

Descripción macroscópica de redes de neuronas



Sergio Rabinal Carreras
Trabajo de fin de grado en Matemáticas
Universidad de Zaragoza

Director del trabajo: Roberto Barrio Gil

Prólogo

En este trabajo vamos a presentar un problema que está actualmente muy de moda en la comunidad científica, como es el estudio del comportamiento y sincronización de la dinámica de diferentes sistemas de osciladores. En particular vamos a centrar nuestros estudios en las redes de neuronas. En este estudio intervienen una gran variedad de ramas de la ciencia, ya que podemos encontrar información y datos provenientes de la biología, y análisis típicos de las matemáticas o la física teórica.

Nuestro principal objetivo es desarrollar matemáticamente una técnica usada para resolver este tipo de problemas, conocida como *mean field reduction*. En el transcurso del trabajo vamos a desarrollar toda una teoría que la podemos englobar como teoría límite en sistemas de osciladores acoplados. Esta técnica y esta teoría nos van a permitir reducir drásticamente la dificultad en el estudio del comportamiento de estos sistemas, ya que como podemos imaginar estudiar el comportamiento de 10000 neuronas (osciladores) acopladas puede resultar muy difícil, tanto a nivel teórico como a nivel práctico (aspectos computacionales). La principal novedad de esta técnica es el paso de un sistema discreto de osciladores a un sistema continuo, tomando el límite sobre el número de osciladores que componen el sistema. Una vez que ya estamos en el caso continuo no tiene sentido seguir hablando de osciladores individuales, nos encontraremos ante un fluido hecho con osciladores, y en este sistema seremos capaces de llevar a cabo la reducción identificando una variedad (*manifold*) reducida e invariante donde controlaremos de una manera más sencilla la dinámica del sistema. En esta variedad podremos resumir la dinámica de un sistema de dimensión infinita únicamente con dos ecuaciones diferenciales no lineales.

En la primera parte de nuestro estudio vamos a hacer un énfasis especial en el modelo que vamos a tratar a lo largo de él.

Primero haremos una breve retrospectiva por los diferentes modelos planteados en el siglo XX y nos quedaremos con el que más favorece a nuestros intereses. Explicaremos la importancia que tiene tanto para nuestro estudio como para estudios posteriores.

Posteriormente haremos una formulación del modelo en el caso discreto y en el caso continuo para ver sus similitudes y diferencias. El modelo discreto es muy importante a la hora de identificar y entender los parámetros del modelo y su significado. Además podremos observar la conexión existente entre la historia y el modelo. En el caso continuo, al tratarse de un fluido hecho de osciladores, estaremos interesados en conocer la densidad este fluido que estará modelizada por una función.

Aunque estamos más interesados en el caso continuo, porque es donde realmente se lleva a cabo la reducción del sistema, remarcaremos los pasos que conectan el caso discreto y el continuo. Formularemos algunas ecuaciones de fluidos que serán las que regirán nuestro sistema continuo y cuyos parámetros tendrán relación con los del modelo discreto. Después de todo esto, introduciremos el parámetro más importante de nuestro estudio que es el parámetro de orden o *mean field*. Este parámetro nos servirá para resumir la información acerca del estado macroscópico de nuestro sistema en cualquier instante de tiempo que deseemos. Por lo tanto nos interesará poner todas las ecuaciones que hasta ahora hemos planteado en función de este nuevo parámetro. A medida que vayamos avanzando en nuestro estudio veremos que tenemos que imponer una serie de condiciones para poder realizar nuestros cálculos, y serán todas estas condiciones las que posteriormente definan la variedad (*manifold*) que nos interesa.

Una vez que ya hayamos definido la variedad (*manifold*) donde se lleva a cabo nuestro estudio, nos plantearemos una serie de cuestiones acerca de lo que acabamos de hacer. Comprobaremos que no estamos perdiendo generalidad en nuestro estudio con esta reducción, es decir, que no estamos despreciando soluciones que pudiera tener el sistema discreto global que nuestro sistema no tenga. También

comprobaremos que las soluciones a la dinámica obtenidas en el sistema reducido son soluciones para el sistema global.

Finalmente, usaremos toda esta información en un modelo particular de neuronas. En él estudiaremos primero el comportamiento y las principales características de una sola neurona y después construiremos una red de neuronas discreta a la que podamos aplicar la reducción. Los pasos llevados a cabo para la reducción serán muy similares a los pasos generales enunciados para sistemas de osciladores, y resumiremos la dinámica del sistema con una única ecuación diferencial no lineal. Simularemos y obtendremos numéricamente las soluciones de ésta ecuación en función de los valores que le demos a los parámetros, y las compararemos con las obtenidas mediante el sistema discreto global, verificando que son las mismas. Clasificaremos las soluciones, que serán los diferentes estados macroscópicos del sistema, según el comportamiento que exhiba la red de neuronas. También mencionaremos a modo de comentario algunos aspectos sobre las bifurcaciones que ocurren en nuestro sistema cuando variamos los parámetros del mismo y pasamos de unos estados a otros. Para acabar propondremos algunas variantes del modelo cuyo estudio es más complejo con el único objetivo de ver cuán rica y variada es la naturaleza de el problema tratado en estas hojas.

