



UNIVERSIDAD MICHOCANA DE  
SAN NICOLÁS DE HIDALGO  
FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICO-MATEMÁTICAS  
Mat. Luis Manuel Rivera Gutiérrez



**Las bifurcaciones uniparamétricas de la  
dinámica neuronal**

**TESIS**

que para obtener el grado de

**Licenciada en Ciencias Físico Matemáticas**

presenta:

**Lucía Cervantes Gómez**

Director:

**Philosophy Doctor Rigoberto Vera Mendoza**

Morelia, Michoacán

Febrero de 2014

# Índice general

|   |           |
|---|-----------|
| índice de figuras   | iv        |
| Introducción  | 1         |
| <b>1. Elementos básicos de la dinámica neuronal y su modelización</b>   | <b>4</b>  |
| 1.1. Un modelo neuronal reducido que presenta las 4 bifurcaciones uniparamétricas de la dinámica neuronal . . . . . | 11        |
| <b>2. Conceptos básicos de los sistemas dinámicos</b>   | <b>14</b> |
| 2.1. Sistemas dinámicos . . . . .   | 14        |
| 2.2. Órbitas, puntos de equilibrio, ciclos y retrato fase . . . . .   | 16        |
| 2.3. Conjuntos invariantes . . . . .  | 18        |
| 2.4. Ecuaciones diferenciales y sistemas dinámicos . . . . .  | 19        |
| <b>3. Equivalencias en los sistemas dinámicos y bifurcaciones</b>   | <b>25</b> |
| 3.1. Equivalencia de los sistemas dinámicos . . . . .   | 25        |
| 3.2. Clasificación topológica de los puntos de equilibrio . . . . .   | 30        |
| 3.3. Bifurcaciones y diagramas de bifurcación . . . . .   | 32        |
| 3.3.1. Definiciones y resultados básicos . . . . .  | 32        |
| 3.4. Estabilidad estructural . . . . .  | 35        |
| <b>4. Bifurcaciones silla nodo</b>  | <b>39</b> |
| 4.1. Bifurcaciones silla nodo en sistemas unidimensionales . . . . .  | 39        |
| 4.2. Bifurcaciones silla nodo en sistemas bidimensionales . . . . .   | 41        |

|   |           |
|---|-----------|
| 4.2.1. Un modelo neuronal que presenta una bifurcación silla nodo                                       | 42        |
| 4.3. Bifurcación silla nodo en un círculo invariante . . . . .  | 44        |
| 4.3.1. Un modelo neuronal que presenta una bifurcación silla<br>nodo en un círculo invariante . . . . . | 45        |
| 4.4. Bifurcación silla nodo en sistemas de dimensión $k$ . . . . .                                      | 47        |
| <b>5. Bifurcaciones de Hopf</b>   | <b>51</b> |
| 5.1. Forma normal de la bifurcación de Hopf . . . . .   | 51        |
| 5.2. Bifurcación genérica de Hopf . . . . .   | 55        |
| 5.3. Un modelo neuronal que presenta una bifurcación de Hopf . . . .                                    | 61        |
| <b>6. Resumen de los 4 tipos de bifurcaciones uniparamétricas de la<br/>    dinámica neuronal</b>       | <b>66</b> |
| <b>Bibliografía</b>   | <b>70</b> |

# Índice de figuras

|  |    |
|--|----|
| 1.1. Estructura de una neurona [5] . . . . .   | 5  |
| 1.2. Clases de excitabilidad [5]. . . . .  | 7  |
| 1.3. Modelo de $I_{Na,p} + I_K$ con $I_K$ de alto y bajo umbral [5] . . . . .  | 13 |
| 2.1. Órbitas en un sistema dinámico de tiempo continuo. . . . .  | 17 |
| 2.2. Ciclos en un sistema dinámico de tiempo continuo. . . . .   | 18 |
| 2.3. Sección transversal . . . . .   | 23 |
| 3.1. Retratos fase. . . . .  | 29 |
| 3.2. Homeomorfismo h. . . . .  | 38 |
| 4.1. Diagrama de bifurcación silla-nodo unidimensional . . . . .   | 40 |
| 4.2. Bifurcación silla nodo . . . . .  | 42 |
| 4.3. Transición del estado de reposo a uno de disparos repetitivos en el modelo $I_{Na,p} + I_K$ con una corriente inyectada I en forma de rampa . . . . . | 43 |
| 4.4. Antes del valor crítico . . . . .   | 43 |
| 4.5. En el valor crítico . . . . .   | 44 |
| 4.6. Después del valor crítico . . . . .   | 44 |
| 4.7. Bifurcación silla-nodo en el modelo $I_{Na,p} + I_K$ con $I_K$ de alto umbral . . . . .   | 45 |
| 4.8. Diagramas de bifurcación de la forma normal topológica y del modelo $I_{Na,p} + I_K$ con $I_K$ de alto umbral . . . . .                               | 46 |

|   |    |
|---|----|
| 4.9. Diagrama de la bifurcación silla-nodo. . . . .   | 47 |
| 4.10. Diagrama de la bifurcación silla-nodo en un ciclo invariante. . . . .                       | 47 |
| 4.11. Bifurcaciones silla-nodo . . . . .  | 50 |
| 5.1. Bifurcación hipercrítica de Andronov Hopf. . . . .   | 53 |
| 5.2. Diagramas de bifurcación [5]. . . . .  | 54 |
| 5.3. Aproximaciones numéricas . . . . .   | 62 |
| 5.4. Comportamiento del voltaje durante la bifurcación. . . . .                                   | 64 |
| 5.5. Comportamiento del voltaje durante la bifurcación. . . . .                                   | 65 |
| 6.1. Diagrama de la bifurcación silla-nodo. . . . .   | 67 |
| 6.2. Comportamiento del voltaje en la bifurcación silla nodo. . . . .                             | 67 |
| 6.3. Diagrama de la bifurcación silla-nodo en un ciclo invariante. . . . .                        | 68 |
| 6.4. Comportamiento del voltaje en la bifurcación silla nodo en un<br>círculo invariante. . . . . | 68 |
| 6.5. Comportamiento del voltaje en la bifurcación subcrítica de An-<br>dronov Hopf. . . . .       | 69 |
| 6.6. Bifurcación hipercrítica de Andronov Hopf. . . . .   | 69 |
| 6.7. Comportamiento del voltaje en la bifurcación hipercrítica de An-<br>dronov Hopf. . . . .     | 69 |

## RESUMEN

Este trabajo está dedicado a mostrar los principales resultados de la relación entre las bifurcaciones y las propiedades neurocomputacionales de las neuronas a partir de modelos bidimensionales. Estudiamos porque las células que tienen corrientes casi idénticas pueden producir bifurcaciones distintas y en consecuencia tienen propiedades neurocomputacionales fundamentalmente diferentes.

Desde el punto de vista matemático, introducimos la terminología básica de los sistemas dinámicos, la equivalencia topológica, las bifurcaciones, estabilidad estructural y bifurcaciones uniparamétricas en sistemas de tiempo continuos.

Se estudian dos bifurcaciones genéricas uniparamétricas bidimensionales, la de silla nodo y la de Hopf mostrando el enfoque general: (1) la formulación de la forma normal correspondiente y el análisis de sus bifurcaciones; (2) reducción de un sistema genérico dependiente de un parámetro a la forma normal con los términos hasta cierto orden, y (3) la demostración de que los términos de orden superior no afectan el diagrama de bifurcación local. Se identifican las cuatro bifurcaciones uniparamétricas de la variación de voltaje trans-membranal local con modelos bidimensionales.

**PALABRAS CLAVE:** Bifurcaciones, dinámica neuronal, sistemas dinámicos.

## ABSTRACT

This work is devoted to show the main results of the relationship between bifurcations and the computational properties of neurons from two dimensional models. We study why cells having nearly identical currents may undergo distinct bifurcations, and hence they will have fundamentally different neuro-computational properties.

From a mathematical point of view, we introduce basic terminology of dynamical systems, topological equivalence, bifurcations, structural stability and one-parameter bifurcations of equilibria in continuous-time two dimensional dynamical systems. Two generic codim 1 bifurcations, saddle-node (fold) and Hopf, are studied in detail following the same general approach: (1) formulation of the corresponding topological normal form and analysis of its bifurcations; (2) reduction of a generic parameter dependent system to the normal form up to terms of a certain order; and (3) demonstration that higher-order terms do not affect the local bifurcation diagram.

**KEY WORDS:** Bifurcations, neuronal dynamics, dynamical systems.

# Introducción

Los últimos avances en el estudio de los sistemas complejos, como el cerebro y el funcionamiento neuronal, han demostrado que son necesarios los esfuerzos interdisciplinarios para la comprensión y análisis de éstos. Aún recientemente, miembros de la comunidad matemática han planteado que es suficiente dominar únicamente los temas avanzados de este campo para poder realizar matemáticas aplicadas; sin embargo, los desafíos científicos actuales, así como los problemas a los que nos enfrentamos como sociedad, nos invitan a tomar consciencia sobre la importancia de aprender a colaborar con especialistas de otras áreas. El presente trabajo es resultado de esta interacción y tiene como uno de sus objetivos mostrar los principales resultados básicos de la teoría de sistemas dinámicos, en dimensión 2, necesarios para modelizar y analizar la respuesta neuronal.

Para comprender las propiedades neurocomputacionales, a partir de lo encontrado en las investigaciones en neurociencias, se han utilizado diferentes clasificaciones de la respuesta neuronal. En las últimas décadas, uno de los enfoques que más ha ido ganando relevancia es el de la interpretación de las respuestas electrofisiológicas de las neuronas como sistemas dinámicos, y se caracteriza por determinarse mediante bifurcaciones de estas respuestas o de los modelos que las representan. Fue propuesto por Rinzel y Ermentrout en 1989, ha recibido aportaciones valiosas de John Guckenheimer y ha sido profundizado por otros matemáticos, entre los que destaca Izhikevich (2001, 2007). De las ventajas que ofrece este enfoque es que permite entender las propiedades excitables de muchas neuronas para las cuales aún no se han propuesto modelos, así como las propiedades excitables de neuronas cuyas corrientes iónicas transmembranales todavía no se han medido, siempre y cuando se pueda identificar experimentalmente la bifurcación del estado de reposo a la que se somete el voltaje de la neurona.



Aunque puede haber millones de mecanismos electrofisiológicos de excitabilidad y disparo, desde el enfoque de bifurcaciones sólo se han encontrado cuatro tipos diferentes de bifurcación del punto de equilibrio en la respuesta del voltaje neuronal cuando varía la intensidad de la corriente aplicada. Esto permite realizar modelos computacionales de redes neuronales que simulan respuestas más realistas, con múltiples aplicaciones. Los cuatro tipos de bifurcación del punto de equilibrio que surgen cuando varía el parámetro de la intensidad de la corriente aplicada son: silla-nodo, silla-nodo en un ciclo invariante, de Andronov Hopf subcrítica y de Andronov Hopf hipercrítica.

En esta tesis se presentan las cuatro bifurcaciones, en sistemas de dimensión 2, mediante su forma normal topológica (la que se utiliza generalmente para verificar si un sistema de ecuaciones diferenciales presenta este tipo de bifurcaciones) y se muestra su aplicación en el análisis de modelos de variación del voltaje neuronal. Las bases matemáticas de la teoría de bifurcaciones se presentan en lo posible de manera autocontenida, con la intención de disponer un material más asequible para los alumnos de las licenciaturas en matemáticas interesados en estudiar estos tópicos.

Los pasos principales del teorema de la forma normal para la bifurcación de Hopf se muestran siguiendo el enfoque de [6], pero aquí se presenta más desarrollada y escribiendo las definiciones de manera precisa basándonos principalmente en [8], para un desarrollo de todos los detalles de la demostración puede revisar el capítulo 3 de [9].

En el capítulo 1 se introducen los elementos básicos de la dinámica neuronal y su modelización. En particular un modelo de variación de voltaje producido por una corriente de sodio rápida persistente y una de potasio lenta, el cual es la base de los modelos que se desarrollan como ejemplos de bifurcaciones en la tesis.

El capítulo 2 muestra los conceptos básicos de los sistemas dinámicos, que

permitirán llegar a la definición y, posteriormente, a la caracterización de las bifurcaciones silla nodo y las de Hopf. Se incluye una manera de definir los sistemas dinámicos de tiempo continuo a través de las ecuaciones diferenciales ordinarias con las que se trabajara en este documento.

En el capítulo 3 se introduce la principal relación de equivalencia que utilizamos en este trabajo, esta relación de equivalencia nos dice cuándo dos sistemas son topológicamente equivalentes; mediante este concepto se introduce la definición de bifurcación mediante la aparición de retratos fase que no son topológicamente equivalentes. Una vez introducido el término de bifurcación, se define la forma normal topológica, la cual nos da la forma general de un sistema tal que cualquier otro sistema que cumpla las mismas condiciones de bifurcación sea topológicamente equivalente.

En el capítulo 4 se caracterizan las bifurcaciones silla-nodo. En el capítulo 5 se estudian las dos bifurcaciones de Andronov Hopf, las condiciones de genericidad que deben cumplir y se construye su forma normal topológica, en ambos se muestran ejemplos de modelos neuronales que presentan esas bifurcaciones.

En el capítulo 6 se presenta un resumen de los cuatro tipos de bifurcaciones uniparamétricas neuronales con sus gráficas de variación de voltaje y los diagramas de bifurcación correspondientes.

# Capítulo 1

## Elementos básicos de la dinámica neuronal y su modelización

A fines del siglo XIX, Santiago Ramón y Cajal propuso por primera vez que las neuronas eran elementos funcionales del sistema nervioso, que actuaban como entidades discretas que, intercomunicándose, establecían una especie de red mediante conexiones especializadas o espacios, lo cual se confirmó posteriormente.

Las neuronas transmiten ondas de naturaleza eléctrica originadas como consecuencia de un cambio transitorio de la permeabilidad en la membrana plasmática. Su propagación se debe a la existencia de una diferencia de potencial o potencial de membrana (que surge gracias a las distintas concentraciones de iones a ambos lados de la membrana, según describe el potencial de Nernst) entre la parte interna y externa de la célula (por lo general de  $-70$  mV). La carga de una célula inactiva se mantiene en valores negativos (el interior respecto al exterior) y varía dentro de unos estrechos márgenes. Cuando el potencial de membrana de una célula excitable se despolariza más allá de un cierto umbral (de  $65$  mV a

55mV aprox.) la célula genera (o dispara) un potencial de acción. Un potencial de acción es un cambio muy rápido en la polaridad de la membrana de negativo a positivo y vuelta a negativo, en un ciclo que dura unos milisegundos.

La transmisión de información del cerebro a un músculo o de un órgano sensorial al cerebro la llevan a cabo las neuronas o células nerviosas, las cuales tienen la siguiente estructura:

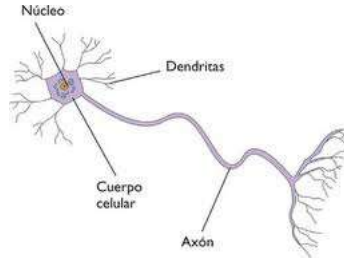


Figura 1.1: Estructura de una neurona [5] .

Un estímulo que llega a las dendritas se codifica y se convierte en impulso eléctrico por el cuerpo celular. El impulso viaja a lo largo del axón y llega a las ramas axonales, después de lo cual pasa a otra neurona. El buen funcionamiento de las neuronas es fundamental para percibir el medio que nos rodea y para reaccionar a los estímulos del exterior. Este funcionamiento adecuado se relaciona con la capacidad de las células para transmitir los impulsos eléctricos con velocidad constante y sin distorsión. Durante la primera mitad del siglo *XX*, después de haber observado las propiedades eléctricas de las neuronas, se utilizó la siguiente clasificación básica:

I. Neuronas inhibitorias

II. Neuronas excitatorias

A mediados de ese siglo, Hodgkin y Huxley estudiaron el proceso de transmisión eléctrica a lo largo del axón gigante de calamar, cuyo diámetro es de .5 a 1 mm.; y gracias a estas dimensiones pudieron realizar sus experimentos. Un resultado fundamental de este trabajo fue su planteamiento que puede resumirse

en el modelo matemático, basado en un sistema de 4 ecuaciones diferenciales en el que intervienen dos corrientes transmembranales y fue publicado en 1952.

Modelo de Hodgkin y Huxley:

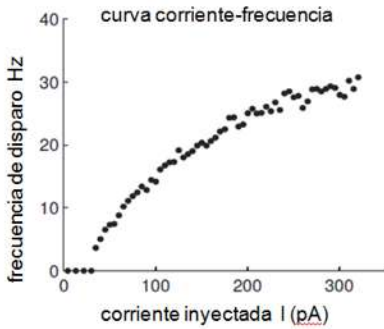
$$\begin{aligned}
 C\dot{V} &= I - \overbrace{g_K n^4 (V - E_K)}^{I_K} - \overbrace{g_{Na} m^3 h (V - E_{Na})}^{I_{Na}} - \overbrace{g_L n (V - E_L)}^{I_L} \\
 \dot{n} &= \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n \\
 \dot{m} &= \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m \\
 \dot{h} &= \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h,
 \end{aligned}$$

donde

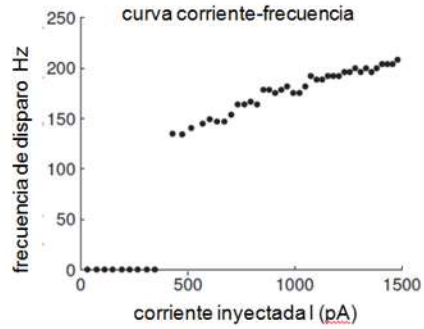
$$\begin{aligned}
 \alpha_n(V) &= ,01 \frac{10 - V}{\exp(\frac{10-V}{10}) - 1}, \\
 \beta_n(V) &= ,125 \exp\left(\frac{-V}{80}\right), \\
 \alpha_m(V) &= ,1 \frac{25 - V}{\exp(\frac{25-V}{10}) - 1}, \\
 \beta_m(V) &= 4 \exp\left(\frac{-V}{18}\right), \\
 \alpha_h(V) &= ,07 \exp\left(\frac{-V}{20}\right), \\
 \beta_h(V) &= \frac{1}{\exp(\frac{30-V}{10}) + 1}.
 \end{aligned}$$

Además del modelo, otra de las grandes aportaciones de Hodgkin y Huxley es que ellos fueron pioneros en realizar un estudio de las bifurcaciones en la dinámica neuronal antes de que la teoría de bifurcaciones se hubiera desarrollado, ellos habían identificado tres clases de respuestas de la excitabilidad neuronal:

- *Clase 1 de excitabilidad neuronal:* Algunas neuronas generan potenciales de acción cuya frecuencia es arbitrariamente baja y depende de la intensidad de la corriente aplicada.



