')
8
9 #####TAU#####
10 #minimo x<y
11 gtaured = -0.3 + (-120.0*nrn.minf(y)**3)*(1.0 - nrn.Winf(x)) + 39.6*nrn.minf(x)**4*(1.0 ←
12 - nrn.Winf(y))*(55.0 - y)*nrn.Em(y) + (-12.6046006792479*nrn.Winf(y)**4) \
13 + (-0.2*nrn.Ew(x)**0.5) + (-0.2*nrn.Ew(y)**-0.5)
14
15 #Si [x,y] entonces g(x,y) es menor que g(v,v) para todo v en [x,y]
16 #si [y,x] entonces g(x,y) es magor que g(v,v) para tod v en [y,x]
17
18 #####DELTA#####
19
20 #gdell V em v0,-72 entopnce 72+v es negativo
21
22 gdelred1= \
23 (0.2*nrn.Ew(x)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(y)**-0.5)*39.6*nrn.minf(y)**4*(1.0 - nrn.Winf(x))←
24 *(-55.0 + x)*nrn.Em(x) \
25 + (0.2*nrn.Ew(y)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(x)**-0.5)*(0.3 + 120.0*nrn.minf(x)**3*(1.0 - nrn.Winf←
26 (y) + 12.6046006792479*nrn.Winf(x)**4) \
27 + (0.2*nrn.Ew(y)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(x)**-0.5)*(0.09*nrn.Winf(x)**2)*(120.0*nrn.minf(x)←
28 **3*(55.0 - y))*nrn.Ew(y) \

```

```

26 + (0.2*nrn.Ew(x)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(y)**-0.5)*(0.09*nrn.Winf(y)**2)*50.4184027169917*nrn.←
    Winf(y)**3*(72.0 + x)*nrn.Ew(x)
27
28 #gdel2 V em -72,V1 entopnce 72+V es positivo
29
30 gdelred2= \
31 (0.2*nrn.Ew(x)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(y)**-0.5)*39.6*nrn.minf(y)**4*(1.0 - nrn.Winf(x))←
    *(-55.0 + x)*nrn.Em(x) \
32 + (0.2*nrn.Ew(y)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(x)**-0.5)*(0.3 + 120.0*nrn.minf(x)**3*(1.0 - nrn.Winf←
    (y)) + 12.6046006792479*nrn.Winf(x)**4) \
33 + (0.2*nrn.Ew(y)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(x)**-0.5)*(0.09*nrn.Winf(x)**2)*(120.0*nrn.minf(x)←
    **3*(55.0 - y))*nrn.Ew(y) \
34 + (0.2*nrn.Ew(y)**0.5 + 0.2*nrn.Ew(x)**-0.5)*(0.09*nrn.Winf(x)**2)*50.4184027169917*nrn.←
    Winf(x)**3*(72.0 + x)*nrn.Ew(y)
35
36 #####
37
38 #DIccionario que sistiyue A LAS FUNCIONES Winf, minf Ew, y Em por su forma funcional
39 xyfuncinv={nrn.minf(x):nrn.infi(x,nrn1.Vmh,nrn1.am),nrn.Winf(x):nrn.infi(x,nrn1.Vwh,nrn1.←
    .aw),nrn.minf(y):nrn.infi(y,nrn1.Vmh,nrn1.am),nrn.Winf(y):nrn.infi(y,nrn1.Vwh,nrn1.←
    aw),nrn.Ew(x):exp(-2.0*nrn1.aw*(x - nrn1.Vwh)),nrn.Em(x):exp(-2.0*nrn1.am*(x - nrn1.←
    Vmh)),nrn.Ew(y):exp(-2.0*nrn1.aw*(y - nrn1.Vwh)),nrn.Em(y):exp(-2.0*nrn1.am*(y - ←
    nrn1.Vmh))}
40 ##LO tengo que cambiar a la calse symmebrane#
41
42 #####
43
44 gtau=gtaured.subs(xyfuncinv)
45 gtaunum=lambdify((x,y),gtau)
46
47 gdel1=gdelred1.subs(xyfuncinv)
48 gdel2=gdelred2.subs(xyfuncinv)
49 gdelnum1=lambdify((x,y),gdel1)
50 gdelnum2=lambdify((x,y),gdel2)
51
52 #####
53
54 ####calculo de los minimos y maximops de tau en cad aintervalo [Vi,Vi+1]
55
56 V=sci.arange(-100,-9.9999,.001)
57
58 taumin=sci.empty(len(V)-1)
59 taumax=sci.empty(len(V)-1)
60
61
62 for i in range(0,len(taumin)):
63     taumin[i]=gtaunum(V[i],V[i+1]) #Vmin[i]<tau(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
64
65 for i in range(0,len(taumax)):
66     taumax[i]=gtaunum(V[i+1],V[i]) #Vmax[i]>tau(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
67
68 tauminsgn=[]
69 taumaxsgn=[]
70
71 for i in range(0,len(taumin)-1):
72     if np.sign(taumin[i]) != np.sign(taumin[i+1]):
73         tauminsgn.append(i)
74     if np.sign(taumax[i]) != np.sign(taumax[i+1]):
75         taumaxsgn.append(i)
76
77 ####calculo de los minimos y maximops de delta en cad aintervalo [Vi,Vi+1]
78
79
80 delmin=sci.empty(len(V)-1)
81
82
83
84 for i in range(0,len(delmin)):
85     if V[i+1] <= -72.0:
86         delmin[i]=gdelnum1(V[i],V[i+1]) #delmin[i]<delta(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
87     elif V[i+1] > -72.0:
88         delmin[i]=gdelnum2(V[i],V[i+1]) #delmin[i]<delta(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
89
90
91 delmax=sci.empty(len(V)-1)
92
93
94 for i in range(0,len(delmax)):
95     if V[i+1] <= -72.0:

```