Summary

This paper consists of three chapters and we are going to summarize here the most important aspects of them. Even though the title of the paper refers to neuron networks, we only talk about them in the last chapter (chapter 3). In chapters one and two we study oscillator systems, in particular neurons can be viewed as oscillators, which are more general than neuron networks.

In the first chapter what we try to do is to put together all the information about the modelization of the oscillator system. First we talk about history in order to obtain the discret modelization of the system, and the perfect model for our study will be the Kuramoto's Model. In this model the state of an oscillator depends on its phase (θ), and this phase also depends on the natural frequency of the oscillator (we will call ω) and the interaction with the rest of the oscillators of the system. This interaction will have two parts, the first one, the strength of the network (denoted by K) and the second one the sinusoidal difference of phases between oscillators. With this information the Kuramoto model of a system made of N oscillators can be presented as

Kuramoto's model

$$\dot{\theta}_i(t) = \omega_i + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sin[\theta_j(t) - \theta_i(t)]$$

After this we will study the continuous case where the oscillators are viewed as a fluid. Therefore we need a function to summarize the density of oscillators, we will call it $f(\omega, \theta, t)$, we can see that the parameters of the function are the same as in the discret case.

The last part of the first chapter is dedicated to explain the steps connecting Kuramoto's model with the continuous formulation of our model. We also present the main tool of this paper, the order parameter or the mean field, which will be incredibly important for the reduction technique that we are using in our study.

Order parameter

$$re^{i\psi} = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i\theta_j} \quad (\text{discret case})$$

$$re^{i\psi} = \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) e^{i\theta} d\omega d\theta \quad (\text{continuous case})$$

The second chapter is devoted to the mean field theory. Once we have stated our model in chapter one, we develop along this chapter all the theory which is necessary to make the mean field reduction in the continuous model. We divide the chapter in three parts, one section for each theorem from Ott-Antonsen and the section dedicated to the definition of the invariant reduced manifold where the dynamic of the system take place.

Along the development of the demonstration of the first theorem we will do the reduction of the system and we will obtain the conditions for the definition of the manifold.

Ott-Antonsen's first theorem

Considering the set of functions $f(\omega, \theta, t)$

1. The development along the time of $f(\omega, \theta, t)$ does not affect to the set of conditions which the function should verify. (Invariance property)
2. For a determined form of $g(\omega)$ we will see that the macroscopic state of the system will be run by a finite set of ordinary non lineal differential equations. (Reduction property)

The second theorem will assure the consistency of our reduction, because we will proof that there are no solutions of the global discret system which will not be in our reduced invariant continuous system. Moreover, we will see that all the solutions of the reduced system will also be solutions of the discret one.

Ott-Antonsen's second theorem

The solutions founded in the invariant reduced manifold are also solutions of the global system, in particular there are no more solutions.

As we have mentioned before the third chapter is the one which is entirely devoted to neuron networks. The first two sections are a brief introduction of the network's elements and their main characteristics. After this introduction the way we work and study neuron network will be very similar to the way we have studied oscillator systems.

First we present the model which we have selected, in this case the Ermentrout-Kopell theta neuron model

Ermentrout-Kopell theta neuron model

$$\dot{\theta}_i(t) = (1 - \cos \theta_i) + (1 + \cos \theta_i)[\eta_i + I_s]$$

Then we do the reduction of this model, the steps will be very similar to those ones made in the previous section. And we will arrive at a single ordinary non lineal differential equation which resumen the dynamic of our network

$$\dot{r}(t) = -\frac{i}{2}(r-1)^2 + \frac{(r+1)^2}{2}(-\Delta + i\eta_0 + ikH(r, n))$$

In this section we are interested in describe how is the behaviour of the neuron network and what kind of phenomena can occur. For example we will see that depending on the values of the parameters the sinchronization phenomena appear in our system. We will simulate numerically the previous equation and the discret global system, and we will see that the solutions obtained in both cases coincide. Later we classify these solutions in three groups depending on how the network behaves: PSR, PSS and CPW.