(a) Clase 1 de excitabilidad



(b) Clase 2 de excitabilidad

Figura 1.2: Clases de excitabilidad [5].

- *Clase 2 de excitabilidad neuronal:* Otras neuronas generan potenciales de acción cuya frecuencia está comprendida en cierto rango específico, la cual es relativamente insensible a los cambios de la intensidad de la corriente aplicada.
- *Clase 3 de excitabilidad neuronal:* Otras neuronas generan un solo potencial de acción como respuesta a un impulso de corriente; los disparos repetitivos se pueden generar solo para corrientes extremadamente intensas o no producirse.

La distinción cualitativa entre las clases puede notarse en la relación entre la intensidad de corriente y la frecuencia; en las de clase 1, la frecuencia empieza casi desde cero y se incrementa continuamente, mientras que para las neuronas de la clase 2, la frecuencia es discontinua, con un salto notable, y en las neuronas de la clase 3, no está definida en ningún punto (v. Figura (1.2)). Obviamente las neuronas que pertenecen a las diferentes clases presentan diferentes propiedades neurocomputacionales. Las neuronas de la clase 1, en las cuales están incluidas las neuronas piramidales excitatorias corticales, pueden codificar sin problema la intensidad del estímulo de entrada en la frecuencia de disparo de salida; en cambio las neuronas de la clase 2, tales como las interneuronas inhibitorias corticales, no pueden hacerlo, pero pueden disparar en una banda de frecuencia

relativamente estrecha. La clase 3 de neuronas no pueden exhibir actividad de disparo sostenida, por lo cual Hodgkin se refirió a éstas como “atípicas”.

Durante la segunda mitad del siglo *XX*, después de los trabajos de Hodgkin y Huxley, empezó a aumentar la cantidad de experimentos y resultados sobre la respuesta eléctrica, con un crecimiento exponencial en las últimas décadas, y surgieron una gran variedad de patrones distintos; entre otros fenómenos se observó que células con corrientes similares exhibían dinámicas completamente diferentes, con lo cual la clasificación de Hodgkin ya no fue suficiente.

Por otra parte, mientras la postura de los matemáticos durante varias décadas fue reducir o transformar el modelo de Hodgkin Huxley a modelos con menor número de ecuaciones, para poder realizar el análisis matemático lo mejor posible, la postura de los neurofisiólogos fue incorporar los nuevos descubrimientos sobre las corrientes y realizar modelos más complejos, que sólo podían resolverse computacionalmente, como ejemplo mostramos al final de la sección (Figura (??)) parte del modelo de la neurona respiratoria, el que consistía de 8 corrientes transmembranales y 4 de otro tipo, produciendo en consecuencia más de 14 ecuaciones diferenciales, el modelo puede revisarse completo en el artículo original.

Siguió prevaleciendo una clasificación de las neuronas a partir de su forma, al mismo tiempo que crecía la identificación y clasificación a partir de sus patrones de disparo, tanto a partir de datos experimentales cuanto, a partir de los modelos [1].

El artículo de Rinzel y Ermentrout publicado en 1989 resumió el enfoque de varios trabajos de matemáticos y planteó las bases de la nueva visión de la utilización de conceptos de la teoría cualitativa y de la teoría de bifurcaciones para entender, predecir e interpretar estos fenómenos de la dinámica neuronal. Ellos propusieron un nuevo tipo de estudio resaltando que un tratamiento geométrico en el plano fase ofrece la oportunidad de ver y apreciar más claramente la estructura cualitativa detrás de los modelos. Uno puede ver que condiciones iniciales, por ejemplo, quedan en el dominio de cualquier estado de reposo particular o ciclo límite, lo cual es de gran ayuda para el diseño de experimentos, pues per-

mite cambiar un sistema multiestable de un modo a otro. Gracias a este nuevo punto de vista pueden entenderse las diferentes clases de excitabilidad como una consecuencia de las diferentes bifurcaciones del potencial eléctrico del estado de reposo al estado de disparo.

En la actualidad las variables de los modelos neuronales se pueden clasificar en cuatro clases:

- I. *Potencial de membrana.*
- II. *Variables de excitación*, tal como la corriente de activación de  $Na^+$ . Estas variables son responsables del recorrido ascendente de la espiga.
- III. *Variables de recuperación*, tal como la corriente de inactivación y la corriente rápida de activación de  $K^+$ . Estas variables son responsables de la repolarización (recorrido descendente) de la espiga.
- IV. *Variables de adaptación*, tales como la activación de corrientes dependientes del voltaje lento. Estas variables se acumulan durante un proceso de disparos prolongados y pueden afectar la excitabilidad a largo plazo.

El interés de la teoría matemática de los sistemas dinámicos en las neurociencias, así como también en otras ciencias es que permite encontrar información relevante sobre el sistema sin tener el conocimiento en detalle o una expresión analítica de la evolución del mismo. Por ejemplo, consideremos una neurona inactiva cuyo potencial de membrana está en reposo: desde el punto de vista de los sistemas dinámicos no hay cambios en las variables de estado de tal neurona, por lo que este potencial es un punto de equilibrio. Supongamos que una neurona está en reposo o equivalentemente que el espacio fase tiene un punto de equilibrio estable; pequeñas perturbaciones resultan en pequeñas variaciones alrededor del punto de equilibrio denotadas como potenciales postsinápticos, mientras que las perturbaciones grandes se amplifican por la dinámica intrínseca de la neurona y dan como resultado la respuesta en espigas. Para entender el mecanismo de la dinámica de tales amplificaciones necesitamos considerar la geometría del sistema dinámico cerca del punto de equilibrio. Si aplicamos una



corriente suficientemente fuerte a la neurona la llevaremos a un modo de marcapasos, (exhibe una actividad periódica de disparos), lo cual se considera desde el punto de vista de los sistemas dinámicos un ciclo límite en el espacio fase. La transición entre los estados de reposo y de disparo puede ser desencadenada por las conductancias lentas intrínsecas, lo que resulta en el comportamiento de disparo. Ahora supongamos que la intensidad de la corriente es un parámetro que podemos controlar e incrementar en forma de rampa; al inicio de la rampa la célula está en estado de reposo, por lo que su retrato fase es un punto de equilibrio estable, después empieza a disparar espigas, lo cual corresponde a un ciclo límite atractor en el retrato fase; desde el punto de vista de los sistemas dinámicos, esta transición corresponde a una bifurcación de la dinámica de la neurona. En general las neuronas son excitables porque están cerca de una bifurcación del reposo al estado de disparo, de esta forma, la bifurcación determina las propiedades excitables de la neurona; el tipo depende de la electrofisiología de la misma. Una observación sorprendente es que puede haber millones de mecanismos electrofisiológicos de excitabilidad y disparo, pero solo se han encontrado cuatro tipos diferentes de bifurcación del punto de equilibrio a las cuales se pueden someter los sistemas de dimensión 2, y una vez que hayamos entendido estas bifurcaciones, se tendrán las bases para comprender las bifurcaciones de dimensiones mayores. Por lo anterior, considerando estas cuatro bifurcaciones en un arreglo general, podemos entender las propiedades excitables de muchos modelos que ni siquiera han sido inventados; aun más asombroso es que podemos entender las propiedades excitables de neuronas cuyas corrientes no han sido medidas y cuyo modelo no es conocido, siempre y cuando podamos identificar experimentalmente cuál es la bifurcación del estado de reposo a la que se somete la neurona.

## 1.1. Un modelo neuronal reducido que presenta las 4 bifurcaciones uniparamétricas de la dinámica neuronal

Una situación que es importante modelar es la variación de la dinámica neuronal cuando se inyecta una corriente en forma de rampa, ya que ésta es la que es similar no sólo a gran cantidad de experimentos realizados, sino además que éstos simulan la situación que ocurre con mucha frecuencia en las neuronas reales.

Uno de los modelos fundamentales en la neurociencia computacional es el que incluye una corriente persistente de sodio con una cinética de activación muy rápida como para considerarla instantánea y una corriente de potasio  $I_{Na,p} + I_K$  relativamente más lenta.

$$\begin{aligned}
 C\dot{V} &= I - \overbrace{g_L(V - E_L)}^{I_L} - \overbrace{g_{Na}m(V - E_{Na})}^{I_{Na,p}} - \overbrace{g_Kn(V - E_K)}^{I_K} \\
 \dot{m} &= (m_\infty(V) - m) / J_m(V) \\
 \dot{n} &= (n_\infty(V) - n) / J_n(V)
 \end{aligned}$$

Este modelo equivale en muchos aspectos al modelo  $I_{Ca} + I_K$  propuesto por Morris y Lecar para describir las oscilaciones del voltaje en la fibra muscular del percebe gigante. Una suposición razonable basada en las observaciones experimentales es que la variable  $m(t)$  de la puerta de  $Na^+$  es mucho mas rápida que la variable de voltaje  $V(t)$  así que  $m$  aproxima prácticamente de manera instantánea el valor asintótico  $m_\infty(V)$ , en este caso podemos sustituir  $m = m_\infty(V)$  en la ecuación del voltaje y reducir el sistema tridimensional anterior a un sistema plano

$$\begin{aligned}
 C\dot{V} &= I - \overbrace{g_L(V - E_L)}^{I_L} - \overbrace{g_{Na}m_\infty(V - E_{Na})}^{\text{instantanea } I_{Na,p}} - \overbrace{g_Kn(V - E_K)}^{I_K} \\
 \dot{n} &= (n_\infty(V) - n) / J_n(V)
 \end{aligned} \tag{1.1}$$

Muchas características interesantes del comportamiento de la variación del voltaje local de una sola neurona se pueden explicar o ilustrar mediante estos sistemas bidimensionales, aún los disparos en ráfagas, los cuales se presentan en neuronas con mayor variedad de canales y que se modelan mediante sistemas con mayor cantidad de ecuaciones, se pueden entender a través del análisis de las bifurcaciones en estos sistemas.

En esta tesis utilizaremos este modelo con una corriente  $I_K$  de alto umbral para ilustrar el manejo de las bifurcaciones silla nodo y con una corriente de bajo umbral para ilustrar el manejo de las bifurcaciones de Hopf.

La diferencia entre los modelos con la corriente  $I_K$  de alto y bajo umbral se debe a que algunos parámetros toman valores distintos:

- Valores de los parámetros para  $I_K$  de alto umbral:

$$C = 1, I = 0, E_L = -80mV, g_L = 8, g_{Na} = 20, g_K = 10, \quad (1.2)$$

$$m_\infty(V) : V_{\frac{1}{2}} = -25, k = 5, \tau(V) = 1.$$

- Valores diferentes de los parámetros para  $I_K$  de bajo umbral:

$$E_L = -78mV, n_\infty(V) : V_{\frac{1}{2}} = -45. \quad (1.3)$$

Una representación de la diferencia en las corrientes puede observarse en la Fig. 1.3

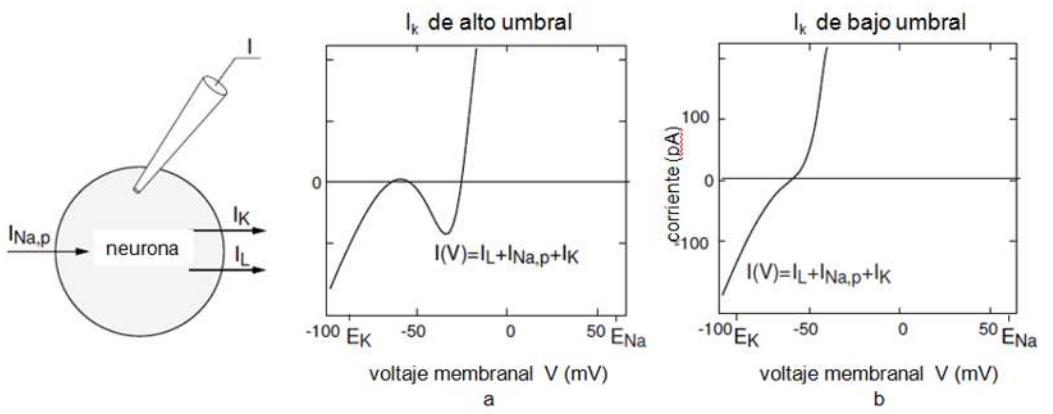


Figura 1.3: Modelo de  $I_{Na,p} + I_K$  con  $I_K$  de alto y bajo umbral [5].

# Capítulo 2

## Conceptos básicos de los sistemas dinámicos

### 2.1. Sistemas dinámicos

En esta sección vamos a introducir la terminología básica que se requiere, por ejemplo las definiciones de sistema dinámico, órbitas, conjuntos invariantes y su estabilidad. La noción de sistema dinámico es la formalización de los procesos deterministas. El estado futuro o pasado del sistema se puede determinar por el conocimiento del estado actual y de las leyes que determinan el sistema, siempre que estas leyes no cambien en el tiempo, el comportamiento de tal sistema puede definirse completamente por su estado inicial. Así, la noción de sistema dinámico incluye un conjunto de sus posibles estados (espacio de estados) y una ley de la evolución del estado en el tiempo.

**Definición 2.1.1.** Sea  $T \subset \mathbb{R}$  y  $X$  un espacio métrico, un *sistema dinámico* es una tripleta  $\{T, X, \varphi^t\}$  donde  $T$  es un conjunto que expresa el tiempo (discreto o continuo)  $X$  es el espacio de estados y  $\varphi^t : X \rightarrow X$  es una familia de operadores de evolución parametrizados por  $t \in T$  que satisface las siguientes propiedades:

$$\text{I. } \varphi^0 = id$$

$$\text{II. } \varphi^{t+s} = \varphi^t \circ \varphi^s, \text{ donde } t, s \in T$$

Debido a que podría ser que  $\varphi^t x$  no estuviera definido para toda pareja  $(x, t) \in X \times T$ , se exige que se cumpla II cuando ambos miembros de la ecuación están definidos.

Que  $X$  sea un espacio métrico permite modelar la mayoría de las aplicaciones importantes de diferentes áreas (física, química, biología, economía, etc.), sin embargo, para cumplir con nuestros objetivos es suficiente considerar  $X = \mathbb{R}^n$ , aunque la mayoría de los resultados que se enuncian sobre los sistemas dinámicos en esta tesis siguen siendo válidos en el caso más general en el que  $X$  es un espacio métrico, por ser suficiente para nuestros objetivos, y más simple, nos restringiremos a  $X = \mathbb{R}^n$ . El conjunto  $T$  que expresa el tiempo podría ser  $\mathbb{Z}$  en el caso de los sistemas dinámicos de tiempo discreto o  $\mathbb{R}$  o algún subintervalo de  $\mathbb{R}$  en el caso de sistemas dinámicos de tiempo continuo. Para conocer el estado  $x_t$  del sistema al tiempo  $t$ , es necesario conocer el estado inicial o condición inicial  $x_0$ . Los sistemas dinámicos con un operador de evolución definido para  $t \geq 0$  y para  $t < 0$  se llaman *invertibles*, y en tales sistemas la condición inicial  $x_0$  no solo define los estados futuros del sistema sino también su comportamiento pasado. También es posible que  $\varphi^t x_0$  está definido localmente en el tiempo, es decir, para  $0 \leq t < t_0$  donde  $t_0$  depende de  $x_0 \in X$ . En este trabajo vamos a tratar sólo con los sistemas de tiempo continuo.

Vamos a ilustrar esta definición con un ejemplo.

**Ejemplo 2.1.2.** Consideremos el espacio de estados  $X = \mathbb{R}^2$ , el conjunto de tiempo  $T = \mathbb{R}$  y las transformaciones lineales en  $X$  dependientes del tiempo  $t \in T$  determinadas por la matriz:

$$\varphi^t = \begin{pmatrix} e^{\lambda t} & 0 \\ 0 & e^{\mu t} \end{pmatrix},$$

donde  $\lambda, \mu \neq 0$  son números reales. En este caso el sistema dinámico es de tiempo continuo debido a la elección de  $T = \mathbb{R}$ . Además el sistema es invertible y está definido para todo  $(x, t)$  con  $x \in \mathbb{R}^2$ . La transformación  $\varphi^t$  es continua y suave tanto en  $x$  como en  $t$ .

## 2.2. Órbitas, puntos de equilibrio, ciclos y retrato fase

El estudio de los sistemas dinámicos desde el punto de vista geométrico es de gran importancia, ya que facilita la comprensión de la evolución, principalmente a largo plazo, de los mismos. Los objetos geométricos básicos asociados con un sistema dinámico  $\{X, T, \varphi^t\}$  son sus órbitas en el espacio de estados y el retrato fase que se compone de estas órbitas. Consideremos un sistema dinámico

$$\{X, T, \varphi^t\} \tag{2.1}$$

**Definición 2.2.1.** Una *órbita* con estado inicial  $x_0$  es un subconjunto ordenado del espacio de estados:

$$Orb(x_0) = \{x \in X \mid x = \varphi^t x_0 \text{ para algún } t \in T\}.$$

Las órbitas con un operador de evolución continuo son curvas en el espacio de estados  $X$  parametrizadas por el tiempo  $t$  y cuya dirección está orientada por la dirección del incremento en el tiempo (Figura 2.1).