```

96     delmax[i]=gdelnum1(V[i+1],V[i]) #delmax[i]>delta(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
97     elif V[i+1] > -72.0:
98         delmax[i]=gdelnum2(V[i+1],V[i]) #delmax[i]>delta(V) para todo V en [V[i],V[i+1]]
99
100 #####Obtener max y min de tau**2
101
102 taucquadmax=sci.empty(len(V)-1)
103 taucquadmin=sci.empty(len(V)-1)
104
105
106 for i in range(0,len(taucquadmax)):
107     if i >= 0 and i <= taumaxsgn[0]: #cuando tau es negativo tau**2<(min tau)**2 en [V[i<-
108         ],V[i+1]]
109         taucquadmax[i]=(taumin[i])**2
110     elif i > taumaxsgn[0] and i <= tauminsgn[0]: #cuando no se sabe si tau es positivo o<-
111         negativo tau**2>0
112         taucquadmax[i]=0.0
113     elif i > tauminsgn[0] and i <= tauminsgn[1]: #caundo tau es positiva tau**2<(max tau<-
114         )**2 en [V[i],V[i+1]]
115         taucquadmax[i]=(taumax[i])**2
116     elif i > tauminsgn[1] and i <= taumaxsgn[1]: #cuando no se sabe si tau es positivo <-
117         o negativo tau**2>0
118         taucquadmax[i]=0.0
119     elif i > taumaxsgn[1] and i <= len(taucquadmin)-1:#cuando tau es negativo tau**2<(min<-
120         tau)**2 en [V[i],V[i+1]]
121         taucquadmax[i]=(taumin[i])**2
122
123 for i in range(0,len(taucquadmin)):
124     if i >= 0 and i <= taumaxsgn[0]: #cuando tau es negativo tau**2>(max tau)**2 en [V[i<-
125         ],V[i+1]]
126         taucquadmin[i]=(taumax[i])**2
127     elif i > taumaxsgn[0] and i <= tauminsgn[0]: #cuando no se sabe si tau es positivo o<-
128         negativo tau**2>0
129         taucquadmin[i]=0.0
130     elif i > tauminsgn[0] and i <= tauminsgn[1]: #caundo tau es positiva tau**2>(min tau<-
131         )**2 en [V[i],V[i+1]]
132         taucquadmin[i]=(taumin[i])**2
133     elif i > tauminsgn[1] and i <= taumaxsgn[1]: #cuando no se sabe si tau es positivo <-
134         o negativo tau**2>0
135         taucquadmin[i]=0.0
136     elif i > taumaxsgn[1] and i <= len(taucquadmin)-1:#cuando tau es negativo tau**2>(max<-
137         tau)**2 en [V[i],V[i+1]]
138         taucquadmin[i]=(taumax[i])**2
139
140 #####obtener min y max de tau**2-4*del
141
142 tau2men4delmin=sci.empty(len(V)-1)
143 tau2men4delmax=sci.empty(len(V)-1)
144
145 for i in range(0,len(tau2men4delmin)):
146     tau2men4delmin[i]=taucquadmin[i]-4.*delmax[i]
147
148 for i in range(0,len(tau2men4delmax)):
149     tau2men4delmax[i]=taucquadmax[i]-4.*delmin[i]
150
151 #####Calculo en que puntos tau2men4delmin Y tau2men4delmax cambian de signos, recuerde <-
152     que tau2men4delmin[i] es el minimo de tau**2-4*del en el intervalo [V[i],V[i+1]]
153
154 tau2men4delminsgn=[]
155 tau2men4delmaxsgn=[]
156
157 for i in range(0,len(tau2men4delmin)-1):
158     if np.sign(tau2men4delmin[i]) != np.sign(tau2men4delmin[i+1]):
159         tau2men4delminsgn.append(i)
160     if np.sign(tau2men4delmax[i]) != np.sign(tau2men4delmax[i+1]):
161         tau2men4delmaxsgn.append(i)
162
163 #si tau2men4delmin1 es positivo como tau**2-4*del(V)>tau2men4delmin1 para todo V en [V<-
164     [0],V[tau2med4delminsgn[0]] entonces tau**2-4*del es positivo en ese intervalo.
165 tau2men4delmin1=min(tau2men4delmin[0:tau2men4delminsgn[0]+1])

```

## Error numérico

En el capítulo 2 en la ecuación 3.5 se dice que el error numérico  $e$  es:

$$|e| < 1 \times 10^{-5}. \quad (2.1)$$

Efectivamente, los cálculos efectuados son de doble precisión por lo que el error por una operación aritmética es:

$$x \bullet y = (x \circ y)(1 + z) \quad (2.2)$$

donde  $x \bullet y$  es el valor real de la operación entre  $x$  y  $y$ ,  $(x \circ y)$  es el valor numérico de la operación entre  $x$  y  $y$ .  $|z| < \epsilon_m$  con  $\epsilon_m$  el "epsilon de la máquina". Como el cálculo es de doble precisión  $\epsilon_m$  cumple:

$$\epsilon_m = 2.22e - 16 \quad (2.3)$$

(Python Software Foundation, 2013).

Esto implica que si se hacen un millón de operaciones se tiene que:

$$x_1 \bullet x_2 \cdots \bullet x_{1x10^6} = (x_1 \circ x_2 \cdots \circ x_{1x10^6})(1 + z)^{1x10^6} \quad (2.4)$$

$$< (x_1 \circ x_2 \cdots \circ x_{1x10^6})(1 + \epsilon_m)^{1x10^6} \quad (2.5)$$

Lo que implica que el cálculo numérico conserva ocho cifras significativa.

Los cálculos de la proposición 3.1.1 y 3.3.1 y de los lemas 3.3.1 y 3.3.2 se basan simplemente en evaluar las funciones  $df_0/dV$ ,  $\Gamma(V, W_\infty(V))$  y  $\Delta(V, W_\infty(V))$  en ciertos puntos. Dado que estas funciones no se componen de mas de 100 operaciones aritméticas, se concluye que efectivamente el error numérico cumple (2.1).

## B.2. Código usado para el capítulo 3

Código de las figuras de plano fase que se encuentran en el capítulo 3. Los parámetros  $I$  y los valores iniciales se piden en tiempo de ejecución al usuario,

```

1 from membrane1 import *
2
3 nrn1=membrane()
4
5 #Parametros del tiempo usado
6 nrn1.tstep=.0001
7 nrn1.tmax=100
8 nrn1.updateParameters()
9
10 #Interfas para uqe el usartion introduzca los calores de I y los valores iniciales ←
    deseados
11 x=0
12
13 while x!=1 and x!=2:
14     print '1 si va a intoruducir el estimulo I'
15     print '2 si va a intoriducir el valor de V del punto fijo'
16     x=input(' ')
17
18 if x==1:
19     nrn1.I=input('introduzca el valor de I \n')
20     def RdVdt0(v):
21         RdVdt0=nrn1.HH2D(Z=[v, nrn1.infi(v=v, v0=nrn1.Vwh, a=nrn1.aw)], t=0.0)[0]
22         return RdVdt0
23     Vfijo=op.brentq(RdVdt0, -100.,60.)
24     Wfijo=nrn1.infi(v=Vfijo, v0=nrn1.Vwh, a=nrn1.aw)
25     print 'El punto fijo es: \n'
26     print '(%f,%f)' %(Vfijo, Wfijo)
27 elif x==2:
28     Vfijo=input('introduzca el valor de V \n')

```