Índice general

Prólogo	III
Summary	V
1. Modelos de osciladores	1
1.1. Orígenes del modelo	1
1.2. Modelo discreto	2
1.3. Modelo continuo	2
1.4. Paso del modelo discreto al continuo	2
2. "Mean field reduction": teoría	5
2.1. Primer teorema de Ott-Antonsen	5
2.2. Definición del manifold	9
2.3. Segundo teorema de Ott-Antonsen	9
3. Modelo de neuronas: aplicación de la 'mean field reduction'	13
3.1. Elementos del modelo	13
3.2. Objetivos del modelo	14
3.3. Formulación del modelo	14
3.4. Reducción del modelo	17
3.5. Dinámica de la red de neuronas	20
3.6. Modelo de neuronas más generales	23
Apéndice	25
Bibliografía	29

Capítulo 1

Modelos de osciladores

En esta sección vamos a plantear todo lo relativo con los modelos de osciladores.

Primero hablaremos de la historia de los mismos. Posteriormente plantaremos el caso discreto donde el modelo que usaremos será el de Kuramoto, y por último el caso continuo donde vamos a desarrollar la mayor parte de nuestro estudio. Para finalizar veremos la relación existente entre ambos modelos.

1.1. Orígenes del modelo

El estudio matemático acerca del comportamiento y sincronización de sistemas de osciladores se remonta únicamente 75 años atrás en el tiempo. Fue planteado en primera instancia en la década de 1950 por Norbet Wiener, quien reconoció su ubicuidad en la naturaleza, sin embargo, su modelo se caracterizó por su complejidad y difícil análisis.

Fue Arthur Winfree quien en 1967 redujo drásticamente la complejidad del mismo, ya que formuló el problema en términos de una población de *limit-cycle* osciladores que tenía tres características. Por un lado interactuaban todos entre sí, además sus emparejamientos eran débiles y por último la naturaleza de los osciladores era casi idéntica. En este modelo en una escala de tiempo corta los osciladores podían ser caracterizados únicamente por su fase (θ), mientras que a largo plazo su fase evolucionaba según la fuerza de las interacciones (emparejamientos) y las pequeñas diferencias en su frecuencia natural. Winfree descubrió que dichas poblaciones experimentaban una fase de transición. Cuando el rango de frecuencias naturales de los osciladores era grande comparado con la fuerza de emparejamiento del sistema, el sistema tenía un comportamiento incoherente, cada uno iba con su frecuencia. A medida que este rango disminuía, la incoherencia persistía hasta llegar a un umbral a partir del cual una rama de los osciladores se sincronizaba.

Siguiendo la senda iniciada por Winfree en 1975, Yoshiki Kuramoto propuso un nuevo modelo, en el cual obtuvo las ecuaciones que lo regían mediante el método *perturbative method of averaging*. El modelo de Kuramoto, propiamente dicho, se basa en las hipótesis de Winfree (*mean-field*) y además añade que el emparejamiento es puramente sinusoidal. Éste se tomó como referencia en posteriores análisis para investigar los fenómenos de sincronización ya que era mucho más fácil de analizar que el de Winfree¹. No fue sin embargo hasta 2008 cuando se produjo un hecho que cambió la forma de trabajar en este campo, ya que Ott y Antonsen publicaron un trabajo en el cual encontraron soluciones a la dinámica de los modelos de Kuramoto (incluyendo derivados) en un atractor reducido e invariante. Este hecho simplificó muchísimo la forma de investigar la dinámica colectiva de estos sistemas.

¹Sin embargo el modelo de Winfree es más realista a la hora de la elección de los parámetros, ya que el de Kuramoto es un caso límite cuando la fuerza de influencia de una sobre otra es débil.

1.2. Modelo discreto

Basándonos en el análisis previo, la evolución de la fase de un oscilador según el modelo de Kuramoto para un sistema de N osciladores se puede plantear de esta forma:

$$\frac{d\theta_i(t)}{dt} = \omega_i + \frac{K}{N} \sum_{j=1}^N \sin[\theta_j(t) - \theta_i(t)] \quad (1.1)$$

donde el estado del oscilador i -ésimo en instante t viene dado por su fase $\theta_i(t)$ ($i = 1, 2, \dots, N$). La frecuencia natural ² del oscilador i -ésimo ω_i proviene de una función de densidad $g(\omega)$, por simplicidad ésta es unimodal³ y simétrica respecto a la media. La constante K refleja la fuerza de emparejamiento entre los osciladores. Este parámetro es muy importante ya que en el límite $N \rightarrow \infty$ está el mencionado estado de transición que lo marca un valor crítico de K_c . Para valores de K inferiores K_c ($K < K_c$) no existe un comportamiento global sincronizado de los osciladores, mientras que para los valores de K superiores a K_c ($K > K_c$) esta sincronización existe de forma parcial o completa. El término $\frac{1}{N}$ asegura que el modelo se comporta bien cuando pasamos al límite $N \rightarrow \infty$.

1.3. Modelo continuo

Ahora si pasamos del caso discreto al caso continuo $N \rightarrow \infty$, desaparecen los N osciladores individuales y aparece un fluido continuo de osciladores. Por lo tanto tenemos que hablar en términos de fluidos y trataremos con la densidad de osciladores en un lugar determinado.