Las órbitas más simples de un sistema dinámico son los puntos de equilibrio.

**Definición 2.2.2.** Un punto  $x_0 \in X$  es un *punto de equilibrio* si  $\varphi^t(x_0) = x_0 \forall t \in T$ .

Un sistema dinámico con condición inicial  $x_0$ , donde  $x_0$  es un punto de equilibrio, permanecerá en  $x_0 \forall t \in T$ . Así, un punto de equilibrio representa el comportamiento más simple de un sistema. El sistema del ejemplo 2.1.2 tiene

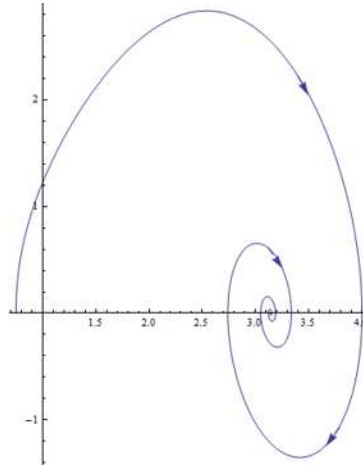


Figura 2.1: Órbitas en un sistema dinámico de tiempo continuo.

un solo punto de equilibrio en el origen  $x_0 = (0,0)$ . Otra órbita relativamente simple es un ciclo.

**Definición 2.2.3.** Un *ciclo* u *órbita periódica*  $L_0$  es una órbita que no es un punto de equilibrio y además cumple que para cada punto  $x_0 \in L_0$  satisface que  $\varphi^{t+T_0}x_0 = \varphi^t x_0$  para algún  $T_0 > 0$  y  $\forall t \in T$ .

El  $T_0$  mínimo con esta propiedad se llama período del ciclo  $L_0$ . Si un sistema tiene condición inicial en un punto  $x_0$  de un ciclo, regresará exactamente a este punto después de un tiempo  $T_0$ . Los ciclos en el espacio de estados son curvas cerradas (Figura 2.2). Un tipo de ciclos importantes son los que están aislados.

Podemos clasificar de manera aproximada todas las órbitas de un sistema dinámico en ciclos, puntos de equilibrio y otras.

**Definición 2.2.4.** El *retrato fase* de un sistema dinámico es una partición del espacio de estados en órbitas.

El retrato fase contiene mucha información del comportamiento de un sistema dinámico. Por ejemplo podemos determinar el número y tipos de estados asintóticos a los cuales tiende el sistema cuando  $t \rightarrow \infty$  (y cuando  $t \rightarrow -\infty$  si



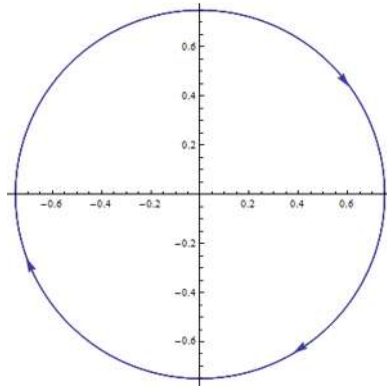


Figura 2.2: Ciclos en un sistema dinámico de tiempo continuo.

el sistema es invertible).

### 2.3. Conjuntos invariantes

Para clasificar los nuevos elementos de un retrato fase, en particular los estados asintóticos del sistema, es muy útil la siguiente definición.

**Definición 2.3.1.** Un *conjunto invariante* de un sistema dinámico  $\{T, X, \varphi^t\}$  es un subconjunto  $S \subset X$  tal que si  $x_0 \in S$  implica que  $\varphi^t x_0 \in S$  para todo  $t \in T$

Esta definición implica que  $\varphi^t S \subset S$  para todo  $t \in T$ . Los puntos fijos y los ciclos son los ejemplos más simples de conjuntos invariantes. Los conjuntos invariantes que siguen en complejidad son las variedades invariantes, esto es, hipersuperficies de dimensión finita en algún espacio  $X = \mathbb{R}^K$ .

## 2.4. Ecuaciones diferenciales y sistemas dinámicos

Una forma muy común mediante la cual podemos generar un sistema dinámico de tiempo continuo es a partir de ecuaciones diferenciales. Supongamos que el espacio de estados de un sistema es  $X = U \subset \mathbb{R}^n$  abierto, con coordenadas  $(x_1, x_2, \dots, x_n)$ . Muy a menudo la ley de evolución del sistema está dada implícitamente, en términos de las velocidades  $\dot{x}_i$ , como funciones de las coordenadas  $(x_1, x_2, \dots, x_n)$ :

$$\dot{x}_i = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n), i = 1, 2, \dots, n,$$

o en forma vectorial:

$$\dot{x} = f(x), \tag{2.2}$$

donde la función vectorial  $f : U \rightarrow \mathbb{R}^n$  es continua. La función en el lado derecho de (2.2) se llama *campo vectorial*, ya que asigna un vector  $f(x)$  a cada punto  $x$ . La ecuación (2.2) representa un sistema de  $n$  *ecuaciones diferenciales ordinarias autónomas*, EDOs para abreviar.

**Definición 2.4.1.**  $x(t)$  es una *solución de la ecuación diferencial (2.2) en un intervalo  $I$*  si  $x(t)$  es diferenciable en  $I$  y si para todo  $t \in I, x(t) \in U$  y

$$x'(t) = f(x(t)).$$

Y dado  $x_0 \in U, x(t)$  es una *solución del problema de valor inicial*

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x) \\ x(t_0) &= x_0 \end{aligned} \tag{2.3}$$

en un intervalo  $I$  si  $t_0 \in I, x(t_0) = x_0$  y  $x(t)$  es una solución de la ecuación diferencial (2.2) en el intervalo  $I$ .

Bajo condiciones muy generales, las soluciones de las EDOs definen un sistema dinámico suave de tiempo continuo. Algunos tipos de ecuaciones diferenciales pueden ser resueltos analíticamente (i.e. en términos de funciones elementales), aunque a veces una EDO no se pueda resolver analíticamente, si el lado derecho de la ecuación (2.2) es suave, se garantiza la existencia de las soluciones de acuerdo con lo siguiente.

**Teorema 2.4.2. Teorema Fundamental de Existencia y Unicidad<sup>1</sup>.** *Sea  $U$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  que contiene a  $x_0$  y supongamos que  $f \in C^1(U)$  (suave). Entonces existen  $a(x_0) < 0$  y  $b(x_0) > 0$  tales que el problema de valor inicial*

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

$$x(0) = x_0$$

*tiene una única solución  $x(t)$  en el intervalo  $[a, b]$ .*

**Teorema 2.4.3. Existencia del intervalo maximal para las soluciones<sup>2</sup>** *Sea  $U$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  y supongamos que  $f \in C^1(U)$ . Entonces para cada punto  $x_0 \in U$  existe un intervalo abierto  $J = (\alpha, \beta)$  máximo para el cual el problema del valor inicial tiene solución única  $x(t)$ ; esto significa que si el problema tiene solución  $y(t)$  en un intervalo  $I$ , entonces  $I \subset J$  y  $y(t) = x(t)$  para todo  $t \in I$ .*

**Definición 2.4.4.** El intervalo  $(\alpha, \beta)$  del teorema 2.4.3 se llama el *intervalo maximal de existencia* de la solución  $x(t)$  del problema con valor inicial 2.4.

Esto define, para cada  $x_0 \in U$ , dos objetos: una *curva solución*

$$C(x_0) = \{(t, x) : x = x(t, x_0), t \in J\} \subset \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$$

y una *órbita*, la cual es una proyección de  $C(x_0)$  en el espacio de estados,

$$Orb(x_0) = \{x = x(t, x_0), t \in J\} \subset \mathbb{R}^n.$$

---

<sup>1</sup>Vea pág. 74 [8]

<sup>2</sup>Vea teorema 1, pág. 89 [8]

Ambas curvas están parametrizadas por el tiempo  $t$  y su dirección queda determinada por la dirección del incremento en el tiempo. Un vector no nulo  $f(x_0)$  es tangente a la órbita  $Orb(x_0)$  en  $x_0$ . Hay una única órbita que pasa a través de un punto  $x_0 \in U$ .

Bajo las condiciones del teorema, la órbita se sale de  $U$  tanto en  $t = \alpha$  (y/o en  $t = \beta$ ) o siempre pertenece a  $U$ ; en el último caso podemos tomar  $J = (-\infty, +\infty)$ .

Si  $\beta = \infty$ , se define el *conjunto  $\omega$ -límite de  $x_0$*  como el conjunto  $\omega(x_0) = \{q \in U \mid \exists \{t_n\}_{n \geq 1} \text{ con } t_n \rightarrow \infty \text{ y } \varphi^{t_n} \rightarrow q, \text{ cuando } n \rightarrow \infty\}$ .

Si  $\alpha = -\infty$ , se define el *conjunto  $\alpha$ -límite de  $x_0$*  como el conjunto  $\alpha(x_0) = \{q \in U \mid \exists \{t_n\}_{n \geq 1} \text{ con } t_n \rightarrow -\infty \text{ y } \varphi^{t_n} \rightarrow q, \text{ cuando } n \rightarrow \infty\}$ .

Ahora podemos definir el operador de evolución  $\varphi^t : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  por la fórmula

$$\varphi^t x_0 = x(t, x_0), \tag{2.4}$$

que asigna a  $x_0$  el punto de la órbita al que llega  $x_0$   $t$  unidades de tiempo después. Cada operador de evolución  $\varphi^t$  se define para  $x \in U$  y  $t \in J$ , donde  $J$  depende de  $x_0$ .

Una de las mayores tareas de la teoría de los sistemas dinámicos es analizar el comportamiento de un sistema dinámico definido por EDOs. Por supuesto, uno podría intentar resolver este problema, únicamente calculando algunas órbitas numéricamente (por simulaciones). Sin embargo, el aspecto más usado de esta teoría es que podemos predecir algunas características del retrato fase de un sistema definido por EDOs sin resolver realmente el sistema. El ejemplo más sencillo de tal información es el número y posiciones de los puntos de equilibrio. En efecto, el punto de equilibrio de un sistema definido por (2.2) son los ceros del campo vectorial dados por:

$$f(x) = 0.$$

Si  $f(x_0) = 0$ , entonces  $\varphi^t x_0 = x_0$  para todo  $t \in \mathbb{R}$ . La estabilidad de un punto de equilibrio también puede determinarse sin resolver el sistema. Por

ejemplo, en el siguiente teorema se proporcionan condiciones suficientes para que un punto de equilibrio  $x_0$  sea estable.

**Teorema 2.4.5. Liapunov [1892]<sup>3</sup>** *Consideremos un sistema dinámico definido por*

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

donde  $f$  es suave. Supongamos que tiene un punto de equilibrio  $x_0$  (i.e.  $f(x_0) = 0$ ) y denotemos por  $A$  la matriz jacobiana de  $f(x)$  evaluada en el punto de equilibrio:  $A = f'(x_0)$ . Entonces  $x_0$  es estable si todos los valores propios [3]  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  de  $A$  satisfacen que  $\text{Re}\lambda < 0$ .

Otra órbita que se puede estudiar a través de la teoría cualitativa son los ciclos límites que definiremos a continuación:

**Definición 2.4.6.** Un *ciclo límite*  $\Gamma$  es una órbita periódica de un sistema plano, tal que  $\Gamma$  es el conjunto  $\alpha$  u  $\omega$  límite de alguna trayectoria diferente de  $\Gamma$ . Si un ciclo  $\Gamma$  es el conjunto  $\omega$ -límite de toda órbita en alguna vecindad de  $\Gamma$ , entonces  $\Gamma$  es un *ciclo  $\omega$ -límite* o *ciclo límite estable*; si  $\Gamma$  es el conjunto  $\alpha$ -límite de toda trayectoria en una vecindad de  $\Gamma$ , entonces  $\Gamma$  es un *ciclo  $\alpha$ -límite* o *ciclo límite inestable*, y si  $\Gamma$  es el conjunto  $\omega$ -límite para algunas trayectorias diferentes de  $\Gamma$  y el conjunto  $\alpha$ -límite para otras trayectorias, entonces  $\Gamma$  es un *ciclo límite semiestable*.<sup>4</sup>

Una de las herramientas más útiles en el estudio de la estabilidad de los ciclos límite en sistemas de la forma:

$$\dot{x} = f(x) \quad x \in \mathbb{R}^n \tag{2.5}$$

es el mapeo de Poincaré o el mapeo del primer retorno. Consideremos  $\Gamma$  una órbita periódica del sistema (2.5), consideremos además una sección transversal local  $\Sigma \subset \mathbb{R}^n$  de dimensión  $n - 1$ . La superficie  $\Sigma$  no necesita ser plana, pero debe ser elegida de tal manera que el flujo sea transversal a la superficie en todas

---

<sup>3</sup>Vea teorema 1.5, pág. 22 [6]

<sup>4</sup>Vea definición 2, pág. 204 [8]

partes, esto es, que  $f(x) \cdot n(x) \neq 0$  para todo  $x \in \Sigma$ , donde  $n(x)$  es el vector normal unitario a  $\Sigma$  en  $x$ . Denotemos por  $p$  el punto donde  $\Gamma$  interseca a  $\Sigma$  y que  $U \subset \Sigma$  alguna vecindad de  $p$ . Si  $\Gamma$  tiene múltiples intersecciones con  $\Sigma$ , entonces se debe contraer  $\Sigma$  hasta que solo se intersequen en un punto. De esta forma el mapeo del primer retorno o el mapeo de Poincaré  $P : U \rightarrow \Sigma$  lo definimos para un punto  $q \in U$  por

$$P(q) = \varphi^J q, \tag{2.6}$$

donde  $J = J(q)$  es el tiempo que necesita la órbita  $\varphi^t q$  que comienza en  $q$  para regresar por primera vez a  $\Sigma$ . Nótese que generalmente  $J$  depende de  $q$  y no es necesario que sea igual a  $T = T(p)$  el período de  $\Gamma$ , sin embargo  $J \rightarrow T$  cuando  $q \rightarrow p$ .

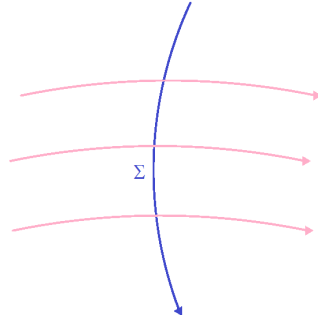


Figura 2.3: Sección transversal

El siguiente teorema establece la existencia y continuidad del mapeo de Poincaré  $P(x)$  y de su primera derivada  $DP(x)$ .

**Teorema 2.4.7.** *Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^n$  y sea  $f \in C^1(E)$  de (2.5). Supongamos que  $\varphi^t x_0$  es una solución periódica de (2.5) de período  $T$  y que el ciclo*

$$\Gamma = \{x \in \mathbb{R}^n \mid x = \varphi^t x_0, 0 \leq t \leq T\}$$

*está contenido en  $E$ . Sea  $\Sigma$  una sección transversal que interseca a  $\Gamma$  en  $x_0$ . Entonces existe un  $\delta > 0$  y una única función  $J(x)$  definida y diferenciable para*

$x \in B_\delta(x_0)$  tal que  $J(x_0) = T$  y

$$\varphi_{J(x)}(x) \in \Sigma$$

para todo  $x \in B_\delta(x_0)$ <sup>5</sup>.

Ahora, para analizar la estabilidad de una órbita periódica al menos en dimensión 2 tenemos el siguiente resultado:

**Teorema 2.4.8.** *Sea  $E$  un subconjunto abierto de  $\mathbb{R}^2$  y supongamos que  $f \in C^1(E)$ . Sea  $\Gamma(t)$  una solución periódica de (2.5) de período  $T$ . Entonces la solución periódica  $\Gamma(t)$  es un ciclo límite estable si*

$$\int_0^T \nabla \cdot f(\Gamma(t)) dt < 0$$

y es un ciclo límite inestable si

$$\int_0^T \nabla \cdot f(\Gamma(t)) dt > 0.$$
<sup>6</sup>

Una demostración de los teoremas 2.4.7 y 2.4.8 se puede revisar en las páginas 212 y 216 de [8].

Durante el resto de este trabajo nos ceñiremos a los sistemas dinámicos de tiempo continuo definidos a través de ecuaciones diferenciales, por lo tanto nuestro espacio de estados es  $\mathbb{R}^n$ , nuestro operador de evolución es el que se define mediante las soluciones, como se expresó en (2.4) y finalmente el conjunto  $T$  que expresa el tiempo queda determinado por las condiciones iniciales, como lo indica el teorema de existencia y unicidad (2.4.2).

---

<sup>5</sup>Vea teorema 1, pág. 212 [8]

<sup>6</sup>Vea teorema 2, pág. 216 [8]

# Capítulo 3

## Equivalencias en los sistemas dinámicos y bifurcaciones

### 3.1. Equivalencia de los sistemas dinámicos

En esta sección se introducen algunos conceptos de gran interés en este trabajo, como las clases de equivalencia, bifurcaciones, diagramas de bifurcación y la forma normal para las bifurcaciones.

Una de las tareas más importantes es el estudio de las características cualitativas de los sistemas dinámicos y su comportamiento, para poder realizar una clasificación y comparar los sistemas. La comparación de objetos se basa en una relación de equivalencia, lo cual permitirá definir clases de equivalencia entre los objetos. Así, empezaremos definiendo lo que es una relación de equivalencia.

**Definición 3.1.1.** Una *relación de equivalencia* [7] en un conjunto  $A$  es un subconjunto  $E$  del producto cartesiano  $A \times A$  que satisface las siguientes condiciones:



- I. Reflexivo, es decir,  $(x, x) \in E \quad \forall x \in A$ ,
- II. Simétrico, si  $(x, y) \in E \Rightarrow (y, x) \in E$ ,
- III. Transitivo, si  $(x, y) \in E$  y  $(y, z) \in E \Rightarrow (x, z) \in E$ .