```

29 Wfijo=nrn1.infi(v=Vfijo,v0=nrn1.Vwh,a=nrn1.aw)
30 nrn1.I=nrn1.f0(Vfijo,0.0)
31 print 'El punto fijo es: \n'
32 print '(%f,%f)' %(Vfijo,Wfijo)
33 print 'Y la corriente correspondiente a este punto fijo es: \n'
34 print '%f' %nrn1.I
35
36
37 y=0
38
39 while y!=1 and y!=2:
40     print '1 si va a cambiar el valor inicial [V,W]'
41     print '2 si no desea cambiar el valor inicial [-60.0,.3893], que es el punto fijo ←
42     cuando I=0'
43     y=input(' ')
44
45 if y==1:
46     nrn1.CI=input('introduzca el valor inicial \n')
47
48 #Define el color de las flechas del campo vectorial
49 my_cmap = mpl.colors.LinearSegmentedColormap.from_list('mycolors',['blue','red'])
50 cm.register_cmap(name='my',cmap=my_cmap)
51 d=cm.get_cmap('my')
52
53 z=1
54 if z==0:
55
56     xrange = np.linspace(Vfijo-10., Vfijo+10.,30)
57     yrange = np.linspace(Wfijo-.04, Wfijo+.04,30)
58     V, W = np.meshgrid(xrange,yrange)
59     Cvect = nrn1.HH2D(Z=[V,W],t=0.0) #campo vectorial
60
61     CvectNorm1, CvectNorm2= nrn1.HH2D(Z=[V,W],t=0.0) #campo vectorial a normalizar
62     Norma = np.hypot(CvectNorm1, CvectNorm2)
63     Norma[ Norma == 0] = 1. #Si Norma es 0 lo deja como 1 para en el siguiente paso al ←
64     normalizar no haya problema
65     CvectNorm1/=Norma
66     CvectNorm2/=Norma
67
68 else:
69     ###dibuja el campo vectorial
70
71     xrange = np.linspace(-100.0, 60.0, 30)
72     yrange = np.linspace(0.0, 1.00,30)
73     V, W = np.meshgrid(xrange,yrange)
74     Cvect = nrn1.HH2D(Z=[V,W],t=0.0) #campo vectorial
75
76     CvectNorm1, CvectNorm2= nrn1.HH2D(Z=[V,W],t=0.0) #campo vectorial a normalizar
77     Norma = np.hypot(CvectNorm1, CvectNorm2)
78     Norma[ Norma == 0] = 1. #Si Norma es 0 lo deja como 1 para en el siguiente paso al ←
79     normalizar no haya problema
80     CvectNorm1/=Norma
81     CvectNorm2/=Norma
82
83 #nulclinas
84
85 delta = 0.01
86 xrangenul = arange(-100.0, 60.0, delta)
87 yrangenul = arange(0.0, 1.01, delta)
88 Vnul, Wnul = np.meshgrid(xrangenul,yrangenul)
89 Knul=nrn1.HH2D(Z=[Vnul,Wnul],t=0.0)
90
91 #Orbitas
92
93 zorbit = sci.integrate.odeint(nrn1.HH2D, nrn1.CI, nrn1.sampTimes) #Funcion, Condiciones ←
94     Iniciales, Tiempo
95 #escupe V y W zorbit[:,0]=V, zorbit[:,1]=W
96
97 if z==5:
98     zorbit1 = sci.integrate.odeint(nrn1.HH2D,[-55.45,.56],nrn1.sampTimes)
99
100 #grafica
101
102 fig = gr.figure()
103 gr.ioff()
104 gr.xlabel('$mV$')
105 gr.ylabel('$W$')

```

```

104 gr.title('Plano fase con $I=%1f$' %nrn1.I)
105
106
107 gr.quiver(V, W, CvectNorm1,CvectNorm2, Norma, pivot='mid', angles='xy', cmap=d) #dibuja ←
    le campo vectorial
108 gr.contour(Vnul, Wnul, Knul[0],[0], colors='black', linewidths=1.5)#nulclina de V (Knul←
    [0])
109 gr.contour(Vnul, Wnul, Knul[1], [0], colors='Indigo', linewidths=1.5)#nulclina de W (Knul←
    [1])
110 gr.plot(zorbit[:,0], zorbit[:,1], lw=1.5, color='OrangeRed', label='($V_{0}$,$W_{0}$)=(%.f←
    , %.2f)' % ( nrn1.CI[0], nrn1.CI[1]))
111 if z==5:
112     gr.plot(zorbit1[:,0], zorbit1[:,1], lw=1.5, color='Blue', label='($V_{0}$,$W_{0}$)=(%.←
    f, %.2f)' % (-55.4, .56))
113 gr.legend()
114 gr.legend(bbox_to_anchor=(1.1, 1.05))
115
116
117
118 gr.ion()
119 gr.draw()

```

Ahora se presenta el código de las figuras que presentan varias soluciones como función del tiempo. Los valores de  $I$  se tienen que cambiar dentro del código.

```

1
2 from membrane1 import *
3
4 #Condicion inicial para W con V0=-60mV (es .3893)
5 #print infi(v=-60.0,v0=nrn.Vwh,a=nrn.aw),
6 #print nrn.gna*(1.0-.38)*(infi(v=-60.0,v0=nrn.Vmh,a=nrn.am)**nrn.mp)*(-60.0-nrn.Vna)-nrn←
    .gk*((.38/nrn.s)**nrn.wp)*(-60.0-nrn.Vk)-nrn.gl*(-60.0-nrn.Vl),
7 #
8
9 nrn = membrane()
10
11 #valores del parametro I
12 Imin=-10.0
13 Imax=-9.9
14 Istep=.1
15
16 Irange = sci.arange(Imin, Imax, Istep)
17 vorbits=list()
18 worbits=list()
19
20 #graficas y codigos de color
21
22 fig = gr.figure()
23 gr.ioff()
24 vaxis=fig.add_subplot(2,1,1)
25 waxis=fig.add_subplot(2,1,2)
26 plt.subplots_adjust(left=0.10, bottom=0.10, right=0.85, top=0.90, wspace=0.05)
27
28 my_cmap = mpl.colors.LinearSegmentedColormap.from_list('mycolors', ['blue', 'red'])
29 cm.register_cmap(name='my', cmap=my_cmap)
30 d=cm.get_cmap('my')
31
32 for n in range(0,len(Irange)):
33     nrn.I=Irange[n]
34     nrn.zorbit = sci.integrate.odeint(nrn.HH2D, nrn.CI, nrn.sampTimes) #Funcion, ←
        Condiciones Iniciales, Tiempo
35     vorbits.append(nrn.zorbit[:,0]) #agrega nrn.zorbit[:,0] al final en la lista vorbits
36     worbits.append(nrn.zorbit[:,1])
37     c=d(n/float(len(Irange)),1) #colores para cmap
38     vaxis.plot(nrn.sampTimes, vorbits[n], color=c)
39     waxis.plot(nrn.sampTimes, worbits[n], color=c)
40
41 #barra de color
42 s = plt.cm.ScalarMappable()
43 s.set_clim(Imin, Imax)
44 s.set_cmap(d)
45 s.set_array(Irange)
46 cax = fig.add_axes([0.9, 0.1, 0.03, 0.8])
47 fig.colorbar(s, cax=cax)
48
49 #titulos y ejes de la grafica

```

```

50 gr.suptitle('$V$ y $W$ con $I$ de $%.1f$ a $%.1f$ $\\mu$ $A$' % (Imin, Imax-.1))
51 vaxis.set_ylabel(r'$mV$')
52 waxis.set_ylabel(r'$W$')
53 waxis.set_xlabel(r'$ms$')
54 gr.ion()
55 gr.draw()
56 #gr.show()

```

Código de las últimas tres gráficas del capítulo 3, en donde el sistema ya no es autónomo. Aquí se usa una clase distinta a las del principio del capítulo pues se debe poner a  $I$  como función del tiempo. La nueva clase esta incluida en el código. Los parámetro de  $I$  también se cambian dentro del código. La primera parte del código general la gráfica del paso lento por Hopf (figura 4.18). La segunda parte del código general las figuras 4.17a y 4.17b.