La función $f(\omega, \theta, t)$, que nos dice el estado del sistema (densidad) de osciladores en un instante t , verifica dos ecuaciones.

1. La primera es la ecuación de conservación del número de osciladores ⁴

$$\frac{\partial f}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial \theta}(f v_\theta) \quad (1.2)$$

donde v_θ es la velocidad del oscilador en función de su fase y su frecuencia natural (la definiremos cuando veamos el paso entre el modelo discreto y continuo).

2. La segunda ecuación es

$$\int_0^{2\pi} f(\omega, \theta, t) d\theta = g(\omega) \quad (1.3)$$

donde $g(\omega)$ es la distribución de frecuencia del oscilador, que además es independiente del tiempo en el que estamos mirando el sistema.

1.4. Paso del modelo discreto al continuo

Partimos de nuestro modelo de Kuramoto y veamos como vamos hilvanando los pasos para llegar hasta nuestra ecuación de conservación.

Primero vamos a reescribir el sumatorio que aparece en (1.1)[4]

$$\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sin[\theta_j - \theta_i] = \Im \left[\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i(\theta_j - \theta_i)} \right] = \Im \left[e^{-i\theta_i} \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i\theta_j} \right] = \Im [r e^{i(\psi - \theta_i)}]$$

²Suponemos que esta frecuencia es distinta para cada oscilador y además en ella no influyen el resto de osciladores del sistema.

³Una función es unimodal cuando posee un único máximo.

⁴Esta ecuación principalmente nos dice que si la densidad de osciladores crece en una región tiene que haber un flujo en la región procedente de algún lugar, lo que se traduce en una disminución de la velocidad de los osciladores en esa región.

Vamos a detenernos por un momento en el parámetro $re^{i\psi} = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N e^{i\theta_j}$ que hemos introducido. Se denomina *parámetro de orden complejo*, es una cantidad macroscópica que se interpreta como el comportamiento colectivo de todo el sistema de osciladores. El radio $r(t)$ mide la sincronización (coherencia) en la fase y $\psi(t)$ el promedio de fase de los osciladores.

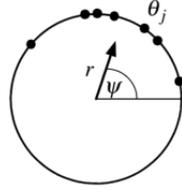


Figura 1.1: representación gráfica del parámetro de orden general, donde las fases están en el círculo unidad. [20]

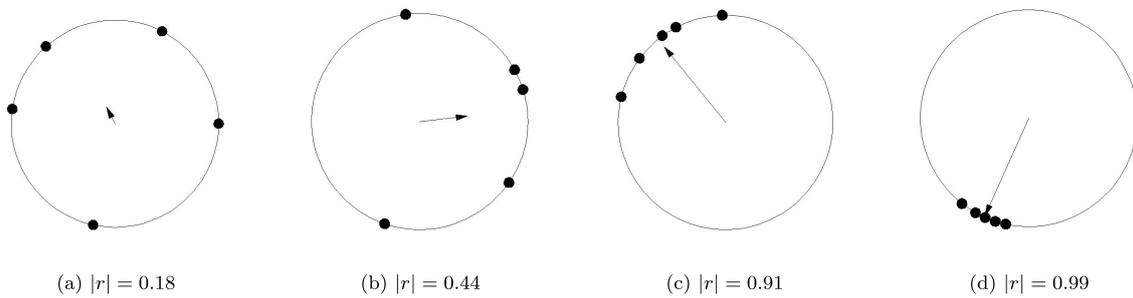


Figura 1.2: diferentes situaciones para el parámetro de orden. Notar que el módulo del parámetro aumenta cuanto más juntos están los osciladores. [4]

Así pues podemos reescribir el modelo con el parámetro de orden.

$$\frac{d\theta_i(t)}{dt} = \omega_i + Kr \sin(\psi - \theta_i) \quad (1.4)$$

Bajo esta formulación se realiza el carácter central del modelo (*mean-field*) ya que hemos conseguido que desaparezca el término j -ésimo que reflejaba los N elementos del sistema. Parece que cada oscilador está aislado del resto, sin embargo se relaciona mediante los parámetros centrales r y ψ .

Ahora se distinguen dos aspectos muy importantes para el modelo. [20]

1. El primero es que la fase de cada oscilador θ_i está atraída únicamente por la fase central ψ , en vez de por la de cada oscilador θ_j .
2. El segundo es que la fuerza efectiva del emparejamiento (K) es proporcional a la coherencia r . De esta forma cuanto más coherencia y sincronización, más fuerza tienen los emparejamientos y se añadirán más osciladores a los ya sincronizados.