Esta definición nos servirá para definir cuándo dos sistemas dinámicos son cualitativamente similares o equivalentes; uno esperaría que dos sistemas dinámicos fueran equivalentes si tienen el mismo número de puntos de equilibrio y ciclos, además de regiones de atracción similares.

**Definición 3.1.2.** Un sistema dinámico  $\{T_1, \mathbb{R}^n, \varphi^t\}$  es *topológicamente equivalente* a un sistema dinámico  $\{T_2, \mathbb{R}^n, \psi^t\}$  si existe un homeomorfismo  $h : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  que envía órbitas del primer sistema a órbitas del segundo sistema, preservando la dirección de las órbitas determinada por el avance del tiempo en el sentido que si una órbita  $\Gamma$  del primer sistema se dirige de  $x_1$  a  $x_2$ , entonces sus imágenes se dirigen a una órbita  $\Upsilon$  del segundo sistema de  $h(x_1)$  a  $h(x_2)$ .

Recordemos que un *homeomorfismo*  $f$  entre dos espacios métricos  $X$  y  $Y$  es una función biyectiva donde  $f$  y la función inversa  $f^{-1}$  son continuas [7].

Vemos que mediante esta definición obtenemos una relación de equivalencia en el conjunto de los sistemas dinámicos. En efecto, sea  $\{T, \mathbb{R}^n, \psi^t\}$  un sistema dinámico, para ver la propiedad reflexiva basta con tomar como homeomorfismo  $h = Id$ , con  $h : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ , es decir, la función identidad, que es continua y con inversa continua y preserva las órbitas y su dirección. Para ver la propiedad simétrica, supongamos que  $\{T_1, \mathbb{R}^n, \varphi^t\}$  es topológicamente equivalente a  $\{T_2, \mathbb{R}^n, \psi^t\}$  y consideremos el homeomorfismo  $h$  correspondiente; queremos ver si existe un homeomorfismo  $g$  tal que envíe órbitas del segundo sistema al primero y que preserve sus direcciones. Para esto basta considerar a  $g = h^{-1}$ , ya que como  $h$  es un homeomorfismo, entonces  $g$  y  $g^{-1}$  son funciones continuas, y por las propiedades de  $h$  tenemos que  $g$  envía órbitas del segundo sistema a órbitas del primero y preserva sus direcciones. Para ver la propiedad transitiva, supongamos que un sistema dinámico  $\{T_1, \mathbb{R}^n, \varphi^t\}$  es topológicamente equivalente a  $\{T_2, \mathbb{R}^n, \psi^t\}$  y que éste a su vez es topológicamente equivalente

a  $\{T_3, \mathbb{R}^n, \Phi^t\}$ , y consideremos los homeomorfismos  $h, g$  correspondientes. Para comprobar que  $\{T_1, \mathbb{R}^n, \varphi^t\}$  es topológicamente equivalente a  $\{T_3, \mathbb{R}^n, \Phi^t\}$ , consideremos el homeomorfismo  $z = g \circ f$ , que por ser composición de funciones continuas es continua y cuya inversa es de la forma  $z^{-1} = f^{-1} \circ g^{-1}$ , que también es continua, ya que es composición de funciones continuas. De este modo verificamos que mediante la definición 3.1.2 obtenemos una relación de equivalencia para los sistemas dinámicos.

A veces el estudio de los sistemas dinámicos se realiza de manera local, en realidad es lo que se hace en este trabajo, por lo que requerimos la siguiente definición (3.1.2).

**Definición 3.1.3.** Un sistema dinámico  $\{T, \mathbb{R}^n, \varphi^t\}$  es *equivalente topológicamente de manera local* cerca de un punto de equilibrio (o regular)  $x_0$  a un sistema dinámico  $\{T, \mathbb{R}^n, \psi^t\}$  cerca de un punto equilibrio (o regular)  $y_0$  si existe un homeomorfismo  $h : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  que:

- I. Está definido en una pequeña vecindad  $U \subset \mathbb{R}^n$  de  $x_0$
- II. Satisface que  $y_0 = h(x_0)$
- III. Envía órbitas del primer sistema en  $U$  a órbitas del segundo sistema en  $V = f(U) \subset \mathbb{R}^n$  preservando su dirección.

Veamos un ejemplo, el cual es un caso particular de la equivalencia del nodo y el foco en un sistema dinámico plano, es decir,  $X = \mathbb{R}^2$ . Recordemos que, dado un sistema dinámico, si los valores propios de la matriz jacobiana son tales que  $\lambda_{1,2} \in \mathbb{R}$ ,  $\lambda_{1,2} < 0$ , el sistema se denomina nodo. Si los valores propios de la matriz jacobiana son tales que  $\lambda_{1,2} \in \mathbb{C}$  y además  $\text{Re } \lambda_{1,2} < 0$ , entonces el sistema se denomina foco [2].

**Ejemplo 3.1.4.** Consideremos los dos sistemas dinámicos

$$\begin{cases} \dot{x} = -x, \\ \dot{y} = -y, \end{cases} \quad (3.1)$$

y

$$\begin{cases} \dot{x} = -x - y, \\ \dot{y} = x - y. \end{cases} \quad (3.2)$$

El sistema (3.1) tiene matriz jacobiana

$$\begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

cuyos valores propios son  $\lambda_{1,2} = -1$ , por lo que la solución del sistema es

$$\begin{aligned} x(t) &= e^{-t}, \\ y(t) &= e^{-t} \end{aligned}$$

y sus órbitas en el espacio de estados son líneas rectas (Figura 3.1 (a)). En este caso, por la forma de las soluciones, el origen es estable, ya que las soluciones  $e^{-t} \rightarrow 0$  cuando  $t \rightarrow \infty$ . Mientras tanto el sistema (3.2) tiene matriz jacobiana

$$\begin{pmatrix} -1 & -1 \\ 1 & -1 \end{pmatrix}$$

la cual tiene valores propios  $\lambda_1 = -1 + i$  y  $\lambda_2 = -1 - i$  y sus soluciones tienen forma de espiral (Figura 3.1 (b)). En este caso el origen también es estable.

Ambos sistemas son topológicamente equivalentes, por ejemplo, en el disco unitario. Vamos a probar esto explícitamente construyendo el homeomorfismo  $h : U \rightarrow U$ .

Para ello necesitaremos las representaciones polares de los sistemas (3.1) y (3.2) donde  $p : T \rightarrow \mathbb{R}_+$  es una función que representa el radio de las trayectorias y  $\theta : T \rightarrow [0, 2\pi]$  es una función que representa el ángulo de las trayectorias, que tienen la siguiente forma:

$$\begin{cases} \dot{p} = -p, \\ \dot{\theta} = 0 \end{cases}$$

para (3.1), mientras que para (3.2) tenemos la siguiente representación polar del sistema:

$$\begin{cases} \dot{p} = -p, \\ \dot{\theta} = 1 \end{cases}$$

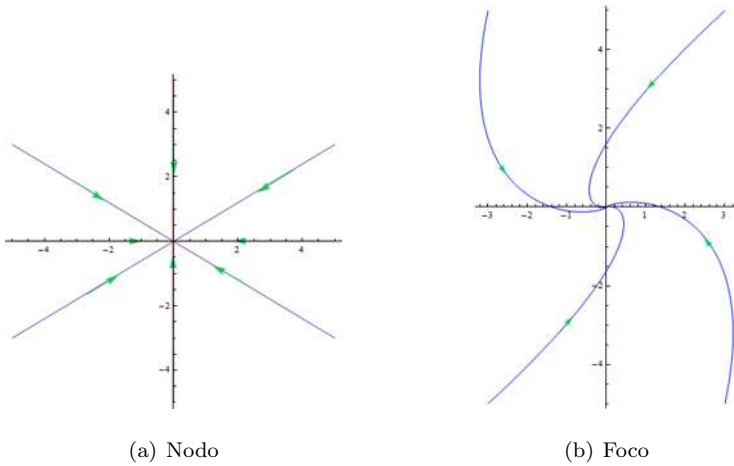


Figura 3.1: Retratos fase.

cuyas soluciones son:

$$\begin{aligned} p(t) &= p_0 e^{-t}, \\ \theta(t) &= \theta_0 \end{aligned}$$

para el primer sistema, mientras que para el segundo tenemos:

$$\begin{aligned} p(t) &= p_0 e^{-t}, \\ \theta(t) &= \theta_0 + t. \end{aligned}$$

Tomemos un punto  $b \neq 0$  en  $U$  con coordenadas polares  $(p_0, \theta_0)$  y consideremos el tiempo requerido,  $J$ , para ir del punto  $(1, \theta_0)$  hasta el punto  $b$  a lo largo de la órbita del sistema (3.1); este tiempo solo depende de  $p_0$  y se calcula fácilmente:

$$J(p_0) = -\ln p_0$$

Ahora consideremos una órbita del sistema (3.2) que comienza en el punto  $(1, \theta_0)$  y sea  $a = (p_1, \theta_1)$  el punto al cual llega la órbita después del tiempo  $J(p_0)$ . Una función  $a = h(b)$  que transforma  $b = (p_0, \theta_0) \neq 0$  en  $a = (p_1, \theta_1)$  esta dada por:

$$h : \begin{cases} p_1 = p_0 \\ \theta_1 = \theta_0 - \ln p_0. \end{cases} \quad (3.3)$$

Para  $b = 0$  ajustamos  $a = 0$ , esto es,  $h(0)$ . De esta manera la función que acabamos de construir transforma  $U$  en sí mismo por una rotación, cada círculo  $p_0 = \text{constante}$  por un ángulo dependiente de  $p_0$ . Este ángulo es igual a cero en  $p_0 = 1$  y se incrementa a medida que  $p_0 \rightarrow 0$ . Esta función es continua e invertible y envía órbitas del sistema (3.1) a órbitas de (3.2) preservando la dirección. Por lo tanto estos dos sistemas son topológicamente equivalentes en  $U$ .

## 3.2. Clasificación topológica de los puntos de equilibrio

Sea  $x_0$  un punto de equilibrio del sistema  $\dot{x} = f(x)$ ,  $x \in \mathbb{R}^n$  donde  $f$  es suave; sea  $A$  la matriz Jacobiana de  $f$  evaluada en  $x_0$ . Sean  $n_-, n_0, n_+$  el número de valores propios de  $A$  con parte real negativa, cero y positiva respectivamente.

**Definición 3.2.1.** Un punto de equilibrio se llama *hiperbólico* si  $n_0 = 0$ , esto es, si no hay valores propios en el eje imaginario. Un punto de equilibrio hiperbólico se llama *silla-hiperbólico* si  $n_-, n_+ \neq 0$

Para un punto de equilibrio  $x_0$  introducimos los siguientes conjuntos:

$$W^s(x_0) = \{x : \varphi^t x \rightarrow x_0, t \rightarrow +\infty\}$$

y

$$W^u(x_0) = \{x : \varphi^t x \rightarrow x_0, t \rightarrow -\infty\},$$

donde  $\varphi^t$  es el flujo asociado a  $\dot{x} = f(x)$ .

**Definición 3.2.2.**  $W^s(x_0)$  se llama conjunto estable de  $x_0$ , mientras que  $W^u(x_0)$  se llama conjunto inestable de  $x_0$ .

**Definición 3.2.3.** Una *variedad diferencial n-dimensional*<sup>1</sup>  $M$ , es un espacio métrico conexo con una cubierta abierta  $U_\alpha$ , es decir,  $M = \bigcup_\alpha U_\alpha$  tal que

---

<sup>1</sup>Vea definición 2 pág. 107 [8]

I. Para todo  $\alpha$ ,  $U_\alpha$  es homeomorfo a la bola unitaria abierta en  $\mathbb{R}^n$ ,  $B = \{x \in \mathbb{R}^n \mid \|x\| < 1\}$ , i.e., para todo  $\alpha$  existe un homeomorfismo de  $U_\alpha$  en  $B$ ,  $h_\alpha : U_\alpha \rightarrow B$ , y

II. si  $U_\alpha \cap U_\beta \neq \emptyset$  y  $h_\alpha : U_\alpha \rightarrow B$ ,  $h_\beta : U_\beta \rightarrow B$  son homeomorfismos, entonces  $h_\alpha(U_\alpha \cap U_\beta)$  y  $h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta)$  son subconjuntos de  $\mathbb{R}^n$  y el mapeo

$$h = h_\alpha \circ h_\beta^{-1} : h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta) \rightarrow h_\alpha(U_\alpha \cap U_\beta)$$

es diferenciable (o de clase  $C^k$ ) y para todo  $x \in h_\beta(U_\alpha \cap U_\beta)$ , el determinante Jacobiano  $\det Dh(x) \neq 0$ . La variedad  $M$  es analítica si el mapeo  $h = h_\alpha \circ h_\beta^{-1}$  es analítico.

**Teorema 3.2.4. (Variedad local estable<sup>2</sup>)** Dado  $x_0$  un punto de equilibrio hiperbólico (i.e.  $n_0 = 0, n_+ + n_- = n$ ), las intersecciones de  $W^s(x_0)$  y  $W^u(x_0)$  con una vecindad suficientemente pequeña de  $x_0$  contienen subvariedades suaves  $W_{loc}^s(x_0)$  y  $W_{loc}^u(x_0)$  de dimensión  $n_-$  y  $n_+$  respectivamente. Además  $W_{loc}^s(x_0)$  ( $W_{loc}^u(x_0)$ ) es tangente en  $x_0$  con  $T^s$  ( $T^u$ ), donde  $T^s$  ( $T^u$ ) es el espacio propio generalizado correspondiente a la unión de todos los valores propios de  $A$  con  $\text{Re } \lambda < 0$  ( $\text{Re } \lambda > 0$ ).

Globalmente los conjuntos invariantes  $W^s$  y  $W^u$  son variedades inmersas de dimensión  $n_-$  y  $n_+$  respectivamente y tienen la mismas propiedades de suavidad que  $f$ . Teniendo esto en cuenta, llamaremos a los conjuntos  $W^s$  y  $W^u$  variedades invariantes estable e inestable de  $x_0$  respectivamente.

El siguiente teorema da una clasificación topológica de los puntos de equilibrio hiperbólicos.

**Teorema 3.2.5.** Los retratos fase del sistema  $\dot{x} = f(x)$  cerca de dos puntos de equilibrio hiperbólicos  $x_0$  y  $y_0$  son localmente topológicamente equivalentes si y solo si estos puntos de equilibrio tienen el mismo número de valores propios con  $\text{Re } \lambda < 0$  y  $\text{Re } \lambda > 0$  en la matriz Jacobiana de  $f$  evaluada en  $x_0$  y  $y_0$ <sup>3</sup>.

<sup>2</sup>Vea teorema 2.1, pág. 46 [6]

<sup>3</sup>Vea teorema 2.2, pág. 48 [6]

### 3.3. Bifurcaciones y diagramas de bifurcación

#### 3.3.1. Definiciones y resultados básicos

Ahora consideremos un sistema dinámico que depende de parámetros, que escribiremos de la siguiente manera:

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

donde  $x \in \mathbb{R}^n$  y  $\alpha \in \mathbb{R}^m$  representan las variables fase y los parámetros respectivamente; consideremos el retrato fase del sistema cuando el parámetro varía. Hay 2 posibilidades: que el sistema permanezca topológicamente equivalente al sistema original o no.

**Definición 3.3.1.** La aparición de retratos fase no equivalentes topológicamente bajo la variación de parámetros se llama *bifurcación*.

**Definición 3.3.2.** Un *diagrama de bifurcación* de un sistema dinámico es una estratificación de su espacio de parámetros inducida por la equivalencia topológica junto con los retratos fase representativos de cada estrato.

**Definición 3.3.3.** La *codimensión* de una bifurcación en un sistema  $\dot{x} = f(x, \alpha)$  es la diferencia entre la dimensión del espacio de parámetros y la dimensión de la correspondiente frontera de bifurcación.

Equivalentemente, la codimensión es el número de condiciones independientes que determinan la bifurcación.

La siguiente definición es equivalente a la definición 3.1.2 con las modificaciones necesarias debido a la dependencia del parámetro.

**Definición 3.3.4.** Un sistema dinámico

$$\dot{x} = f(x, \alpha), x \in \mathbb{R}^n, \alpha \in \mathbb{R}^m \tag{3.4}$$

es equivalente topológicamente a un sistema dinámico

$$\dot{y} = g(y, \beta), y \in \mathbb{R}^n, \beta \in \mathbb{R}^m \tag{3.5}$$

si:

- I. Existe un homeomorfismo del espacio de parámetros  $p : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$  tal que  $\beta = p(\alpha)$ .
- II. Hay un homeomorfismo dependiente del parámetro del espacio fase  $h_\alpha : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n, y = h_\alpha(x)$  que envía órbitas del sistema (3.4) a valores del parámetro  $\alpha$  en órbitas del sistema (3.5) a valores del parámetro  $\beta = p(\alpha)$  preservando la dirección.

Al igual que la definición 3.1.2, la definición 3.3.4 puede modificarse para realizar un estudio local.

**Definición 3.3.5.** Dos sistemas (3.4) y (3.5) son *localmente equivalentes topológicamente* cerca del origen si existe una función  $(x, \alpha) \rightarrow (h_\alpha(x), p(\alpha))$  definida en una pequeña vecindad de  $(x, \alpha) = (0, 0)$  en el producto directo  $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$  y tal que:

- I.  $p : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$  es un homeomorfismo definido en una pequeña vecindad de  $\alpha = 0, p(0) = 0$ .
- II.  $h_\alpha : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  es un homeomorfismo dependiente del parámetro definido en una pequeña vecindad  $U_\alpha$  de  $x_0, h_0(0) = 0$  y envía órbitas de (3.4) en  $U_\alpha$  a órbitas de (3.5) en  $h_\alpha(U_\alpha)$  preservando la dirección.