```

1 import matplotlib.cm as cm
2 import scipy as sci
3 import pylab as gr
4 import matplotlib as mpl
5 import matplotlib.pyplot as plt
6 import numpy as np
7 from numpy import arange
8 import matplotlib.cm as cm
9 import matplotlib as mpl
10 import scipy.optimize as op
11 #from pylab import *
12 sci.test('all') #force included all de sci functions
13
14 ###CALSE
15
16 def infi(v,v0,a):
17     return 1.0/(1.0+sci.exp((v-v0)*(-2.0*a)))
18
19 def tau(v,lamb,Vwh,aw):
20     return 1.0/(lamb*sci.exp((v-Vwh)*aw)+lamb*sci.exp((v-Vwh)*(-aw)))
21
22
23 class membrane():
24     def __init__(self):
25         self.tmin=0.0; self.tmax=120.0; self.tstep=1e-3
26         self.CI=[-60.0,.3893] #condiciones iniciales
27         self.updateParameters()
28
29 #Parametros de Reinzel (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
30 self.Vmh=-33.0; self.am=0.055;
31     self.Vwh=-55.0; self.aw=0.045;
32     self.s=1.3; self.lamb=0.2;
33     self.mp=3; self.wp=4; #exponentes
34
35 #Parametros de HH (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
36 self.cm=1.0; #microF/cm**2
37 self.Vna=55.0; self.Vk=-72.0; self.Vl=-49.4; #mV
38 self.gna=120.0; self.gk=36.0; self.gl = 0.3; #mmho/cm**2 (mho=1/ohm)
39
40 #Estimulo (I)
41 self.mu=1.
42 self.Tgrande=1.0
43 self.I=0.
44     return
45
46 def updateParameters(self):
47     self.sampTimes=sci.arange(self.tmin,self.tmax,self.tstep); #Arreglo de tiempo ←
48     para la solucion numerica
49     return
50
51 def Ic(self,t):
52     if t<self.Tgrande:
53         Ic=self.mu*t
54     elif t>=self.Tgrande:
55         Ic=self.mu*self.Tgrande
56     return Ic
57
58 def HH2Dcte(self,Z,t):
59     V,W=Z
60     tauV = tau(v=V,lamb=self.lamb,Vwh=self.Vwh,aw=self.aw)

```

```

61 Winf = infi(v=V, v0=self.Vwh, a=self.aw)
62 minf = infi(v=V, v0=self.Vmh, a=self.am)
63 dv =(self.I-self.gna*(1.0-W)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)-self.gk*((W/self.s)**←
        self.wp)*(V-self.Vk)-self.gl*(V-self.Vl))/self.cm
64 dw =(Winf-W)/tauV
65 return dv, dw
66
67 def HH2D(self, Z, t):
68     V, W=Z
69     tauV = tau(v=V, lamb=self.lamb, Vwh=self.Vwh, aw=self.aw)
70     Winf = infi(v=V, v0=self.Vwh, a=self.aw)
71     minf = infi(v=V, v0=self.Vmh, a=self.am)
72     dv =(self.Ic(t)-self.gna*(1.0-W)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)-self.gk*((W/self.s)←
        **self.wp)*(V-self.Vk)-self.gl*(V-self.Vl))/self.cm
73     dw =(Winf-W)/tauV
74     return dv, dw
75
76 def W0(self, V):
77     W0=infi(v=V, v0=self.Vwh, a=self.aw)
78     return W0
79
80
81 nrn = membrane()
82
83 #####GRAFICA DE PASO LENTO POR HOPF
84
85 #Graficas y mapas de color
86
87 fig = gr.figure(0)
88 gr.ioff()
89 vaxis=fig.add_subplot(2,1,1)
90 waxis=fig.add_subplot(2,1,2)
91 plt.subplots_adjust(left=0.10, bottom=0.10, right=0.85, top=0.90, wspace=0.05)
92
93 #Parametros del estimulo
94
95 nrn.mu=.25
96 nrn.Tgrande=120.
97 nrn.I=10.
98
99 #Gerera las soluciones
100
101 nrn.zorbit = sci.integrate.odeint(nrn.HH2D, nrn.CI, nrn.sampTimes) #Funcion, Condiciones ←
        Iniciales, Tiempo
102 vorbits=(nrn.zorbit[:,0]) #agrega nrn.zorbit[:,0] al final en la lista vorbits
103 worbits=(nrn.zorbit[:,1])
104
105 nrn.zorbitcte = sci.integrate.odeint(nrn.HH2Dcte, nrn.CI, nrn.sampTimes) #Funcion, ←
        Condiciones Iniciales, Tiempo
106 vorbitscte=(nrn.zorbitcte[:,0]) #agrega nrn.zorbit[:,0] al final en la lista vorbits
107 worbitscte=(nrn.zorbitcte[:,1])
108
109 vaxis.plot(nrn.sampTimes, vorbits, color='red')
110 waxis.plot(nrn.sampTimes, worbits, color='red')
111
112 Vbif=sci.empty(len(nrn.sampTimes))
113 for i in range(0, len(Vbif)):
114     Vbif[i]=-52.4
115
116 #genera la grafica del estado quasi-estable
117
118 Isamp=sci.empty(len(nrn.sampTimes))
119 for i in range(0, len(nrn.sampTimes)):
120     Isamp[i]=nrn.Ic(nrn.sampTimes[i])
121
122
123 def RdVdt0(v):
124     RdVdt0=nrn.HH2Dcte(Z=[v, nrn.W0(v)], t=0.0)[0]
125     return RdVdt0
126
127 s2=sci.empty(len(nrn.sampTimes))
128 Wi=sci.empty(len(nrn.sampTimes))
129
130 for i in range(0, len(nrn.sampTimes)):
131     nrn.I=Isamp[i]
132     s2[i]=op.brentq(RdVdt0, -100., 60.)
133
134 for i in range(0, len(nrn.sampTimes)):
135     Wi[i]=nrn.W0(s2[i])

```