La formulación general discreta del modelo de Kuramoto en función del parámetro de orden ya la tenemos realizada (1.4). Para posteriores análisis en nuestro estudio podemos suponer que $\psi = 0$. En sus primeros pasos Kuramoto basó su estudio en argumentos geométricos y descubrió que las soluciones se mantenían constantes en un *frame* donde $r(t)$ es constante y $\psi(t)$ rota uniformemente a una velocidad Ω [20]. Por lo tanto, sin pérdida de generalidad, podemos llevar nuestro estudio a uno de dichos *frames* y en particular elegirlo en el origen. De esta manera queda el modelo como $\frac{d\theta_i(t)}{dt} = \omega_i - Kr \sin(\theta_i)$.

Como estamos caracterizando el comportamiento de un oscilador por su fase, el modelo de Kuramoto (1.4) nos dice la velocidad a la que ésta varía (que llamaremos v_θ). Con esta información ya estamos en disposición de conectar con el caso continuo. Recordar que estamos con un fluido de osciladores

caracterizado por $f(\omega, \theta, t)$. Definimos el *parámetro de orden* de una forma análoga a como lo hemos hecho en el caso discreto.

$$re^{i\psi} = \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) e^{i\theta} d\omega d\theta \quad (1.5)$$

Con la información del parámetro de orden continuo vamos a reescribir la velocidad dada en (1.4) en términos de éste nuevo elemento.

$$v_\theta = \omega + K(r \operatorname{sen} \psi \cos \theta_i - r \cos \psi \operatorname{sen} \theta_i)$$

Tomando parte real e imaginaria de (1.5) nos queda

$$\operatorname{Re}[re^{i\psi}] = r \cos \psi = \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) \cos \theta d\omega d\theta$$

$$\operatorname{Im}[re^{i\psi}] = r \operatorname{sen} \psi = \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) \operatorname{sen} \theta d\omega d\theta$$

Llevamos ambas expresiones a v_θ y nos queda

$$v_\theta = \omega + K \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) \operatorname{sen}(\theta - \theta_i) d\omega d\theta'$$

que escrito en forma exponencial nos queda⁵ [13]

$$v_\theta = \dot{\theta}_i = \omega + \frac{K}{2i}(re^{-i\theta} - r^* e^{i\theta})$$

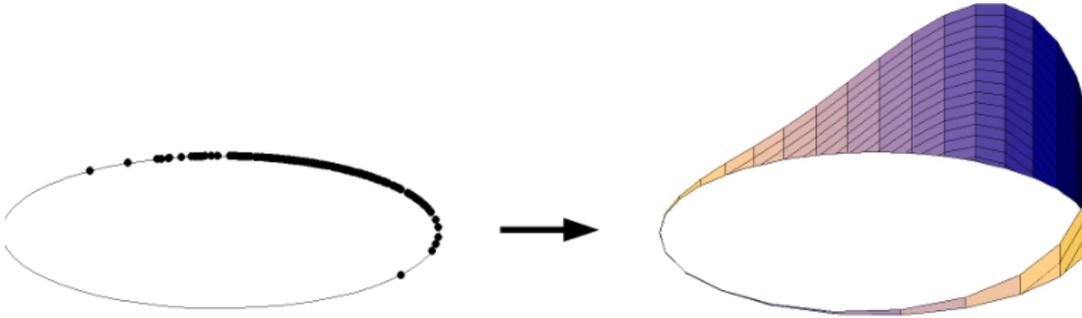


Figura 1.3: visualización del paso del parámetro del caso discreto al continuo. [4]

Una vez realizado todo este trabajo vamos a estar en disposición de escribir las dos ecuaciones más importantes para nuestro posterior estudio⁶

$$\frac{\partial f}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial \theta} (f[\omega + \frac{K}{2i}(re^{-i\theta} - r^* e^{i\theta})]) = 0 \quad (1.6)$$

$$r(t) = \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) e^{i\theta} d\omega d\theta \quad (1.7)$$

⁵Cuando ponemos * estamos denotando el conjugado de dicha cantidad.

⁶En el caso del parámetro continuo (1.5) también es válido suponer que $\psi = 0$.

Capítulo 2

"Mean field reduction": teoría

En este capítulo vamos a incluir todos los resultados relacionados con la teoría de Ott-Antonsen. Nuestro objetivo será a partir de la formulación continua de nuestro modelo definir el *manifold* (variedad) invariante y reducido en el que se desarrolla la dinámica del sistema. Por último garantizaremos la validez de nuestros argumentos con el segundo teorema de Ott-Antonsen.

2.1. Primer teorema de Ott-Antonsen

La demostración del primer teorema de Ott-Antonsen [16] va a ser la que nos permite recavar la información y las condiciones necesarias para definir nuestro *manifold* invariante y reducido. Por lo tanto vamos a enunciarlo y sobre todo, vamos a centrarnos en su demostración.