Sea

$$\dot{\xi} = g(\xi, \beta; \sigma), \quad \xi \in \mathbb{R}^n, \quad \beta \in \mathbb{R}^k, \quad \sigma \in \mathbb{R}^l \quad (3.6)$$

un sistema simple (polinomial en  $\xi_i$ ) que tiene en  $\beta = 0$  un punto de equilibrio  $\xi = 0$  que satisface  $k$  condiciones de bifurcación que determinan una bifurcación de codimensión  $k$  para este punto de equilibrio. Aquí  $\sigma$  es un vector de los coeficientes  $\sigma_i, i = 1, 2, \dots, l$ , de los polinomios involucrados en (3.6). Junto con el sistema (3.6) vamos a considerar un sistema

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



el cual tiene en  $\alpha = 0$  un punto de equilibrio  $x = 0$ .

**Definición 3.3.6. (Forma normal topológica)** El sistema (3.6) es una *forma normal topológica* para la bifurcación si cualquier sistema genérico (3.7) con punto de equilibrio  $x = 0$  que satisface las mismas condiciones de bifurcación en  $\alpha = 0$  es localmente topológicamente equivalente cerca del origen a (3.6) para algunos valores de los coeficientes  $\sigma_i$

Es necesario precisar a qué nos referimos cuando decimos un sistema *genérico*. Nos referiremos a un sistema genérico si el sistema cumple un número finito de *condiciones de genericidad*, las cuales tendrán la forma de desigualdades

$$N_i[f] \neq 0, i = 1, 2, \dots, s$$

en las cuales cada  $N_i$  es alguna función algebraica de ciertas derivadas parciales de  $f(x, \alpha)$  respecto a  $x$  y  $\alpha$  evaluado en  $(x, \alpha) = (0, 0)$ ; así, un sistema dependiente de un parámetro "típico" satisface estas condiciones. Para ser exactos, el valor de  $\sigma$  está determinado por los valores de  $N_i, i = 1, \dots, s$ . Es útil distinguir las condiciones de genericidad que están determinadas por el sistema en los valores críticos de los parámetros  $\alpha = 0$ , estas condiciones pueden expresarse en términos de las derivadas parciales de  $f(x, 0)$  con respecto a  $x$  y evaluadas en  $x = 0$  y se conocen como condiciones de *no degeneración*.

Todas las demás condiciones en las cuales las derivadas de  $f(x, \alpha)$  respecto a  $\alpha$  están involucradas se llaman condiciones de *transversalidad*. El papel de estos dos tipos de condiciones es diferente; las condiciones de que el sistema sea no degenerado garantizan que el valor de punto de equilibrio crítico (singularidad) no es "anormal" o muy degenerado (i.e es típico en una clase de valores de puntos de equilibrio que satisfacen las condiciones de bifurcación), mientras que las condiciones de transversalidad aseguran que los parámetros despliegan esta singularidad de una forma genérica.

Si se construye una forma topológica normal, su diagrama de bifurcación tiene claramente un significado universal, ya que siempre aparece como una parte de los diagramas de bifurcación de los sistemas genéricos que exhiben la bifurcación relevante

**Definición 3.3.7. (Sistema inducido)** El sistema

$$\dot{y} = g(y, \beta), y \in \mathbb{R}^n, \beta \in \mathbb{R}^m$$

es *inducido* por el sistema

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

si  $g(y, \beta) = f(y, p(\beta))$ , donde  $p: \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$  es una función continua.

**Definición 3.3.8. (Deformación versal)** El sistema (3.6) es una *deformación versal* de la bifurcación local correspondiente si cualquier sistema (3.7) con punto de equilibrio  $x = 0$  que satisface las mismas condiciones de bifurcación y condiciones de no degeneración en  $\alpha = 0$  es localmente topológicamente equivalente cerca del origen a un sistema inducido por (5.6) para algunos valores de los coeficientes  $\sigma_i$ .

## 3.4. Estabilidad estructural

Hay una definición general para la distancia entre dos sistemas dinámicos.

**Definición 3.4.1.** La *distancia* entre

$$\dot{x} = f(x), x \in \mathbb{R}^n \tag{3.8}$$

y

$$\dot{x} = g(x), x \in \mathbb{R}^n \tag{3.9}$$

en una región cerrada y acotada  $U \subset \mathbb{R}^n$  es un número positivo  $d_1$  dado por:

$$d_1 = \max_{x \in U} \left\{ \| f(x) - g(x) \| + \left\| \frac{df(x)}{dx} - \frac{dg(x)}{dx} \right\| \right\}$$

los sistemas son  $\epsilon$ - cercanos en  $U$  si  $d_1 \leq \epsilon$ .

Definamos un sistema estructuralmente estable como el que cumple que cualquier sistema suficientemente cercano es topológicamente equivalente a él.

**Definición 3.4.2. Estabilidad estructural** El sistema  $\dot{x} = f(x)$  es *estructuralmente estable* en la región  $U$  si existe un  $\epsilon > 0$  tal que para cualquier sistema  $\dot{x} = g(x)$  que sea  $\epsilon$  cercano al sistema original, es decir, que  $d_1(f, g) < \epsilon$ , se cumpla que  $f$  y  $g$  sean topológicamente equivalentes en  $U$ .

Esta definición tiene una desventaja, el considerar la región  $U$  fija, ya que incluso una pequeña perturbación del sistema haría que no fuera estructuralmente estable, por ejemplo, hay sistemas que tienen puntos de equilibrio hiperbólicos en la frontera de  $U$  o ciclos hiperbólicos que tocan la frontera y según esta definición son estructuralmente inestables, ya que bajo pequeñas perturbaciones del sistema el punto de equilibrio queda fuera de  $U$  o los ciclos quedan parcialmente fuera de  $U$ , por lo cual ya no serían topológicamente equivalentes. Hay dos formas de manejar este problema. La primera es considerar el sistema dinámico en todo el espacio fase y olvidarse de regiones. Esta manera de hacerlo es perfecta para los sistemas dinámicos definidos en variedades suaves y compactas  $X$ , en tal caso la región  $U$  en la definición (3.4.2) y también en la definición de distancia debería ser substituida por la variedad compacta  $X$ . Desafortunadamente, para los sistemas en  $\mathbb{R}^n$  esto fácilmente nos conduce a complicaciones, por ejemplo, la distancia entre cualquiera de dos sistemas puede ser infinita si el supremo en  $d_1$  se toma sobre todo  $\mathbb{R}^n$ . Por lo tanto otra opción es seguir trabajando con regiones acotadas pero introducir otra definición de estabilidad estructural.

**Definición 3.4.3. Estabilidad estructural de Andronov** Un sistema (3.8) definido en una región  $D \subset \mathbb{R}^n$  es *estructuralmente estable en el sentido de Andronov* en una región  $D_0 \subset D$  si para cualquier sistema (3.9) suficientemente  $C^1$ -cercano en  $D$  hay regiones  $U, V \subset D, D_0 \subset D$  tal que (3.8) es topológicamente en  $U$  a (3.9) en  $V$ .

Si (3.8) es estructuralmente estable en  $D_0 \subset D$ , entonces es estructuralmente estable en cualquier región  $D_1 \subset D_0$ . Hay casos en que las definiciones (3.4.2) y (3.4.3) realmente coinciden.

**Lema 3.4.4.** *Si un sistema es estructuralmente estable en el sentido de Andronov en una región  $D_0$  con clausura  $B_0$  y todas sus órbitas apuntan estrictamente*

dentro de  $B_0$ , entonces es estructuralmente estable en  $U = D_0$  <sup>4</sup>.

El siguiente teorema clásico nos da las condiciones necesarias y suficientes para que un sistema dinámico en el plano sea estructuralmente estable.

**Teorema 3.4.5.** *Un sistema dinámico suave*

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

*es estructuralmente estable en una región  $D_0 \subset \mathbb{R}^2$  si y solo si:*

- I. Tiene un número finito de puntos de equilibrio y ciclos límites en  $D_0$  y todos ellos son hiperbólicos*
- II. No hay separatrices de un punto silla regresando al mismo punto silla o conectando dos puntos sillas diferentes en  $D_0$  <sup>5</sup>.*

---

<sup>4</sup>Vea lema 2.1, pág. 71 [6]

<sup>5</sup>Vea teorema 2.5, pág. 72 [6]

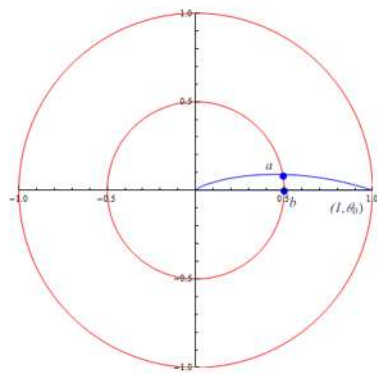


Figura 3.2: Homeomorfismo  $h$ .

# Capítulo 4

## Bifurcaciones silla nodo

### 4.1. Bifurcaciones silla nodo en sistemas unidimensionales

En general, un sistema unidimensional

$$\dot{V} = F(V, I),$$

que tiene un punto de equilibrio  $V = V_0$  para algún valor del parámetro  $I = I_0$ , esto es,  $F(V_0, I_0) = 0$ , se dice que es una *bifurcación silla nodo*, algunas veces se le llama *bifurcación de pliegue*, si se satisfacen las siguientes condiciones matemáticas, ilustradas en la Fig.(4.1)

- *No hiperbolicidad* El valor propio  $\lambda$  en  $V_0$  es cero,

$$\lambda = F_V(V, I_0) = 0 \quad (\text{en } V = V_0), \quad (4.1)$$

donde  $F_V$  denota la derivada parcial de  $F$  con respecto a  $V$ ,  $F_V = \frac{\partial F}{\partial V}$ .

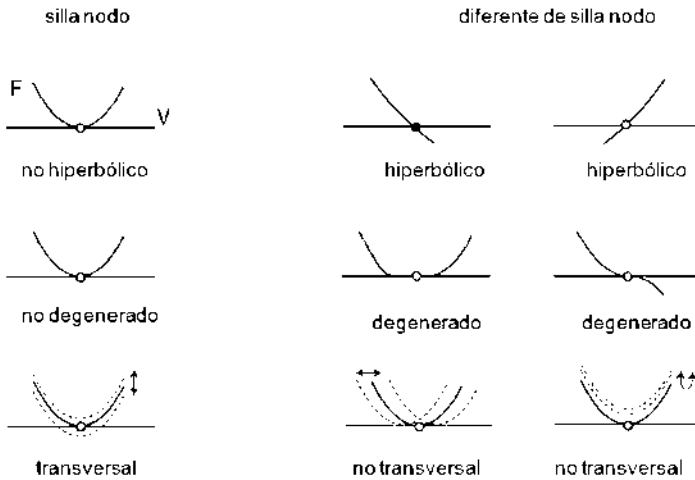


Figura 4.1: Diagrama de bifurcación silla-nodo unidimensional

Los puntos de equilibrio con valores propios cero o imaginarios puros se llaman no hiperbólicos, geoméricamente esta condición implica que la gráfica de  $F$  tiene pendiente horizontal en el punto de equilibrio.

- La *no-degeneración*. La derivada de segundo orden con respecto a  $V$  en  $V_0$  es diferente de cero,

$$F_{VV}(V, I_0) \neq 0 \quad (\text{en } V = V_0) \quad (4.2)$$

Geoméricamente esto significa que la gráfica de  $F$  es similar a la parábola cuadrática  $V^2$  en la Fig.(4.1)

- *Transversalidad*. La función  $F(V, I)$  no es degenerada con respecto al parámetro de bifurcación  $I$ ,

$$F_I(V_0, I) \neq 0$$

(en  $I = I_0$ ),

donde  $F_I$  denota la derivada parcial de  $F$  con respecto a  $I$ . Geométricamente esto significa que cuando  $I$  va cambiando al pasar por  $I_0$ , la gráfica se acerca, toca y después interseca el eje  $V$

La bifurcación silla nodo produce una aparición o desaparición de un par de puntos de equilibrio, como en la Fig.(4.1). Ninguno de los ejemplos mostrados en el lado derecho de la Fig.(4.1) puede representar una bifurcación silla nodo, ya que la menos una de las tres condiciones no se satisface.

El número de condiciones que involucran una igualdad (“=”) se llama la codimensión de una bifurcación. La bifurcación silla nodo tienen codimensión 1 porque sólo hay una condición que involucra la igualdad, las otras dos condiciones involucran desigualdades (“≠”). Es fácil verificar que

$$\dot{V} = I + V^2$$

es una bifurcación silla nodo cuando  $V = 0$  e  $I = 0$ , esta ecuación se llama la *forma normal topológica* de las bifurcaciones silla nodo. Los retratos fase de esta ecuación son topológicamente equivalentes a los bosquejados en la Fig. 4.2, salvo porque la bifurcación ocurre en  $I = 0$ , en vez de  $I = 16$ .

## 4.2. Bifurcaciones silla nodo en sistemas bidimensionales

En la figura 4.3 se simula la inyección de una rampa de corriente directa  $I$  en un modelo  $I_{Na,p} + I_K$  con una corriente  $I_K$  en el que se inyecta una corriente  $I$  en forma de rampa. El objetivo es entender la transición del estado de reposo al de disparo repetitivo.



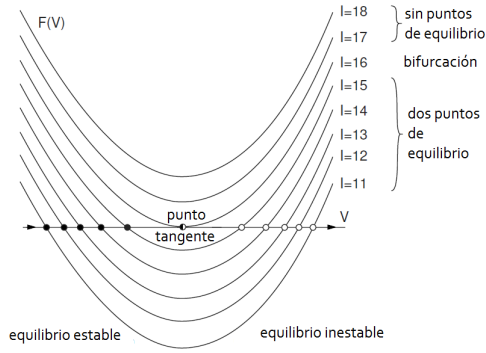


Figura 4.2: Bifurcación silla nodo

Cuando  $I$  es pequeña el retrato fase del modelo tiene dos puntos de equilibrio en el rango de bajo voltaje, uno estable que corresponde al estado de reposo y un punto silla (Fig. 4.4).

Al incrementar el parámetro  $I$  la distancia entre los puntos de equilibrio decrece hasta que coinciden, provocando que con incrementos mayores de  $I$  desaparezcan el punto de equilibrio nodo y el punto silla (Fig. 4.5).

Al seguir aumentando el parámetro, se tiene la desaparición del estado de reposo.

### 4.2.1. Un modelo neuronal que presenta una bifurcación silla nodo

Tomemos como ejemplo el modelo  $I_{Na,p} + I_K$  (1.1) con una corriente  $I_K$  de alto umbral (Vea valores en 1.3). La bifurcación silla nodo ocurre cuando la nulclina de  $V$  toca la nulclina de  $n$ , como se ve en la figura (4.7).

Resolviendo las ecuaciones numéricamente, encontramos que esto ocurre cuando  $I_0 = 4,51$  y  $(V_0, n_0) = (-61, 0,0007)$ . La matriz Jacobiana evaluada en el punto de equilibrio es

$$L = \begin{pmatrix} 0,0435 & -290 \\ 0,00015 & -1 \end{pmatrix}$$

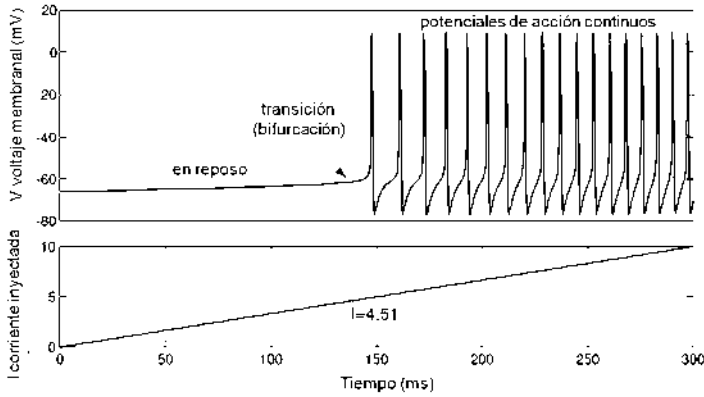


Figura 4.3: Transición del estado de reposo a uno de disparos repetitivos en el modelo  $I_{Na,p} + I_K$  con una corriente inyectada  $I$  en forma de rampa

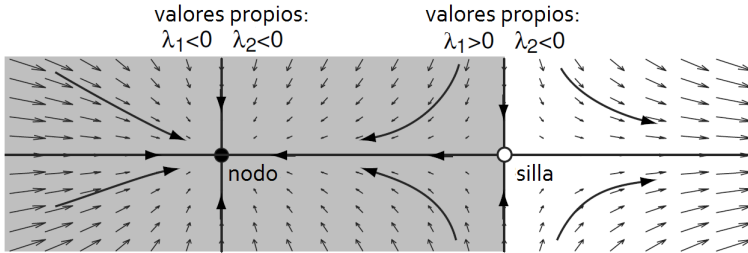


Figura 4.4: Antes del valor crítico

y tiene dos valores propios  $\lambda_1 = 0$  y  $\lambda_2 = -0,9565$  con sus correspondientes valores propios

$$v_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0,00015 \end{pmatrix} \text{ y } v_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0,0034 \end{pmatrix}$$

bosquejados en el recuadro de la figura (4.7) (Es fácil verificar que  $Lv_1 = 0$  y  $Lv_2 = -0,9565v_2$ .) Las condiciones de no degeneración y transversalidad nos proporcionan  $a = 0,1887$  y  $c = 1$ , de tal manera que la forma normal topológica para el modelo  $I_{Na,p} + I_K$  es

$$\dot{V} = (I - 4,51) + 0,1887(V + 61)^2,$$

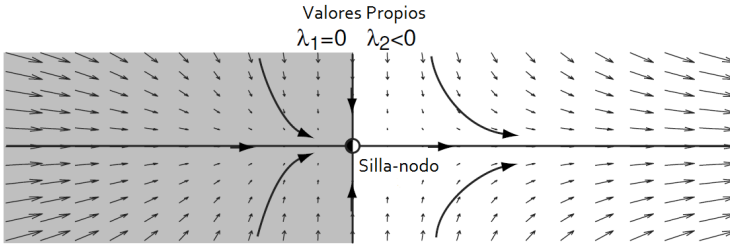


Figura 4.5: En el valor crítico

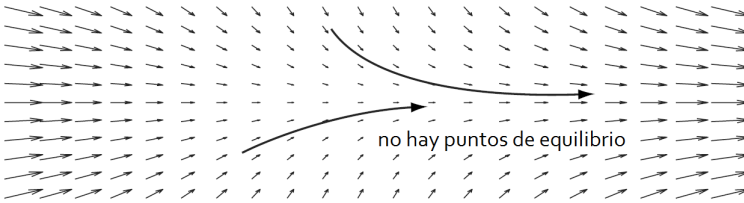


Figura 4.6: Después del valor crítico

que puede ser resuelto analíticamente. Los bosquejos de los diagramas correspondientes de bifurcación se muestran en la figura (4.8) y no es sorprendente que haya una buena correspondencia entre el modelo original y la forma normal cuando  $I$  está cerca del valor de bifurcación.