```

136
137 #Grafica
138
139 vaxis.plot(nrn.sampTimes,s2,'b—')
140 waxis.plot(nrn.sampTimes,Wi,'b—')
141 vaxis.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,-52.27),xytext=(60,-70),arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
142 waxis.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,.558),xytext=(60,.40),arrowprops=dict(arrowstyle=←
    '->'))
143
144
145 ##### GRAFICA DE PLANO FASE Y GRAFICAS DE V Y W VS T
146
147 xrange = np.linspace(-100.0, 60.0, 30)
148 yrange = np.linspace(0.0, 1.00,30)
149 V, W = np.meshgrid(xrange,yrange)
150 Cvect = nrn.HH2Dcte(Z=[V,W],t=0.0) #campo vectoria
151
152 CvectNorm1, CvectNorm2= nrn.HH2Dcte(Z=[V,W],t=0.0) #campo vectorial a normalizar
153 Norma = np.hypot(CvectNorm1, CvectNorm2)
154 Norma[ Norma == 0] = 1. #Si Norma es 0 lo deja como 1 para en el siguietne paso al ←
    normalizar no haya problema
155 CvectNorm1/=Norma
156 CvectNorm2/=Norma
157
158 #nulclinas
159
160 delta = 0.01
161 xrangenul = arange(-100.0, 60.0, delta)
162 yrangenul = arange(0.0, 1.01, delta)
163 Vnul, Wnul = np.meshgrid(xrangenul,yrangenul)
164 Knul=nrn.HH2Dcte(Z=[Vnul,Wnul],t=0.0)
165
166 vaxis.set_ylabel(r'$mV$')
167 waxis.set_ylabel(r'$WS$')
168 waxis.set_xlabel(r'$ms$')
169
170 #grafica del plano fase
171
172 my_cmap = mpl.colors.LinearSegmentedColormap.from_list('mycolors', ['blue', 'red'])
173 cm.register_cmap(name='my', cmap=my_cmap)
174 d=cm.get_cmap('my')
175
176 gr.draw()
177
178 fig1 = gr.figure(1)
179
180 gr.quiver(V, W, CvectNorm1,CvectNorm2, Norma, pivot='mid', angles='xy',cmap=d) #dibuja ←
    le campo vectorial
181 gr.contour(Vnul, Wnul, Knul[0],[0], colors='black',linewidths=1.5)#nulclina de V (Knul←
    [0])
182 gr.contour(Vnul, Wnul, Knul[1], [0], colors='Indigo',linewidths=1.5)#nulclina de W (Knul←
    [1])
183 gr.plot(nrn.zorbitcte[:,0], nrn.zorbitcte[:,1],lw=1.5,color='blue', label='($V_{0}$,$W_{←
    {0}$)=(%.f, %.2f)' %( nrn.CI[0], nrn.CI[1]))
184 gr.plot(nrn.zorbit[:,0], nrn.zorbit[:,1],lw=2.5,color='OrangeRed', label='($V_{0}$,$W_{←
    {0}$)=(%.f, %.2f)' %( nrn.CI[0], nrn.CI[1]))
185 gr.xlabel('$mV$')
186 gr.ylabel('$WS$')
187
188 gr.figure(1)
189 gr.ion()
190 gr.draw()
191 gr.show()

```

### B.3. Código usado para el capítulo 4

Código usado para las figuras del capítulo 4. Los parámetros de la función  $I(t)$  se cambian en el código. El resultado del código son arreglos que tienen la información a graficar, sin embargo el programa no grafica automáticamente. Las gráficas se hacen en otro código que se muestra después de éste.

```

1 import matplotlib.cm as cm
2 import scipy as sci
3 import pylab as gr
4 import matplotlib as mpl
5 import matplotlib.pyplot as plt
6 import numpy as np
7 from numpy import arange
8 import matplotlib.cm as cm
9 import matplotlib as mpl
10 import scipy.optimize as op
11 #from pylab import *
12 from scipy.interpolate import interp1d
13 sci.test('all') #force included all de sci functions
14
15 #CLASE
16
17 def infi(v,v0,a):
18     return 1.0/(1.0+sci.exp((v-v0)*(-2.0*a)))
19
20 def tau(v,lamb,Vwh,aw):
21     return 1.0/(lamb*sci.exp((v-Vwh)*aw)+lamb*sci.exp((v-Vwh)*(-aw)))
22
23
24 class membrane():
25     def __init__(self):
26         self.tmin=0.0; self.tmax=120.0; self.tstep=1e-3
27         self.CI=[-60.0,.3893] #condiciones iniciales
28         self.updateParameters()
29
30 #Parametros de Reinzel (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
31 self.Vmh=-33.0; self.am=0.055;
32     self.Vwh=-55.0; self.aw=0.045;
33     self.s=1.3; self.lamb=0.2;
34     self.mp=3; self.wp=4; #exponentes
35
36 #Parametros de HH (Articulo de: Av.Rom, Minamal Model)
37 self.cm=1.0; #microF/cm**2
38 self.Vna=55.0; self.Vk=-72.0; self.Vl=-49.4; #mV
39 self.gna=120.0; self.gk=36.0; self.gl = 0.3; #mmho/cm**2 (mho=1/ohm)
40
41 #Estimulo (I)
42 self.mu=1.;
43 self.Tgrande=1.0;
44 self.I=0.;
45 self.Istart=0.;
46     return
47
48 def updateParameters(self):
49     self.sampTimes=sci.arange(self.tmin,self.tmax,self.tstep); #Arreglo de tiempo ←
50     para la solucion numerica
51     return
52
53 def Ic(self,t):
54     Ic=self.mu*t+self.Istart
55     return Ic
56
57 def HH2Dcte(self,Z,t):
58     V,W=Z
59     tauV = tau(v=V,lamb=self.lamb,Vwh=self.Vwh,aw=self.aw)
60     Winf = infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)
61     minf = infi(v=V,v0=self.Vmh,a=self.am)
62     dv =(self.I-self.gna*(1.0-W)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)-self.gk*((W/self.s)**←
63         self.wp)*(V-self.Vk)-self.gl*(V-self.Vl))/self.cm
64     dw =(Winf-W)/tauV
65     return dv, dw
66
67 def HH2D(self,Z,t):
68     V,W=Z
69     tauV = tau(v=V,lamb=self.lamb,Vwh=self.Vwh,aw=self.aw)
70     Winf = infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)
71     minf = infi(v=V,v0=self.Vmh,a=self.am)
72     dv =(self.Ic(t)-self.gna*(1.0-W)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)-self.gk*((W/self.s←
73         **self.wp)*(V-self.Vk)-self.gl*(V-self.Vl))/self.cm
74     dw =(Winf-W)/tauV
75     return dv, dw
76
77 def W0(self,V):
78     W0=infi(v=V,v0=self.Vwh,a=self.aw)

```