Teorema 2.1. *Sea el conjunto de funciones $f(\omega, \theta, t)$*

1. *La evolución a lo largo del tiempo de $f(\omega, \theta, 0)$ hasta $f(\omega, \theta, t)$ no afecta al conjunto de condiciones que debe verificar. (Propiedad de invarianza del manifold)*
2. *Para una determinada $g(\omega)$ veremos que el estado macroscópico del sistema se rige por un conjunto finito de ecuaciones diferenciales no lineales. (Propiedad de reducción del manifold)*

De esta manera podemos definir una función de distribución $h(\omega, \theta)$ cumpliendo

1.

$$h \geq 0$$

2.

$$\int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} h(\omega, \theta) d\omega d\theta = 1 \quad (2.1)$$

y así el conjunto de funciones $h(\omega, \theta)$ que cumplan lo anterior formarán un subconjunto M en el espacio de todas las posibles funciones de distribución D ($M \subset D$).

Podemos deducir de lo anterior un corolario muy sencillo pero que para las posteriores simulaciones de nuestros modelos particulares nos será de vital importancia

Corolario 2.2. *El parámetro de orden r verifica $|r| \leq 1$*

Demostración. Por la definición (1.7), asumiendo que la integral es convergente,

$$|r| = \left| \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) e^{i\theta} d\omega d\theta \right| \leq \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} |f(\omega, \theta, t)| |e^{i\theta}|$$

por (2.1) $|r| \leq \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} f(\omega, \theta, t) = 1$. □

Comenzamos con la demostración del teorema

Demostración. (del teorema) Partimos de las ecuaciones (1.6) y (1.7). Ahora expandimos $f(\omega, \theta, t)$ como una serie de Fourier en θ , teniendo en cuenta (1.3) y que el período de f es $T = 2\pi$, quedándonos

$$f(\omega, \theta, t) = \frac{g(\omega)}{2\pi} \left\{ 1 + \left[\sum_{n=1}^{\infty} (f_n(\omega, t)e^{in\theta} + f_n^*(\omega, t)e^{-in\theta}) \right] \right\}$$

donde debemos exigir que $|f_n(\omega, t)| \leq 1$. Si además consideramos una restricción sobre $f_n(\omega, t)$ como es $f_n(\omega, t) = [\alpha(\omega, t)]^n$ nos queda

$$f(\omega, \theta, t) = \frac{g(\omega)}{2\pi} \left\{ 1 + \left[\sum_{n=1}^{\infty} (\alpha(\omega, t)e^{i\theta})^n + (\alpha^*(\omega, t)e^{-i\theta})^n \right] \right\} = \frac{g(\omega)}{2\pi} \left\{ \frac{1}{1 - \alpha(\omega, t)e^{i\theta}} + \frac{\alpha^*(\omega, t)e^{-i\theta}}{1 - \alpha^*(\omega, t)e^{-i\theta}} \right\}$$

Con esta nueva expresión reemplazamos en (1.6) y (1.7) y conseguimos unas nuevas ecuaciones en las que el parámetro de fase θ ya no interviene, reduciendo así la complejidad del sistema:

$$\frac{\partial \alpha}{\partial t} + \frac{K}{2}(r\alpha^2 - r^*) + i\omega\alpha = 0 \quad (2.2)$$

$$r^*(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \alpha(\omega, t)g(\omega)d\omega \quad (2.3)$$

Tiene especial interés ver como sale la expresión del parámetro de orden. Ya que la ecuación de conservación se consigue únicamente reemplazando. Partimos de (1.7) y con la nueva expresión de $f(\omega, \theta, t)$

$$r(t) = \int_{-\infty}^{\infty} g(\omega) \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \left(\frac{e^{i\theta} d\theta}{1 - \alpha(\omega, t)e^{i\theta}} + \frac{\alpha^*(\omega, t)d\theta}{1 - \alpha^*(\omega, t)e^{-i\theta}} \right) d\omega$$

Hagamos las dos integrales sobre θ con la misma técnica, usando el cambio de variable $z = e^{i\theta} \rightarrow dz = ie^{i\theta} d\theta$. Nos queda la integral de función a lo largo de un camino cerrado que es $|z| = 1$.

$$\frac{1}{2\pi i} \int_{|z|=1} \frac{dz}{1 - \alpha(\omega, t)z} + \frac{\alpha^*(\omega, t)}{2\pi i} \int_{|z|=1} \frac{dz}{z - \alpha^*(\omega, t)}$$

Recordamos la definición de índice de z respecto de γ

Definición. Índice de una función

$$\mathbf{Ind}_{\gamma}(z) = \frac{1}{2\pi i} \int_{\gamma} \frac{d\omega}{\omega - z}$$

Según esta definición la primera integral la podemos poner como

$$-\frac{1}{\alpha(\omega, t)} \left(\frac{1}{2\pi i} \int_{|z|=1} \frac{dz}{z - \frac{1}{\alpha(\omega, t)}} \right)$$

y como por la condición que hemos impuesto para la convergencia de la serie $|\alpha(\omega, t)| < 1$ entonces $\frac{1}{\alpha(\omega, t)} > 1$. Por lo tanto está en la componente no acotada del dominio marcado por $|z| = 1$ y su índice es 0.