### 4.3. Bifurcación silla nodo en un círculo invariante

Una bifurcación silla nodo en un círculo invariante, como su nombre lo indica, es una bifurcación silla nodo como la descrita en las secciones anteriores, con una condición adicional: la bifurcación ocurre sobre un círculo invariante, (compare las figuras 6.1 y 6.3). Aquí, el círculo invariante consiste de dos trayectorias, llamadas trayectorias heteroclínicas que conectan el nodo y el punto silla y se

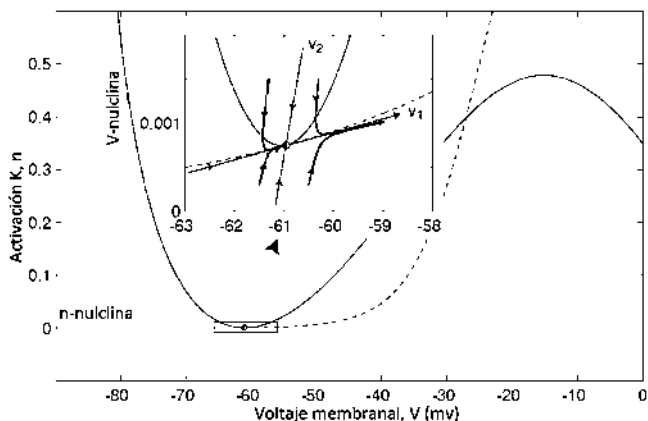


Figura 4.7: Bifurcación silla-nodo en el modelo  $I_{Na,p} + I_K$  con  $I_K$  de alto umbral

llama invariante porque cualquier solución que empieza en el círculo permanece en él todo el tiempo. Cuando el punto silla y el nodo coinciden en un sólo punto, la pequeña trayectoria que los unía se encoge a ese punto y la trayectoria heteroclínica más grande se convierte en una círculo invariante homoclínico, (una trayectoria homoclínica es la que empieza y termina en el mismo punto crítico). Cuando el punto desaparece, el círculo se convierte en un ciclo límite.

### 4.3.1. Un modelo neuronal que presenta una bifurcación silla nodo en un círculo invariante

Ambas bifurcaciones ocurren en el modelo  $I_{Na,p} + I_K$  (1.1), como se muestra en la figura 4.11, la diferencia entre la parte superior e inferior de la figura se produce por la diferencia de valores de la constante de tiempo  $\tau(V)$  de la corriente  $K^+$ . Debido a que la corriente  $I_K$  tiene un alto umbral, la constante temporal no afecta la dinámica en reposo, pero marca una gran diferencia cuando se genera un potencial de acción. Si la corriente es rápida, como en la imagen superior, ésta se activa durante la subida del potencial de acción, provocando un decremento en la amplitud del potencial, y se desactiva durante el descenso del PA, permitiendo que continúe la activación y resultando en un nuevo PA;

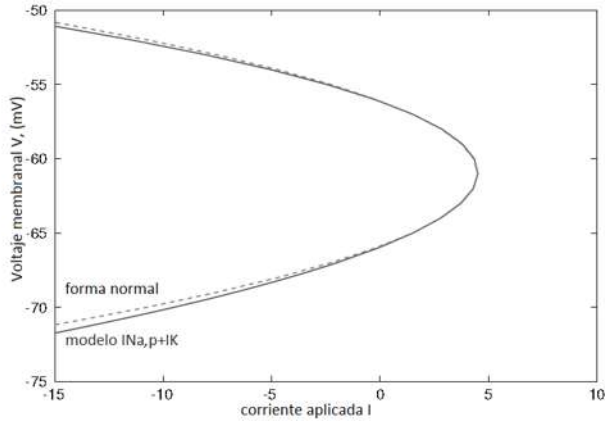


Figura 4.8: Diagramas de bifurcación de la forma normal topológica y del modelo  $I_{Na,p} + I_K$  con  $I_K$  de alto umbral

en contraste, la corriente  $K^+$  más lenta (imagen inferior) no tiene tiempo de desactivarse durante la caída del PA, por lo que sigue bajando el voltaje, produciendo en consecuencia una corta hiperpolarización, en la que  $V$  baja aún más del valor del estado de reposo.

Desde el punto de vista geométrico, los retratos fase de 4.7 y 4.11 (a) tienen la misma estructura geométrica: hay una trayectoria homoclínica (un ciclo invariante) que se origina en el punto silla nodo, deja su pequeña vecindad, dispara un PA, regresa a su vecindad y termina en el punto silla nodo. Esta trayectoria homoclínica es un ciclo límite tractor con período infinito que corresponde a disparos con frecuencia cero. Otra propiedad importante es la manera en la que la frecuencia de oscilación depende del parámetro de bifurcación, en este caso, de la corriente inyectada.

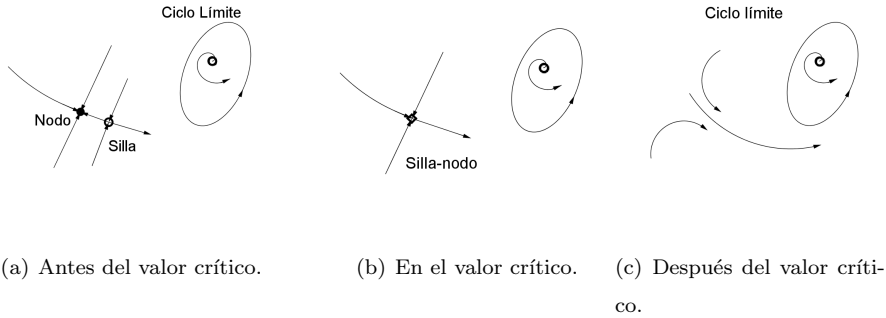


Figura 4.9: Diagrama de la bifurcación silla-nodo.

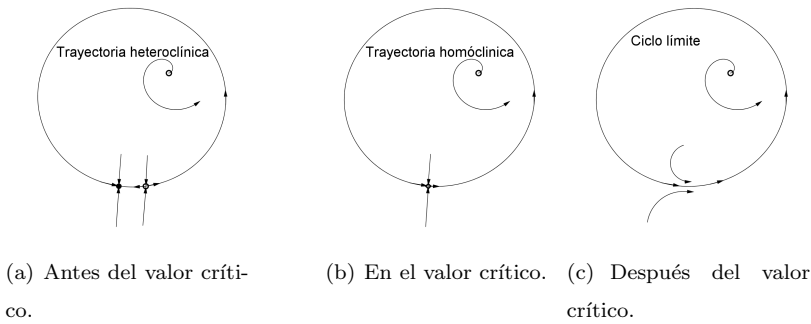


Figura 4.10: Diagrama de la bifurcación silla-nodo en un ciclo invariante.

## 4.4. Bifurcación silla nodo en sistemas de dimensión $k$

Un sistema  $k$ -dimensional

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

que tiene un punto de equilibrio  $x_0$  para algún valor de la bifurcación  $\alpha$  exhibe una bifurcación *silla nodo* (o de pliegue) si el punto de equilibrio es no - hiperbólico con un valor simple cero, la función es no degenerada, y es transversal con respecto a  $\alpha$ . La primera condición es fácil de verificar:

- *No hiperbolicidad* La matriz jacobiana  $k \times k$  de derivadas parciales en el punto de equilibrio tiene exactamente un valor propio cero, y los otros valores

propios tienen partes reales diferentes de cero.

En general, las otras dos condiciones tienen formas complicadas ya que involucran proyecciones del campo vectorial sobre la variedad central, que es tangente al vector propio correspondiente al valor propio cero de la matriz jacobiana, sin embargo, para modelos neuronales basados en la conductancia hay una forma más simple de caracterizarlas, regresando a la situación unidimensional.

Sea  $\mathbf{I}(V, \alpha)$  la relación de estado estacionario, que puede ser medido experimentalmente, dividido por la capacitancia de membrana  $C$ . Por ejemplo  $\mathbf{I}(V, I) = I - I_\infty(V)/C$ , en el caso en que la corriente inyectada  $I$  se usa como parámetro de bifurcación, se puede sustituir el modelo neuronal multi-dimensional con el sistema uni-dimensional  $\dot{V} = \mathbf{I}(V, \alpha)$ ; a partir de la igualdad  $\mathbf{I}(V, \alpha) = 0$ , (condición de equilibrio), encontramos que  $\alpha = I_\infty(V)$  La no-hiperbolicidad implica que  $\mathbf{I}_V(V, \alpha) = 0$ , de tal forma que la bifurcación ocurre en los máximos y mínimos de  $I_\infty(V)$

- *La no- degeneración.* La segunda derivada de  $\mathbf{I}(V, \alpha)$  con respecto a  $V$  es diferente de cero, esto es,

$$a = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \mathbf{I}(V, \alpha)}{\partial V^2} \neq 0 \quad (\text{en } V = V_0)$$

Esto significa que el pedazo pequeño de la la curva  $I - V$ ,  $I_\infty(V)$  en el punto de bifurcación,  $V_0$  se parece a una parábola cuadrática.

- *Transversalidad.* La función  $\mathbf{I}(V, \alpha)$  es no degenerada con respecto al parámetro de bifurcación  $\alpha$ , esto es,

$$c = \frac{\partial \mathbf{I}(V_0, \alpha)}{\partial b} \neq 0 \quad (\text{en } \alpha = \alpha_0)$$

Esta condición siempre se satisface cuando el parámetro de bifurcación es la corriente inyectada  $I$ , porque  $\partial \mathbf{I} / \partial \alpha = \partial \mathbf{I} / \partial I = 1/C$

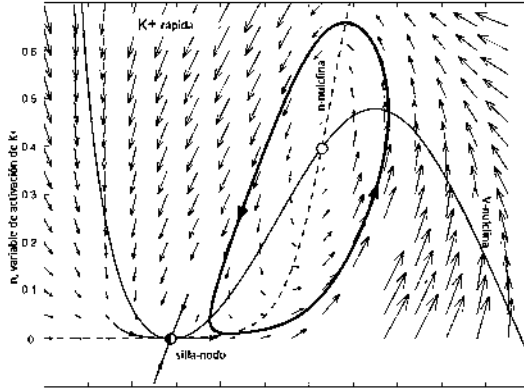
La bifurcación silla nodo tienen codimensión uno porque sólo una condición, la no-hiperbolicidad, involucra la igualdad y las otras dos involucran desigualdades. La dinámica de sistemas neuronales multi dimensionales cerca de

bifurcaciones silla nodo pueden ser reducidas a la forma normal topológica

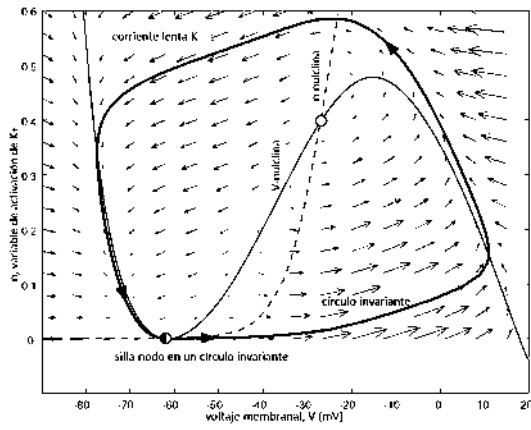
$$\dot{V} = c(b - b_0) + a(V - V_0)^2,$$

donde  $V$  es el voltaje membranal y  $a$  y  $c$  están definidos en las ecuaciones previas. En el contexto de los modelos neuronales, esta ecuación con un reinicio post-espiga se conoce como el modelo cuadrático de integración y disparo.





(a) Bifurcación silla-nodo



(b) Bifurcación silla-nodo en un círculo invariante

Figura 4.11: Bifurcaciones silla-nodo

# Capítulo 5

## Bifurcaciones de Hopf

### 5.1. Forma normal de la bifurcación de Hopf

Consideremos el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales dependientes de un parámetro

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 - x_1(x_1^2 + x_2^2), \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 - x_2(x_1^2 + x_2^2) \end{cases} \quad (5.1)$$

el sistema tiene un punto de equilibrio  $x_1 = x_2 = 0$  para todo  $\alpha$  con matriz jacobiana,

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

la cual tiene valores propios  $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i$ . Vamos a introducir la variable compleja  $x_1 + ix_2$ . Esta variable satisface la ecuación diferencial:

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

la cual podemos reescribir en la siguiente forma compleja:

$$\dot{z} = (\alpha + i)z - z|z|^2. \quad (5.2)$$

Finalmente, usando la representación  $z = pe^{i\varphi}$ , obtenemos:

$$\dot{z} = \dot{p}e^{i\varphi} + pi\dot{\varphi}e^{i\varphi}$$

lo cual implica que:

$$\begin{aligned} \dot{p}e^{i\varphi} + pi\dot{\varphi}e^{i\varphi} &= (\alpha + i)pe^{i\varphi} - pe^{i\varphi}|p|^2 \\ &= pe^{i\varphi}(\alpha - p^2) + ip e^{i\varphi} \end{aligned}$$

lo cual nos da la forma polar del sistema (5.1):

$$\begin{cases} \dot{p} &= p(\alpha - p^2), \\ \dot{\varphi} &= 1 \end{cases} \quad (5.3)$$

Las bifurcaciones del sistema se pueden estudiar fácilmente en la forma polar, ya que las ecuaciones para  $p$  y  $\varphi$  están desacopladas. La primera ecuación (definida solo para  $p \geq 0$ ) solo tiene un punto de equilibrio  $p = 0$  para todo  $\alpha$ . El punto de equilibrio es linealmente estable para  $\alpha < 0$ ; se mantiene estable pero no de manera lineal en  $\alpha = 0$  y para  $\alpha > 0$  se vuelve inestable. Además hay un punto de equilibrio  $p_0(\alpha) = \sqrt{\alpha}$  que es estable para  $\alpha > 0$ . La segunda ecuación describe una rotación con velocidad constante. El punto de equilibrio  $p = 0$  es un foco estable para  $\alpha < 0$  y un foco inestable para  $\alpha > 0$ ; en el valor crítico del parámetro  $\alpha = 0$  es estable no lineal y es topológicamente equivalente al foco. A veces se denomina foco débilmente atractor. Este punto de equilibrio está rodeado por una órbita periódica única y estable; este ciclo es un círculo de radio  $\sqrt{\alpha}$ . Todas las órbitas con condición inicial fuera o dentro del ciclo excepto en el origen tienden a éste cuando  $t \rightarrow \infty$ .

Ahora consideremos el sistema con signo contrario en los términos no lineales

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = \alpha x_1 - x_2 + x_1(x_1^2 + x_2^2), \\ \dot{x}_2 = x_1 + \alpha x_2 + x_2(x_1^2 + x_2^2) \end{cases} \quad (5.4)$$

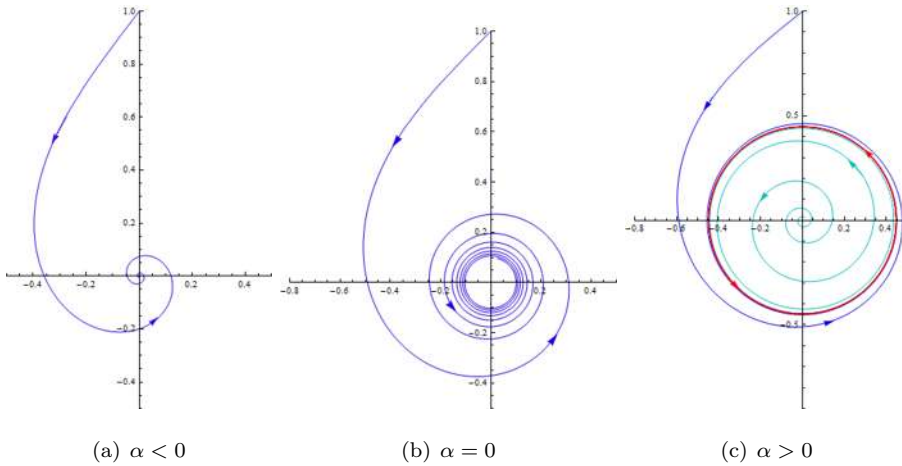


Figura 5.1: Bifurcación hipercrítica de Andronov Hopf.

el cual, bajo un cambio de variable similar al del caso anterior tiene la siguiente forma compleja:

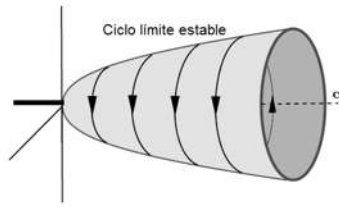
$$\dot{z} = (\alpha + i)z + z|z|^2.$$

El análisis de este sistema es similar al del caso anterior; este sistema tiene un ciclo límite inestable para  $\alpha < 0$  que desaparece cuando  $\alpha$  pasa de negativo a positivo. El origen es estable para  $\alpha < 0$  y es inestable para  $\alpha > 0$ ; a diferencia del caso anterior, el punto de equilibrio es inestable de forma no lineal en  $\alpha = 0$ . Esta es la bifurcación de Andronov Hopf.