```

77     return W0
78
79     def f0(self, V):
80         Winf = infi(v=V, v0=self.Vwh, a=self.aw)
81         minf = infi(v=V, v0=self.Vmh, a=self.am)
82         f0=self.gna*(1.0-Winf)*(minf**self.mp)*(V-self.Vna)+self.gk*((Winf/self.s)**←
            self.wp)*(V-self.Vk)+self.gl*(V-self.Vl)
83     return f0
84
85
86 gr.ion()
87
88 #####PARAMETROS DE I(t) y tiempo usado
89
90 nrn = membrane()
91 nrn.I=0.;
92 nrn.Istart=0.;
93 nrn.mu=1.;
94 nrn.tmin=0.0;
95 nrn.Tgrande=90.0;
96 nrn.tmax=90.0;
97 nrn.tstep=1e-3;
98 nrn.updateParameters()
99
100 #Inicializacion
101
102 mifunc = lambda v: nrn.I-nrn.f0(v)
103 vstar=sci.optimize.fsolve(mifunc, -60.0)[0] #fsolve regresa un arreglo, al ponerle [0] ←
            ya regresa un float
104 wstar = infi(vstar, nrn.Vwh, nrn.aw)
105 print vstar, wstar
106
107 print len(nrn.sampTimes)
108 orbita = sci.integrate.odeint(nrn.HH2D, (vstar, wstar), nrn.sampTimes)
109 orbitav2=orbita[:,0]
110 orbitaw2=orbita[:,1]
111
112 Icarreglo=sci.empty(len(nrn.sampTimes));
113 for i in range(0, len(nrn.sampTimes)):
114     Icarreglo[i] = nrn.Ic(nrn.sampTimes[i])
115
116 vs=sci.empty(len(nrn.sampTimes)); #obtiene los valores de V_*
117 for i in range(0, len(nrn.sampTimes)):
118     nrn.I = Icarreglo[i]
119     mifunc = lambda v: nrn.I-nrn.f0(v)
120     vs[i]=sci.optimize.fsolve(mifunc, orbitav2[-1])[0]
121
122 ws= infi(vs, nrn.Vwh, nrn.aw)
123
124 #Defino la funcion Y_*
125
126 V0 = lambda t: interp1d(nrn.sampTimes, vs)(t)
127 W0 = lambda t: interp1d(nrn.sampTimes, ws)(t)
128
129 #Jacobiano en funcion del tiempo
130
131 def Df11(V, W):
132     Df11 = (-nrn.gl-nrn.gna*(1/(1.0+sci.exp(-2.0*nrn.am*(V-nrn.Vmh))))**nrn.mp*(1.0-W) \
133         - nrn.gk*(W/nrn.s)**nrn.wp - 2.0*nrn.am*nrn.gna*nrn.mp*(1/(1.0 + sci.exp(-2.0*←
            nrn.am*(V - nrn.Vmh))))**nrn.mp*(1.0 - W)* \
134         (V - nrn.Vna)*sci.exp(-2.0*nrn.am*(V - nrn.Vmh))/(1.0 + sci.exp(-2.0*nrn.am*(V - nrn←
            .Vmh)))/nrn.cm
135     return Df11
136 def Df12(V, W):
137     Df12=(nrn.gna*(1/(1.0 + sci.exp(-2.0*nrn.am*(V - nrn.Vmh))))**nrn.mp*(V - nrn.Vna) ←
            nrn.gk*nrn.wp*(W/nrn.s)**(nrn.wp-1)*(V - nrn.Vk))/nrn.cm
138     return Df12
139
140 def Df21(V, W):
141     Df21=(-W + 1/(1.0 + sci.exp(-2.0*nrn.aw*(V - nrn.Vwh)))*(nrn.aw*nrn.lamb*sci.exp(←
            nrn.aw*(V - nrn.Vwh)) \
142         - nrn.aw*nrn.lamb*sci.exp(-nrn.aw*(V - nrn.Vwh)) + 2.0*nrn.aw*(nrn.lamb*sci.exp(nrn←
            .aw*(V - nrn.Vwh)) \
143         + nrn.lamb*sci.exp(-nrn.aw*(V - nrn.Vwh))*sci.exp(-2.0*nrn.aw*(V - nrn.Vwh))/(1.0 +←
            sci.exp(-2.0*nrn.aw*(V - nrn.Vwh))**2
144     return Df21
145
146 def Df22(V, W):
147     Df22=-nrn.lamb*sci.exp(nrn.aw*(V - nrn.Vwh)) - nrn.lamb*sci.exp(-nrn.aw*(V - nrn.Vwh)←

```

```

    ))
148     return Df22
149
150
151 #El lambdify no me grafica asi que voy a hacer un arreglo con los valores de Df110(t) ←
    para cad t en samtimes y definir otra funcion interpolando.
152
153 Df110=lambdify t: Df11(V0(t),W0(t))
154 Df120=lambdify t: Df12(V0(t),W0(t))
155 Df210=lambdify t: Df21(V0(t),W0(t))
156 Df220=lambdify t: Df22(V0(t),W0(t))
157
158
159 #Defina las inversas
160
161 detDf0= lambdify t: Df110(t)*Df220(t)-Df120(t)*Df210(t)
162 Df110inv=lambdify t: Df220(t)/detDf0(t)
163 Df120inv=lambdify t: -Df120(t)/detDf0(t)
164 Df210inv=lambdify t: -Df210(t)/detDf0(t)
165 Df220inv=lambdify t: Df110(t)/detDf0(t)
166
167 #La ecuacion a resolver (deltaY)
168
169 #dvs=sci.diff(vs)
170 #dx=sci.diff(nrn.sampTimes)
171 #dvs=dvs/dx
172 #xd=(nrn.sampTimes[1:]+nrn.sampTimes[:-1])/2.
173 #dV0 = lambdify t: interp1d(xd,dvs)(t)
174
175 #dws=sci.diff(ws)
176 #dws=dws/dx
177 #dW0 = lambdify t: interp1d(xd,dws)(t)
178
179
180 def deltadt(deltaZ,t):
181     deltaV,deltaW=deltaZ
182     ddeltaVdt = Df110(t)*deltaV+Df120(t)*deltaW+Df110inv(t)*nrn.mu
183     ddeltaWdt = Df210(t)*deltaV+Df220(t)*deltaW+Df210inv(t)*nrn.mu
184     return ddeltaVdt, ddeltaWdt
185
186 #Se resuelve (delta**2Y)
187
188 sampTimes1=sci.arange(nrn.tmin,nrn.tmax-50.,nrn.tstep);
189
190 deltaorbita = sci.integrate.odeint(deltadt, (0.,0.),sampTimes1)
191 deltaorbitav2=deltaorbita[:,0]
192 deltaorbitaw2=deltaorbita[:,1]
193
194 def deltadtA(deltaZA,t):
195     deltaVA,deltaWA=deltaZA
196     ddeltaVdtA = Df110(t)*deltaVA+Df120(t)*deltaWA
197     ddeltaWdtA = Df210(t)*deltaVA+Df220(t)*deltaWA
198     return ddeltaVdtA, ddeltaWdtA
199
200 fijo2V=lambdify t: -Df110inv(t)*(Df110inv(t)*nrn.mu)-Df120inv(t)*(Df210inv(t)*nrn.mu)
201 fijo2W=lambdify t: -Df210inv(t)*(Df110inv(t)*nrn.mu)-Df220inv(t)*(Df210inv(t)*nrn.mu)
202
203 deltaorbitaA = sci.integrate.odeint(deltadtA, (-fijo2V(0),-fijo2W(0)),sampTimes1)
204 deltaorbitav2A=deltaorbitaA[:,0]
205 deltaorbitaw2A=deltaorbitaA[:,1]

```

Este código son las instrucciones para construir las gráficas del capítulo 4 usando la información generada por el programa anterior.