Con la segunda integral sucede algo muy similar, pero esta vez el punto respecto al cual estamos sacando su índice está en el interior de nuestro dominio. Por lo tanto el índice es 1.

$$\frac{1}{2\pi i} \int_{|z|=1} \frac{dz}{1 - \alpha(\omega, t)z} + \frac{\alpha^*(\omega, t)}{2\pi i} \int_{|z|=1} \frac{dz}{z - \alpha^*(\omega, t)} = \alpha^*(\omega, t)$$

El valor de $r(t)$ es por lo tanto $r(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \alpha^*(\omega, t)g(\omega)$

Sin embargo aun estamos tratando con un sistema infinitamente dimensional, ya que en la condición inicial ($t = 0$) nuestra función sigue dependiendo de ω ($\alpha(\omega, 0)$). Si seguimos avanzando en nuestro estudio ya estamos cerca de demostrar una condición que habíamos impuesto sobre nuestra función de distribución, como era que ésta fuera positiva. Para verlo más claramente reescribimos $f(\omega, \theta, t)$ como una descomposición de módulo más argumento $\alpha \equiv |\alpha|e^{-i\psi}$ con ψ real quedando:

$$f(\omega, \theta, t) = \frac{g(\omega)}{2\pi} \frac{1 - (|\alpha|)^2}{(1 - |\alpha|)^2 + 4|\alpha| \sin^2[\frac{1}{2}(\theta - \psi)]} \quad (2.4)$$

Vemos que lo que habíamos impuesto anteriormente para la convergencia de la serie de Fourier ($|f_n(\omega, t)| \leq 1 \Rightarrow |\alpha(\omega, t)| \leq 1$) es lo que nos asegura también que $f \geq 0$.

Ahora estamos en posición de demostrar el primer apartado de nuestro teorema, que nos decía que nuestra función seguía cumpliendo las condiciones iniciales impuestas a lo largo del tiempo. Para ello usemos otra vez la descomposición de $\alpha \equiv |\alpha|e^{-i\psi}$ con ψ real y lo llevamos a (2.2) que es la que rige como evoluciona nuestro sistema

$$\frac{\partial |\alpha|}{\partial t} e^{-i\psi} + \frac{K}{2}(r|\alpha|^2 e^{-i2\psi} - r^*) + i\omega |\alpha| e^{-i\psi} = \frac{\partial |\alpha|}{\partial t} + \frac{K}{2}(r|\alpha|^2 e^{-i\psi} - r^* e^{i\psi}) + i\omega |\alpha| = 0$$

y tomando la parte real de este resultado nos queda

$$\frac{\partial |\alpha|}{\partial t} + \frac{K}{2}(|\alpha|^2 - 1) \operatorname{Re}[re^{-i\psi}] = 0 \quad (2.5)$$

Donde podemos ver que si $|\alpha| = 1$ queda $\frac{\partial |\alpha|}{\partial t} = 0$ y por lo tanto una trayectoria con condición inicial $|\alpha(\omega, 0)| \leq 1$ nunca puede traspasar el círculo unidad en el α -plano complejo $\Rightarrow |\alpha(\omega, t)| \leq 1 \forall t \geq 0$, quedando así demostrada la primera parte del teorema.

Para demostrar la segunda parte del teorema como lo que queremos es obtener unas ecuaciones que reflejen la dinámica del sistema, haremos uso de la caracterización del parámetro que tenemos (2.3). Vamos a tener que añadir unas nuevas restricciones a nuestra función f . Supongamos que $\alpha(\omega, t)$ la podemos extender de forma analítica desde los ω reales al plano ω -complejo. Dicha extensión no debe tener singularidades en el semiplano inferior y además debe verificar que $|\alpha(\omega, t)| \rightarrow 0$ cuando $\Im(\omega) \rightarrow -\infty$. Al igual que ocurría antes, si estas condiciones se verifican para el estado inicial $\alpha(\omega, 0)$, se verificarán $\forall t \geq 0$. La existencia de solución $\alpha(\omega, t)$ a la ecuación (2.2) en el plano ω -complejo no queda garantizada si $\alpha(\omega, 0)$ es analítica, ya que por lo tanto $\alpha(\omega, t)$ también lo será. Para demostrarlo será suficiente con ver que nuestra solución a (2.2) no se puede convertirse en infinita en un tiempo finito.