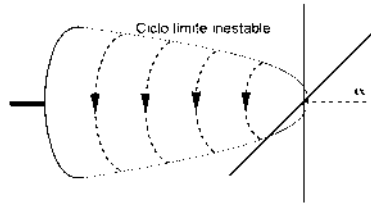
**Definición 5.1.1.** La bifurcación de Andronov Hopf se llama *hipercrítica* cuando el ciclo existe para valores positivos de  $\alpha$ , es decir, después de la bifurcación i.e después de  $\alpha = 0$ .

**Definición 5.1.2.** La bifurcación de Andronov Hopf se llama *subcrítica* cuando el ciclo existe antes de la bifurcación, i.e antes de  $\alpha = 0$ .

En ambos casos se tiene una pérdida de estabilidad en el origen en  $\alpha = 0$  cuando se incrementa este parámetro. En el primer caso, con signo menos (-)



(a) Diagrama de bifurcación para el caso hipercrítico.



(b) Diagrama de bifurcación para el caso subcrítico.

Figura 5.2: Diagramas de bifurcación [5].

antes de los términos cúbicos, que corresponde a la bifurcación hipercrítica, el punto de equilibrio estable se reemplaza por un ciclo límite estable de pequeña amplitud, por lo tanto el sistema permanece en una vecindad del punto de equilibrio y tenemos una pérdida suave de estabilidad o una pérdida no catastrófica de estabilidad.

En el segundo caso, con signo mas (+) antes de los términos cúbicos, que corresponde a la bifurcación subcrítica, la región de atracción del punto de equilibrio está acotada por el ciclo límite inestable, el cual se contrae a medida que el parámetro se aproxima a su valor crítico, y desaparece, de esta manera, el sistema es expulsado de la vecindad del punto de equilibrio, que produce una fuerte o catastrófica pérdida de estabilidad. Si el sistema pierde su estabilidad suavemente, es controlable, es decir, si reajustamos el parámetro a valores negativos, el sistema regresa al punto de equilibrio estable. En cambio, si el sistema pierde su estabilidad de manera catastrófica, incluso reajustando el parámetro

a valores negativos puede ser que el sistema no regrese al punto de equilibrio estable, ya que podría no hallarse en la región de atracción del punto equilibrio.

Vamos a agregar algunos términos de orden superior y a escribir el sistema (5.1) en forma de vectores

$$\begin{pmatrix} \dot{x}_1 \\ \dot{x}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha & -1 \\ 1 & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} \pm (x_1^2 + x_2^2) \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} + O(\|x^4\|), \quad (5.5)$$

donde  $O(\|x^4\|)$  son términos que pueden depender suavemente de  $\alpha$ .

**Lema 5.1.3.** *El sistema (5.5) es localmente equivalente topológicamente cerca del origen al sistema (5.1).<sup>1</sup>*

## 5.2. Bifurcación genérica de Hopf

Consideremos un sistema

$$\dot{x} = f(x, \alpha), \quad x = (x_1, x_2)^T \in \mathbb{R}^2, \quad \alpha \in \mathbb{R}$$

con  $f$  una función suave, y que tiene en  $\alpha = 0$  el punto de equilibrio  $x = 0$  con valores propios  $\lambda_{1,2} = \pm iw_0$ ,  $w_0 > 0$ . Por el teorema de la función implícita, el sistema tiene un único punto de equilibrio  $x_0(\alpha)$  en alguna vecindad del origen para todo  $|\alpha|$  suficientemente pequeño, ya que  $\lambda = 0$  no es un valor propio de la matriz jacobiana. Podemos realizar un cambio de coordenadas para trasladar este punto de equilibrio al origen, por lo tanto podemos asumir que  $x = 0$  es el punto de equilibrio para  $|\alpha|$  suficientemente pequeño. Así, el sistema puede escribirse como:

$$\dot{x} = A(\alpha)x + F(x, \alpha), \quad (5.6)$$

donde  $F$  es una función vectorial cuyas componentes  $F_{1,2}$  tienen expansiones de Taylor en  $x$  empezando con al menos los términos cuadráticos,  $F = O(\|x^2\|)$ .

---

<sup>1</sup>Puede ver una demostración de este lema en la pág. 42 Tesis Leonardo

La matriz jacobiana  $A(\alpha)$  puede escribirse como:

$$A(\alpha) = \begin{pmatrix} a(\alpha) & b(\alpha) \\ c(\alpha) & d(\alpha) \end{pmatrix}$$

con funciones suaves de  $\alpha$  como sus elementos. Sus valores propios son las raíces del polinomio característico

$$\lambda^2 - \sigma\lambda + \Delta = 0,$$

donde  $\sigma = \sigma(\alpha) = a(\alpha) + d(\alpha) = \text{tr}A(\alpha)$  y  $\Delta = \Delta(\alpha) = a(\alpha)d(\alpha) - c(\alpha)b(\alpha) = \det A(\alpha)$ , así

$$\lambda_{1,2}(\alpha) = \frac{1}{2} \left( \sigma(\alpha) \pm \sqrt{\sigma^2(\alpha) - 4\Delta(\alpha)} \right)$$

la condición de la bifurcación de Hopf implica que  $\sigma(0) = 0$  y  $\Delta(0) = w_0^2 > 0$ . Para un  $|\alpha|$  suficientemente pequeño podemos introducir

$$\mu(\alpha) = \frac{1}{2}\sigma(\alpha), \quad w(\alpha) = \frac{1}{2}\sqrt{4\Delta(\alpha) - \sigma^2(\alpha)}$$

y por tanto obtener la siguiente representación para los valores propios:

$$\lambda_1(\alpha) = \lambda(\alpha), \quad \lambda_2(\alpha) = \overline{\lambda(\alpha)},$$

donde  $\lambda(\alpha) = \mu(\alpha) + iw(\alpha)$ ,  $\mu(0) = 0$  y  $w(0) = w_0 > 0$ .

**Lema 5.2.1.** *Con la introducción de una variable compleja  $z$ , el sistema (5.6) puede ser escrito para  $|\alpha|$  suficientemente pequeño como una sola ecuación*

$$\dot{z} = \lambda(\alpha)z + g(z, \bar{z}, \alpha), \tag{5.7}$$

donde  $g = O(|z|^2)$  es una función suave de  $(z, \bar{z}, \alpha)$ <sup>2</sup>

No es necesario que  $g$  sea una función analítica de  $z$  (i.e. independiente de  $\bar{z}$ ), así que vamos a escribir  $g$  en serie de Taylor en 2 variables complejas

$$g(z, \bar{z}, \alpha) = \sum_{k+l \geq 2} \frac{1}{k!l!} g_{kl}(\alpha) z^k \bar{z}^l,$$

---

<sup>2</sup>Vea lema 3.3, pág. 92 [6]

donde  $g_{kl} = \frac{\partial^{k+l}}{\partial z^k \partial \bar{z}^l} \langle F(zq(\alpha) + \bar{z}\bar{q}(\alpha), \alpha), p(\alpha) \rangle|_{z=0}$

Supongamos que en  $\alpha = 0$  la función  $F(x, \alpha)$  se puede representar como

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

donde  $B(x, y)$  y  $C(x, y, u)$  son funciones vectoriales simétricas y multilineales de  $x, y, u \in \mathbb{R}^2$ , desarrollando tenemos

$$B_i(x, y) = \sum_{j,k=1}^2 \frac{\partial^2 F_i(\xi, 0)}{\partial \xi_j \partial \xi_k} \Big|_{\xi=0} x_j, y_k \quad i = 1, 2$$

y

$$C_i(x, y, u) = \sum_{j,k,l=1}^2 \frac{\partial^3 F_i(\xi, 0)}{\partial \xi_j \partial \xi_k \partial \xi_l} \Big|_{\xi=0} x_j, y_k, u_l \quad i = 1, 2$$

Así, realizando el cambio  $x = zq(\alpha) + \bar{z}\bar{q}(\alpha)$  en  $B(x, y)$  obtenemos

$$B(zq(\alpha) + \bar{z}\bar{q}(\alpha), zq(\alpha) + \bar{z}\bar{q}(\alpha)) = z^2 B(q, q) + 2z\bar{z}B(q, \bar{q}) + \bar{z}^2 B(\bar{q}, \bar{q})$$

donde  $q = q(0)$ , por lo tanto, los coeficientes de Taylor  $g_{k,l}$ ,  $k + l = 2$  de los términos cuadráticos de  $g(z, \bar{z}, \alpha)$  podemos expresarlos de la siguiente manera:

$$g_{2,0} = \langle B(q, q), p \rangle, \quad g_{1,1} = \langle B(q, \bar{q}), p \rangle, \quad g_{0,2} = \langle B(\bar{q}, \bar{q}), p \rangle$$

y similarmente,

$$g_{2,1} = \langle C(q, q, \bar{q}), p \rangle.$$

**Lema 5.2.2. (Forma normal de Poincaré para la bifurcación de Hopf)**

La ecuación

$$\dot{z} = \lambda z + \sum_{2 \leq k+l \leq 3} \frac{1}{k!l!} g_{k,l} z^k \bar{z}^l + O(|z|^4),$$

donde  $\lambda = \lambda(\alpha) = \mu(\alpha) + iw(\alpha)$ ,  $\mu(0) = 0$ ,  $w(0) = w_0 > 0$  y  $g_{i,j} = g_{i,j}(\alpha)$  se puede transformar por un cambio de coordenadas invertible y dependiente del parámetro

$$z = w + \frac{h_{2,0}}{2} w^2 + h_{1,1} w \bar{w} + \frac{h_{0,2}}{2} \bar{w}^2 + \frac{h_{3,0}}{6} w^3 + \frac{h_{1,2}}{2} w \bar{w}^2 + \frac{h_{0,3}}{6} \bar{w}^3 \quad (5.8)$$

para todo  $|\alpha|$  suficientemente pequeño en una ecuación con solo el término cúbico resonante

$$\dot{w} = \lambda w + c_1 w^2 \bar{w} + O(|w|^4), \quad (5.9)$$



donde  $c_1 = c_1(\alpha)$  <sup>3</sup>.

De esta forma sólo necesitamos calcular el coeficiente  $c_1$  en términos de la ecuación dada en el lema anterior, obtenemos la expresión

$$c_1 = \frac{g_{2,0}g_{1,1}(2\lambda + \bar{\lambda})}{2|\lambda|^2} + \frac{|g_{1,1}|^2}{\lambda} + \frac{|g_{0,2}|^2}{2(2\lambda - \bar{\lambda})} + \frac{g_{2,1}}{2},$$

esta fórmula nos refleja la dependencia de  $c_1$  de  $\alpha$  si recordamos que  $\lambda$  y  $g_{i,j}$  son funciones suaves del parámetro. En el valor de la bifurcación  $\alpha = 0$  la ecuación se reduce a

$$c_1(0) = \frac{i}{2w_0} \left( g_{2,0}g_{1,1} - 2|g_{1,1}|^2 - \frac{1}{3}|g_{0,2}|^2 \right) + \frac{g_{2,1}}{2}.$$

**Lema 5.2.3.** *Consideremos la ecuación*

$$\frac{dw}{dt} = (\mu(\alpha) + i\omega(\alpha))w + c_1(\alpha)w|w|^2 + O(|w|^4),$$

donde  $\mu(0) = 0$  y  $\omega(0) = \omega_0 > 0$ . Supongamos que  $\mu'(0) \neq 0$  y  $\text{Re } c_1(0) \neq 0$  mediante una transformación lineal de coordenadas dependiente del parámetro, un rescalamiento del tiempo y una reparametrización del tiempo no lineal se puede transformar en una ecuación de la forma

$$\frac{du}{d\theta} = (\beta + i)u + su|u|^2 + O(|u|^4),$$

donde  $u$  es una nueva coordenada compleja y  $\theta, \beta$  son el nuevo tiempo y parámetro respectivamente y  $s = \text{signo } \text{Re } c_1(0) = \pm 1$

*Demostración. Paso 1* (Escalamiento lineal del tiempo) Introduciendo la nueva variable del tiempo  $\tau = \omega(\alpha)t$  la dirección del tiempo se preserva, ya que  $\omega(\alpha) > 0$  para todo  $|\alpha|$  suficientemente pequeño, así

$$\frac{dw}{d\tau} = (\beta + i)w + d_1(\beta)w|w|^2 + O(|w|^4),$$

donde  $\beta = \beta(\alpha) = \frac{\mu(\alpha)}{\omega(\alpha)}$ ,  $d_1(\beta) = \frac{c_1(\beta(\alpha))}{\omega(\beta(\alpha))}$ . Podemos considerar a  $\beta$  como un nuevo parámetro porque:

$$\beta(0) = 0 \text{ y } \beta'(0) = \frac{\mu'(0)}{\omega(0)} \neq 0$$

---

<sup>3</sup>Vea lema 3.6, pág. 96 [6]

y por lo tanto el teorema de la función inversa garantiza la existencia local y suavidad de  $\alpha$  como función de  $\beta$ . Nótese que  $d_1(\beta)$  es complejo.

**Paso 2** (Reparametrización del tiempo no lineal) Cambiando la parametrización del tiempo a lo largo de las órbitas mediante la introducción del nuevo tiempo  $\theta = \theta(\tau, \beta)$  donde

$$d\theta = \left(1 + e_1(\beta) |w|^2\right) d\tau$$

con  $e_1 = \text{Im } d_1(\beta)$ . El cambio del tiempo es una transformación parecida a la identidad en una pequeña vecindad del origen. Usando esta nueva definición del tiempo obtenemos

$$\frac{dw}{d\theta} = (\beta + i)w + l_1(\beta)w|w|^2 + O(|w|^4),$$

donde  $l_1(\beta) = \text{Re } d_1(\beta) - \beta e_1(\beta)$  es real y  $l_1(0) = \frac{\text{Re } c_1(0)}{\omega(0)}$ .

**Paso 3** (Escalamiento lineal de coordenadas) Finalmente vamos a introducir una nueva variable compleja  $u$ :

$$w = \frac{u}{\sqrt{|l_1(\beta)|}}$$

lo cual es posible debido a que  $\text{Re } c_1(0) \neq 0$  y así  $l_1(0) \neq 0$ , de este modo la ecuación toma la forma requerida

$$\begin{aligned} \frac{du}{d\theta} &= (\beta + i)u + \frac{l_1(\beta)}{|l_1(\beta)|}u|u|^2 + O(|u|^4) \\ &= (\beta + i)u + su|u|^2 + O(|u|^4) \end{aligned}$$

con  $s = \text{signo } l_1(0) = \text{signo } \text{Re } c_1(0)$ . □

**Definición 5.2.4.** La función real  $l_1(\beta)$  es el *primer coeficiente de Liapunov*.

Se sigue que el primer coeficiente de Liapunov en  $\beta = 0$  se puede calcular mediante la fórmula

$$l_1(0) = \frac{1}{2w_0} \text{Re} (ig_{2,0}g_{1,1} + w_0g_{2,1}). \tag{5.10}$$

**Teorema 5.2.5.** *Supongamos que un sistema bidimensional*

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

con  $f$  suave tiene para todo  $|\alpha|$  suficientemente pequeño el punto de equilibrio  $x = 0$  con valores propios

$$\lambda_{1,2} = (\alpha) = \mu(\alpha) \pm iw(\alpha)$$

donde  $w(0) = w_0 > 0$ ,  $\mu(0) = 0$  si satisface las siguientes condiciones:

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

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

Mediante un cambio de coordenadas, de parámetros y una reparametrización del tiempo que transforma el sistema en

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

Usando el lema (5.1.3) podemos eliminar los términos de  $O(\|y\|^4)$  y finalmente llegar al siguiente resultado general.

**Teorema 5.2.6. (Forma normal topológica para la bifurcación de Hopf)**

Cualquier sistema genérico bidimensional que depende de un parámetro

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

que tiene en  $\alpha = 0$  el punto de equilibrio  $x = 0$  con valores propios

$$\lambda_{1,2}(0) = \pm iw_0, \quad w_0 > 0$$

es localmente equivalente topológicamente cerca del origen a una de las siguientes formas normales:

$$\begin{pmatrix} \dot{y}_1 \\ \dot{y}_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha & -1 \\ 1 & \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} \pm (y_1^2 + y_2^2) \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}.^5$$

Las condiciones de genericidad asumidas en el teorema (5.2.6) son la condición de no degeneración **(B.1)** y la condición de transversalidad **(B.2)** del teorema (5.2.5).

---

<sup>4</sup>Vea teorema 3.3, pág. 100 [6]

<sup>5</sup>Vea teorema 3.4, pág. 100 [6]

### 5.3. Un modelo neuronal que presenta una bifurcación de Hopf

Consideremos nuevamente el modelo  $I_{Na,p} + I_K$  (1.1) que incluye una corriente persistente de sodio con una cinética de activación muy rápida como para considerarla instantánea y una corriente de potasio relativamente más lenta, sólo que ahora consideraremos la corriente  $I_K$  con bajo umbral, la cual presenta la aparición de un ciclo límite vía la bifurcación de Andronov Hopf.