```

1 fig = gr.figure(0)
2 gr.ioff()
3 axis1=fig.add_subplot(2,1,1)
4 axis2=fig.add_subplot(2,1,2)
5
6 ###EPSILON=.25
7
8 #V-V*
9
10 axis1.plot(nrn.sampTimes, orbitav2-vs)
11 axis2.plot(nrn.sampTimes, abs(orbitav2-vs))
12

```



```

13 fig.text(0.06, 0.5, r'$V_{\{\epsilon\}}(t)-V^*(t)$', ha='center', va='center', ←
    rotation='vertical')
14 axis2.set_xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
15 fig.suptitle(r'$V_{\{\epsilon\}}(t)-V^*(t)$ para $\epsilon=.25$')
16 axis1.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,.167),xytext=(60,20),arrowprops=dict(arrowstyle='←
    →'))
17 axis2.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,.167),xytext=(60,.05),arrowprops=dict(arrowstyle='←
    →'))
18
19 #W-W*
20
21 fig = gr.figure(0)
22 gr.ioff()
23 axis1=fig.add_subplot(2,1,1)
24 axis2=fig.add_subplot(2,1,2)
25
26
27 axis1.plot(nrn.sampTimes, abs(orbitaw2-ws))
28 axis2.plot(nrn.sampTimes, abs(orbitaw2-ws))
29
30 fig.text(0.06, 0.5, r'$|W_{\{\epsilon\}}(t)-W^*(t)|$', ha='center', va='center', ←
    rotation='vertical')
31 axis2.set_xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
32 fig.suptitle(r'$|W_{\{\epsilon\}}(t)-W^*(t)|$ para $\epsilon=.25$')
33 axis1.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,5.4e-05),xytext=(60,.05),arrowprops=dict(←
    arrowstyle='→'))
34 axis2.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,5.4e-05),xytext=(60,.002),arrowprops=dict(←
    arrowstyle='→'))
35
36 #Y-Y*
37
38 fig = gr.figure(0)
39 gr.ioff()
40 axis1=fig.add_subplot(2,1,1)
41 axis2=fig.add_subplot(2,1,2)
42
43
44 axis1.plot(nrn.sampTimes, sci.sqrt((orbitav2-vs)**2+(orbitaw2-ws)**2))
45 axis2.plot(nrn.sampTimes, sci.sqrt((orbitav2-vs)**2+(orbitaw2-ws)**2))
46
47 fig.text(0.06, 0.5, r'$|Y_{\{\epsilon\}}(t)-Y^*(t)|$', ha='center', va='center', ←
    rotation='vertical')
48 axis2.set_xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
49 fig.suptitle(r'$|Y_{\{\epsilon\}}(t)-Y^*(t)|$ para $\epsilon=.25$')
50 axis1.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,.169),xytext=(60,10.),arrowprops=dict(arrowstyle='←
    →'))
51 axis2.annotate('Bifurcacion',xy=(65.25,.169),xytext=(60,.1),arrowprops=dict(arrowstyle='←
    →'))
52
53 ###EPSILON=.25
54
55 #V-V*
56
57 fig = gr.figure(0)
58 gr.ioff()
59 axis1=fig.add_subplot(2,1,1)
60 axis2=fig.add_subplot(2,1,2)
61
62 axis1.plot(nrn.sampTimes, orbitav2-vs)
63 axis2.plot(nrn.sampTimes, orbitav2-vs)
64
65 fig.text(0.06, 0.5, r'$V_{\{\epsilon\}}(t)-V^*(t)$', ha='center', va='center', ←
    rotation='vertical')
66 axis2.set_xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
67 fig.suptitle(r'$V_{\{\epsilon\}}(t)-V^*(t)$ para $\epsilon=.4$')
68 axis1.annotate('Bifurcacion',xy=(40.78,.275),xytext=(35,20),arrowprops=dict(arrowstyle='←
    →'))
69 axis2.annotate('Bifurcacion',xy=(40.78,.275),xytext=(35,.35),arrowprops=dict(arrowstyle='←
    →'))
70
71 #W-W*
72
73 fig = gr.figure(0)
74 gr.ioff()
75 axis1=fig.add_subplot(2,1,1)
76 axis2=fig.add_subplot(2,1,2)
77
78
79 axis1.plot(nrn.sampTimes, abs(orbitaw2-ws))

```

```

80| axis2.plot(nrn.sampTimes, abs(orbitav2-vs))
81|
82| fig.text(0.06, 0.5, r'$|W_{\{\epsilon\}}(t)-W^*(t)|$', ha='center', va='center', ←
    rotation='vertical')
83| axis2.set_xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
84| fig.suptitle(r'$|W_{\{\epsilon\}}(t)-W^*(t)|$ para $\epsilon=.4$')
85| axis1.annotate('Bifurcacion', xy=(40.78,.00011), xytext=(35,.05), arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
86| axis2.annotate('Bifurcacion', xy=(40.78,.00011), xytext=(35,.002), arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
87|
88|
89| #Y-Y*
90|
91| fig = gr.figure(0)
92| gr.ioff()
93| axis1=fig.add_subplot(2,1,1)
94| axis2=fig.add_subplot(2,1,2)
95|
96|
97| axis1.plot(nrn.sampTimes, sci.sqrt((orbitav2-vs)**2+(orbitav2-vs)**2))
98| axis2.plot(nrn.sampTimes, sci.sqrt((orbitav2-vs)**2+(orbitav2-vs)**2))
99|
100| fig.text(0.06, 0.5, r'$|Y_{\{\epsilon\}}(t)-Y^*(t)|$', ha='center', va='center', ←
    rotation='vertical')
101| axis2.set_xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
102| fig.suptitle(r'$|Y_{\{\epsilon\}}(t)-Y^*(t)|$ para $\epsilon=.4$')
103| axis1.annotate('Bifurcacion', xy=(40.78,.272), xytext=(40.78,4.), arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
104| axis2.annotate('Bifurcacion', xy=(40.78,.272), xytext=(40.78,.375), arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
105|
106|
107| ###EPSILON=1
108|
109| #V-V*, W-W* y Y-Y*
110|
111| fig = gr.figure(0)
112| gr.ioff()
113| axis1=fig.add_subplot(3,1,1)
114| axis2=fig.add_subplot(3,1,2)
115| axis3=fig.add_subplot(3,1,3)
116|
117| axis1.plot(nrn.sampTimes, (orbitav2-vs))
118| axis2.plot(nrn.sampTimes, abs(orbitav2-vs))
119| axis3.plot(nrn.sampTimes, sci.sqrt((orbitav2-vs)**2+(orbitav2-vs)**2))
120|
121| axis1.set_ylabel(r'$V_{\{\epsilon\}}(t)-V^*(t)$')
122| axis2.set_ylabel(r'$W_{\{\epsilon\}}(t)-W^*(t)$')
123| axis3.set_ylabel(r'$|Y_{\{\epsilon\}}(t)-Y^*(t)|$')
124| axis3.set_xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
125| fig.suptitle(r'$V_{\{\epsilon\}}(t)-V^*(t)$, $W_{\{\epsilon\}}(t)-W^*(t)$, y $|Y_{\{\epsilon\}}(t)-Y^*(t)|$ ←
    para $\epsilon=.01$')
126| axis1.annotate('Bifurcacion', xy=(131.5,.007), xytext=(120,.0082), arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
127| axis2.annotate('Bifurcacion', xy=(131.5,3.2e-06), xytext=(120,.000015), arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
128| axis3.annotate('Bifurcacion', xy=(131.5,.007), xytext=(120,.0082), arrowprops=dict(←
    arrowstyle='->'))
129|
130| ###DeltaV y Delta**2V
131|
132| gr.plot(nrn.sampTimes, (orbitav2-vs))
133| gr.plot(sampTimes1, deltaorbitav2)
134| gr.xlabel(r'Tiempo $(ms)$')
135| gr.ylabel(r'$ (mV)$')
136|
137|
138| fig = gr.figure(0)
139| gr.ioff()
140| axis1=fig.add_subplot(3,1,1)
141| axis2=fig.add_subplot(3,1,2)
142| axis3=fig.add_subplot(3,1,3)
143|
144| axis1.plot(sampTimes1, deltaorbitav2)
145| axis1.plot(sampTimes1, fiyo2V(sampTimes1)+deltaorbitav2A)
146| axis2.plot(sampTimes1, deltaorbitav2)
147| axis2.plot(sampTimes1, fiyo2V(sampTimes1))
148| axis3.plot(sampTimes1, deltaorbitav2A)

```

```
149
150 axis1.set_ylabel(r '$mV$')
151 axis2.set_ylabel(r '$mV$')
152 axis3.set_ylabel(r '$mV$')
153 axis3.set_xlabel(r 'Tiempo $(ms)$')
154
155
156 fig = gr.figure(0)
157 gr.ioff()
158 gr.plot(sampTimes1, deltaorbitav2A)
159 gr.xlabel(r 'Tiempo $(ms)$')
160 gr.ylabel(r '$\delta^2 V_{\epsilon}$')
161 gr.annotate('Bifurcacion', xy=(16.3,.02), xytext=(12.5,.75), arrowprops=dict(arrowstyle='-><-'))
```

# Bibliografía

- Andronov, A. A., Leontovich, E., Gordon, I., and Maier, A. (1973). *Qualitative theory of second-order dynamic systems*. Israel Program for Scientific Translations Jerusalem.
- Av-Ron, E., Parnas, H., and Segel, L. (1991). A minimal biophysical model for an excitable and oscillatory neuron. *Biological cybernetics*, 65(6):487–500.
- Baer, S. M., Erneux, T., and Rinzel, J. (1989). The slow passage through a hopf bifurcation: delay, memory effects, and resonance. *SIAM Journal on Applied mathematics*, 49(1):55–71.
- Bevan, M. D., Wilson, C. J., Bolam, J. P., and Magill, P. J. (2000). Equilibrium Potential of GABAA Current and Implications for Rebound Burst Firing in Rat Subthalamic Neurons In Vitro.
- Boltzmann, L. (1868). Studien über das Gleichgewicht der lebendigen Kraft zwischen bewegten materiellen Punkten. *Hof-und Staatsdruckerei*.
- Coppel, W. A. and Coppel, W. (1978). *Dichotomies in stability theory*, volume 629. Springer-Verlag Berlin.
- Del Negro, C. A., Hsiao, C.-F., Chandler, S. H., and Garfinkel, A. (1998). Evidence for a novel bursting mechanism in rodent trigeminal neurons. *Biophysical journal*, 75(1):174–182.
- Diner, S., Fargue, D., Birkhoff, G. D., and Lochak, G. (1986). *Dynamical Systems: A Renewal of Mechanism: Centennial of George David Birkhoff*. World Scientific.
- Einstein, A. (1905). On the movement of small particles suspended in stationary liquids required by the molecular-kinetic theory of heat. *Annalen der Physik*, 17:549–560.
- Endresen, L., Hall, K., Høye, J., and Myrheim, J. (2000). A theory for the membrane potential of living cells. *European Biophysics Journal*, 29(2):90–103.

- Fick, A. (1855). Ficks first law of diffusion. *Ann. Physik*, 170:59.
- Fitz-Hugh, R. (1961). Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophysical journal*, 1(6):445–466.
- Friedberg, I. and Insel, A. (2003). Spence. linear algebra.
- Grobman, D. M. (1959). Homeomorphisms of systems of differential equations. In *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, volume 128, pages 880–881.
- Grobman, D. M. (1962). Topological classification of neighborhoods of a singularity in n-space. *Matematicheskii Sbornik*, 98(1):77–94.
- Haberman, R. (1979). Slowly varying jump and transition phenomena associated with algebraic bifurcation problems. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 37(1):69–106.
- Hartman, P. (1960). On local homeomorphisms of euclidean spaces. *Bol. Soc. Mat. Mexicana (2)*, 5:220–241.
- Herrera-Valdez, M., McKiernan, E., Berger, S., Ryglewski, S., Duch, C., and Crook, S. (2013). Relating ion channel expression, bifurcation structure, and diverse firing patterns in a model of an identified motor neuron. *Journal of Computational Neuroscience*, pages 1–19.
- Herrera-Valdez, M. A. (2012). Membranes with the same ion channel populations but different excitabilities. *PloS one*, 7(4):e34636.
- Hodgkin, A. and Huxley, A. (1952a). The components of membrane conductance in the giant axon of loligo. *The Journal of physiology*, 116(4):473–496.
- Hodgkin, A. L. and Huxley, A. F. (1952b). Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of loligo. *The Journal of physiology*, 116(4):449.
- Hodgkin, A. L. and Huxley, A. F. (1952c). The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of loligo. *The Journal of physiology*, 116(4):497–506.
- Hodgkin, A. L. and Huxley, A. F. (1952d). A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of physiology*, 117(4):500.
- Izhikevich, E. M. (2007). *Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting*. The MIT press.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessell, T. M., et al. (2000). *Principles of neural science*, volume 4. McGraw-Hill New York.
- Python Software Foundation (2013). Python system-specific parameters and functions. <http://docs.python.org/3/library/sys.html>.
- Rinzel, J. et al. (1985). Excitation dynamics: insights from simplified membrane models. In *Fed. Proc*, volume 44, pages 2944–2946.
- Rush, M. E. and Rinzel, J. (1995). The potassium A-current, low firing rates and rebound excitation in Hodgkin-Huxley models. *Bulletin of Mathematical Biology*, 57(6):899–929.
- Sachdeva, G., Kalyanasundaram, K., Krishnan, J., and Chakravarthy, V. (2010). Bistable dynamics of cardiac cell models coupled by dynamic gap junctions linked to cardiac memory. *Biological cybernetics*, 102(2):109–121.
- Scharpf, W., Squicciarini, M., Bromley, D., Green, C., Tredicce, J., and Narducci, L. (1987). Experimental observation of a delayed bifurcation at the threshold of an argon laser. *Optics communications*, 63(5):344–348.

- Suckley, R. and Biktashev, V. N. (2003). Comparison of asymptotics of heart and nerve excitability. *Physical Review E*, 68(1):011902.
- The Scipy community (2008a). `scipy.integrate.odeint`. <http://docs.scipy.org/doc/scipy/reference/generated/scipy.integrate.odeint.html>.
- The Scipy community (2008b). `scipy.optimize.brentq`. <http://docs.scipy.org/doc/scipy-0.7.x/reference/generated/scipy.optimize.brentq.html>.
- The Scipy community (2008c). `scipy.optimize.fsolve`. <http://docs.scipy.org/doc/scipy/reference/generated/scipy.optimize.fsolve.html>.
- Tsotsis, T., Sane, R., and Lindstrom, T. (1988). Bifurcation behavior of a catalytic reaction due to a slowly varying parameter. *AIChE journal*, 34(3):383–388.