Empezaremos el análisis de este sistema. En este modelo las funciones  $m_\infty$  y  $n_\infty$  toman la siguiente forma:

$$m_\infty(V) = \frac{1}{1 + \exp\left\{\left(V_{\frac{1}{2}} - V\right)/k\right\}},$$

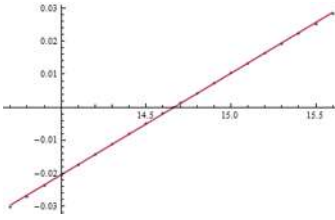
$$n_\infty(V) = \frac{1}{1 + \exp\left\{\left(V_{\frac{1}{2}} - V\right)/k\right\}}.$$

Los parámetros en el modelo son:  $C = 1$ ,  $E_L = -78mV$ ,  $g_L = 8$ ,  $g_{Na} = 20$ ,  $g_K = 10$ ,  $m_\infty(V)$  tiene  $V_{\frac{1}{2}} = -20$  y  $k = 15$ ,  $n_\infty(V)$  tiene  $V_{\frac{1}{2}} = -45$ ,  $k = 5$  y  $J(V) = 1$ ,  $E_{Na} = 60mV$  y  $E_K = -90mV$ ; así pues tenemos el siguiente sistema:

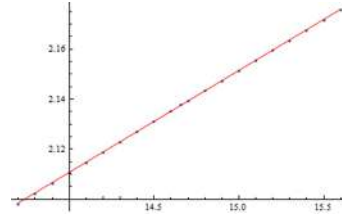
$$\begin{aligned}\dot{V} &= I - 8(V + 78) - 20m_\infty(V - 60) - 10n(V + 90) \\ \dot{n} &= (n_\infty(V) - n)/J_n(V).\end{aligned}\tag{5.11}$$

Debido a la complejidad de las funciones, incluso la localización el valor crítico es complicada, por lo cual, éste se obtiene mediante aproximaciones numéricas, el valor crítico para esta bifurcación es  $I_0 = 14,659$ . Con este parámetro, resolviendo numéricamente las ecuaciones para obtener el punto de equilibrio, tenemos que  $E_0 = (-56,4815, ,0914299)$  y cuya matriz jacobiana evaluada en el punto de equilibrio tiene la forma

$$A = \begin{pmatrix} ,999998 & -335,185 \\ ,0166141 & -1 \end{pmatrix}$$



(a) Aproximación: parte real.



(b) Aproximación: parte imaginaria.

Figura 5.3: Aproximaciones numéricas

con valores propios  $\lambda_{1,2} = \pm 2,13748i$ . Por la complejidad de las funciones involucradas en este modelo, se obtendrán numéricamente algunos valores para los valores propios de la matriz al cambiar el parámetro que en este caso es la corriente aplicada en una pequeña vecindad de  $I_0$  y después procederemos a utilizar el método de mínimos cuadrados para obtener así una aproximación para las funciones de la parte real e imaginaria de los valores propios de la matriz jacobiana (v. Figura 5.3). De esta forma tenemos que  $\mu(I) = ,0307066(I - 14,659)$  y  $w(I) = 2,13748(I - 14,569)$  y así tenemos que  $\mu'(I_0) = ,0307066 \neq 0$ , por lo tanto, se cumple la condición de transversalidad **(B.2)** del teorema (5.2.5).

Para calcular el primer coeficiente de Liapunov realizaremos primero un cambio de coordenadas para trasladar el punto de equilibrio al origen y fijaremos el valor del parámetro en  $I_0$ , con lo cual, haciendo  $V = -56,4815 + \gamma_1$  y  $n = ,0914299 + \gamma_2$  tenemos el nuevo sistema:

$$\begin{aligned} \dot{\gamma}_1 &= -185,135 + \frac{2329,63 - 20\gamma_1}{1 + 11,3828e^{\frac{-\gamma_1}{15}}} - 8,9143\gamma_1 - 335,185\gamma_2 - 10\gamma_1\gamma_2, \\ \dot{\gamma}_2 &= -,0914299 + \frac{1}{1 + e^{\frac{1}{5}(11,4815 - \gamma_1)}} - \gamma_2. \end{aligned} \quad (5.12)$$

Este nuevo sistema se puede escribir de la forma

$$\dot{\gamma} = A\gamma + \frac{1}{2}B(\gamma, \gamma) + \frac{1}{6}C(\gamma, \gamma, \gamma) + O(\|\gamma\|^4).$$

De esta forma la matriz  $A$  y las las funciones multilineales  $B$  y  $C$  tienen la

forma:

$$A = \begin{pmatrix} ,999998 & -335,185 \\ ,0166141 & -1 \end{pmatrix},$$

$$B(\gamma, \eta) = \begin{pmatrix} -10(\gamma_1\eta_2 + \eta_1\gamma_2) \\ 0 \end{pmatrix},$$

$$C(\gamma, \eta, \xi) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Sea

$$q = \begin{pmatrix} ,999975 \\ ,00300479 + ,00636687i \end{pmatrix}$$

un vector propio asociado a  $\lambda = 2,13748i$  y consideremos  $p$  un vector asociado a  $A^T$  y a  $\bar{\lambda}$ ,

$$p = \begin{pmatrix} -,002983 + ,00637684i \\ ,999975 \end{pmatrix}$$

para la normalización  $\langle q, p \rangle = 1$  tomaremos a

$$p = \begin{pmatrix} ,500013 + ,233927i \\ -78,4087i \end{pmatrix}$$

ahora podemos hacer los siguientes cálculos:

$$g_{2,0} = \langle B(q, q), p \rangle = ,0777259i$$

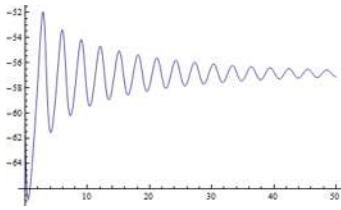
$$g_{1,1} = \langle B(q, \bar{q}), p \rangle = ,0298335 + ,0139573i$$

nótese que en este modelo, por la forma de la función multilineal  $C$ , tenemos que  $g_{2,1} = 0$ ; utilizando la fórmula (5.10) tenemos que

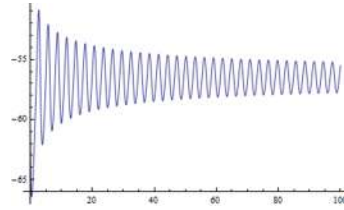
$$l_1(I_0) = \frac{1}{2w^2} \text{Re}(ig_{2,0}g_{1,1} + wg_{2,1}) = ,000253767$$

así la condición **(B.1)** del teorema (5.2.5) se cumple y por lo tanto en este modelo se presenta una bifurcación de Andronov Hopf hipercrítica en el valor del parámetro  $I_0$ .

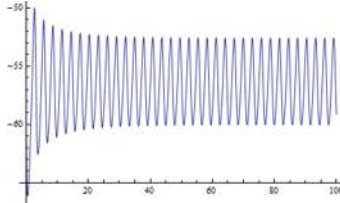
Veamos el comportamiento del voltaje durante la bifurcación, así como también el comportamiento en el plano fase.



(a) Antes del valor crítico.



(b) En el valor crítico.

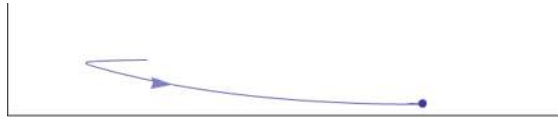


(c) Después del valor crítico.

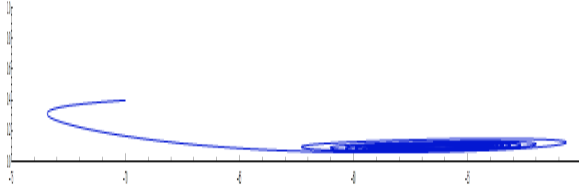
Figura 5.4: Comportamiento del voltaje durante la bifurcación.

La figura 5.4(a) muestra el comportamiento del voltaje en el sistema cuando el parámetro (en este caso es la corriente aplicada) está antes del valor de bifurcación  $I_0$ ; se nota que el voltaje presenta oscilaciones que van disminuyendo su amplitud hasta converger al punto de equilibrio, por lo tanto éste es un foco estable. En 5.4(b) se observa el comportamiento del voltaje cuando el valor del parámetro se encuentra en el valor crítico  $I_0$ ; notamos un comportamiento parecido al del caso anterior, pero con la diferencia que la velocidad de convergencia es mucho más lenta, lo que implica que el punto de equilibrio es un foco débilmente atractor. Finalmente observamos en 5.4(c) que la amplitud del voltaje converge a un valor constante, lo cual nos dice que existe un ciclo límite al cual van a converger las órbitas cuando el parámetro se encuentra después del valor  $I_0$ .

En la figura 5.5 observamos el comportamiento de las trayectorias en el plano fase; en 5.5(a) antes del valor crítico  $I_0$  vemos cómo la trayectoria converge al punto de equilibrio; en 5.5(b) vemos que la trayectoria converge al punto de equilibrio igual que en el caso anterior, pero con una velocidad de convergencia



(a) Antes del valor crítico.



(b) En el valor crítico.



(c) Después del valor crítico.

Figura 5.5: Comportamiento del voltaje durante la bifurcación.

mucho menor y finalmente en 5.5(c) vemos la existencia del ciclo límite al cual converge la trayectoria cuanto  $t \rightarrow \infty$ .



## Capítulo 6

# Resumen de los 4 tipos de bifurcaciones uniparamétricas de la dinámica neuronal

- I. *Bifurcación Silla-Nodo*. Al observar cómo cambian los retratos fase al aumentar la intensidad de la corriente aplicada (u otro parámetro de bifurcación en un sistema dinámico general), se observa que el punto de equilibrio inestable (*punto silla*) se va acercando al punto de equilibrio estable que corresponde al estado de reposo, hasta que los 2 puntos de equilibrio se unen y se aniquilan el uno al otro. Puesto que el estado de reposo ya no existe, la trayectoria que describe la evolución del sistema salta a un ciclo límite atractor, el cual indica que la neurona empieza a producir potenciales de acción.
- II. *Bifurcación Silla-Nodo en un círculo invariante*. Es similar a la bifurcación de silla-nodo, pero en este caso los puntos de equilibrio están contenidos

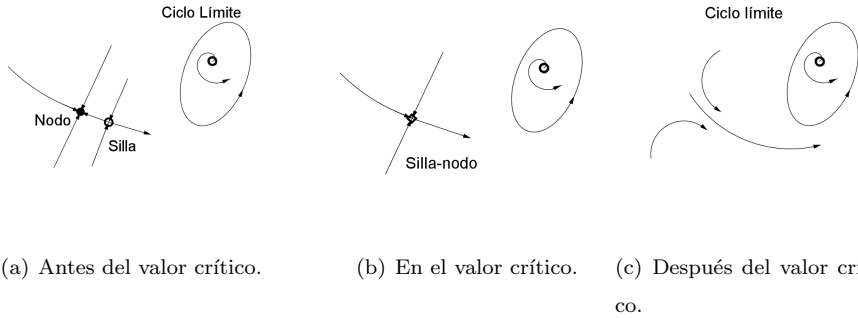


Figura 6.1: Diagrama de la bifurcación silla-nodo.

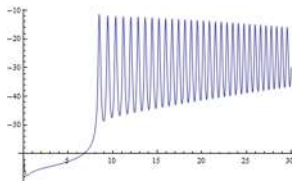


Figura 6.2: Comportamiento del voltaje en la bifurcación silla nodo.

en un círculo invariante, los cuales se van acercando y al unirse y producir la bifurcación, el círculo invariante se convierte en un ciclo límite atractor (Figs. 6.3, 6.4).

III. *Bifurcación Subcrítica de Andronov Hopf*. En este caso tenemos un punto de equilibrio estable en el interior de un ciclo límite inestable, al aumentar la intensidad de la corriente y acercarnos al punto de bifurcación, el ciclo límite inestable se contrae hacia el punto de equilibrio estable y hace que pierda su estabilidad. Debido a la inestabilidad, las trayectorias divergen del punto de equilibrio y se aproximan hacia un ciclo límite de disparos de larga amplitud o algún otro atractor.

IV. *Bifurcación de Andronov Hopf Hipercrítica*. El punto de equilibrio estable pierde su estabilidad y da nacimiento a un ciclo límite atractor de pequeña amplitud; al aumentar la corriente aplicada, la amplitud del ciclo límite se incrementará (Figs. 6.6, 6.7).

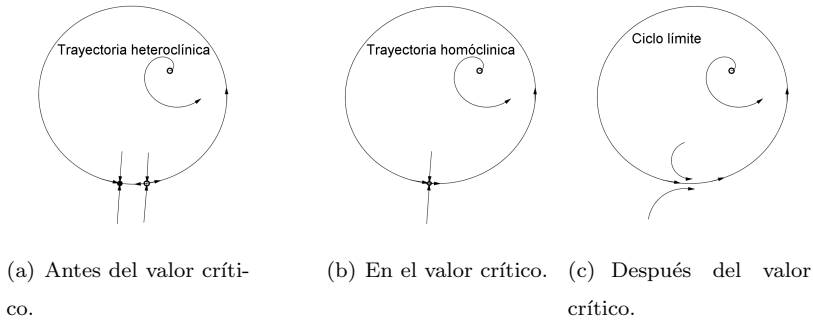


Figura 6.3: Diagrama de la bifurcación silla-nodo en un ciclo invariante.

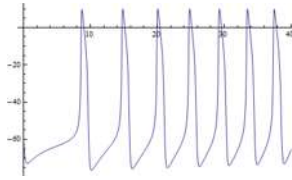


Figura 6.4: Comportamiento del voltaje en la bifurcación silla-nodo en un círculo invariante.

Los sistemas que se someten a las bifurcaciones de Andronov Hopf (hipercrítica o subcrítica) presentan pequeñas oscilaciones del potencial de membrana, mientras que los sistemas que presentan las bifurcaciones de silla-nodo (ya sea en un círculo invariante o no) no muestran estas oscilaciones. La existencia de oscilaciones de pequeña amplitud crea la posibilidad de resonancia a la frecuencia de los impulsos entrantes y otras características interesantes. Nos referiremos a las neuronas con pequeñas oscilaciones subumbrales como *resonadores*, y a las que no tienen esta propiedad, como *integradores*. En cuanto a las neuronas que exhiben coexistencia de los estados de reposo y de disparo al menos cerca de la transición del reposo al estado de disparo como *biestables*, y a las que no presentan esta característica, como *monoestables*. Para tener mas clara esta clasificación entre resonadores e integradores se puede revisar [4].

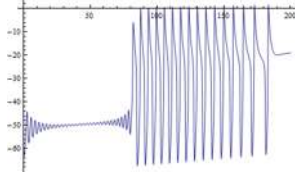


Figura 6.5: Comportamiento del voltaje en la bifurcación subcrítica de Andronov Hopf.

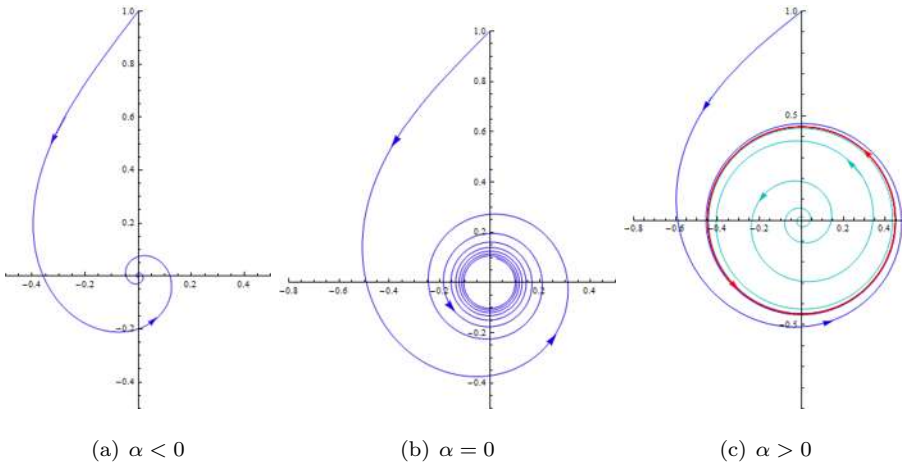


Figura 6.6: Bifurcación hipercrítica de Andronov Hopf.

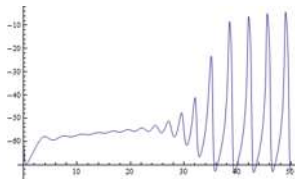


Figura 6.7: Comportamiento del voltaje en la bifurcación hipercrítica de Andronov Hopf.

# Bibliografía

- [1] Athanasiades, A., et al (2000) “An Ionic Current Model for Medullary Respiratory Neurons“. *Journal of Computational Neuroscience* Vol. 9, Págs. 237-257.
- [2] Fernández Pérez, C., Vázquez Hernández, F. J. y Vegas Montaner, J. M. (2003) *Ecuaciones diferenciales y en diferencias. Sistemas dinámicos*. Editorial Thomson. Págs. 124-130.
- [3] Friedberg, S. H., Insel, A. J. y Spence, L. E. (1982) *Álgebra Lineal*. Editorial Publicaciones Cultural, S.A. Pág. 235
- [4] Izhikevich, E. M. (2001) “Resonate and fire neurons“ *Neural Networks*, 14.
- [5] Izhikevich, E. M. (2007) *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*. Editorial The MIT Press. Págs. 8-16, 89, 172-174.
- [6] Kuznetsov, Y. A. (1998) *Elements of Applied Bifurcation Theory*. Editorial Springer. Caps. 1-3
- [7] Munkres, J. R. (1974) *Topology A first course*. Editorial Prentice-Hall. Págs. 22, 104
- [8] Perko L. (2001) *Differential Equations and Dynamical Systems*. Editorial Springer. Págs 211-216.

- [9] Remedios Santiago, L., (2013) *Bifurcación de Andronov Hopf en la dinámica neuronal*. Tesis de Licenciatura en Matemáticas Aplicadas, Facultad de Ciencias Físico Matemáticas. BUAP, México.
- [10] Rinzel, J. y Ermentrout, G. B. (1989) “Analysis of neural excitability and oscillations”, en Christof Koch e Idan Segev *Methods in Neural Modeling*, Cap. 7.