Lema 2.3. *La solución $\alpha(\omega, t)$ a la ecuación (2.2) existe $\forall t \geq 0$ en el semiplano inferior de ω -complejo*

Demostración. Podemos utilizar los pasos que hemos seguido para obtener (2.5) a partir de (2.2) con la única diferencia de que ahora no solo tenemos en cuenta los valores reales. Debemos realizar el estudio únicamente en el caso de valores complejos puros, ya que para los reales lo tenemos ya demostrado. Así pues debemos añadir, como estamos suponiendo ω complejo puro, $\omega = i\omega_i$ y $\omega_i \in \mathbb{R}$, un término $-\omega_i$ a (2.5). Al igual que hemos hecho en la anterior demostración, supongamos que $|\alpha| = 1$ quedando $\frac{\partial |\alpha|}{\partial t} = \omega_i$. Usamos ahora la hipótesis $\Im(\omega) = \omega_i \rightarrow -\infty$ por lo tanto $\omega_i \leq 0$, concluyendo que si se cumple la condición inicial $|\alpha(\omega, 0)| \leq 1$ entonces $|\alpha(\omega, t)| \leq 1$ en el semiplano inferior de ω -complejo \square

(Continuamos con la demostración del primer teorema de Ott-Antonsen)

Veamos porqué hemos impuesto la condición sobre el plano complejo que a priori parece tan extraña. Mirando los pasos que hemos hecho hasta ahora hemos conseguido demostrar la primera parte del teorema, sin embargo la segunda aun está pendiente. Para ello tomamos una función $g(\omega)$ particular, en nuestro caso nos interesa la función de Lorentz (o de Cauchy)¹²

$$g(\omega) = \frac{1}{\pi} \frac{\Delta}{(\omega - \omega_0)^2 + \Delta^2} \quad (2.6)$$

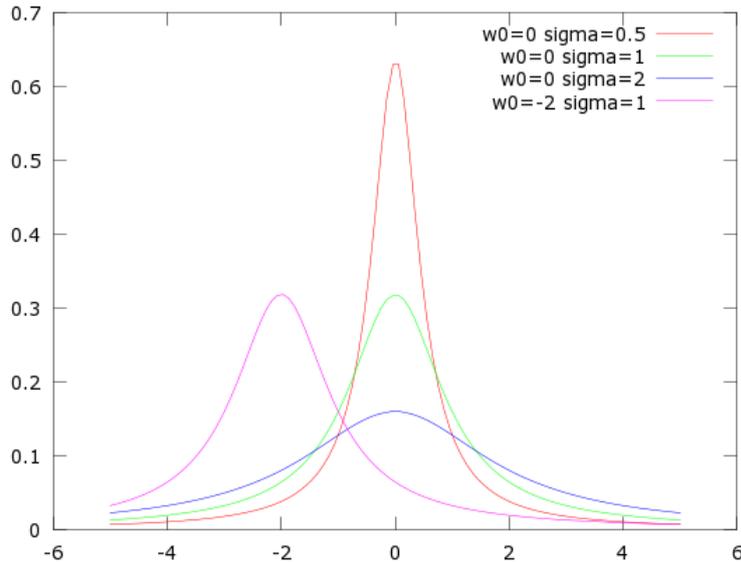


Figura 2.1: función de densidad de Cauchy para diferentes valores de los parámetros ω_0 y Δ ($\equiv \text{sigma}$)

El principal objetivo de la segunda parte del teorema es medir la dinámica del sistema y para ello hemos definido anteriormente un *parámetro de orden* r , que posteriormente hemos conseguido simplificar imponiendo una serie de restricciones hasta llegar a tener (2.3). Ahora en esa expresión podemos sustituir el valor genérico de $g(\omega)$ por (2.6)

$$\begin{aligned} r^* &= \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{\pi} \frac{\Delta}{(\omega - \omega_0)^2 + \Delta^2} \alpha(\omega, t) d\omega \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{2\pi i} \left(\frac{1}{\omega - \omega_0 - i\Delta} - \frac{1}{\omega - \omega_0 + i\Delta} \right) \alpha(\omega, t) d\omega \end{aligned}$$

Ahora es cuando entra en juego nuestra extensión analítica al plano ω -compleja, ya que para calcular el valor de esa integral lo único que debemos hacer según el teorema de los residuos de Cauchy es evaluar la función $\alpha(\omega, t)$ en sus polos. El único polo que tenemos en nuestro dominio es $\omega = \omega_0 - i\Delta$ entonces $r(t) = \alpha(\omega_0 - i\Delta, t)$ (podemos suponer sin pérdida de generalidad $\omega_0 = 0, \Delta = 1$) $r(t) = \alpha(-i, t)$. Una vez conocido este valor reemplazamos en (2.2) y obtenemos la evolución no lineal de nuestro *parámetro de orden*. Para ver la evolución de una forma más clara hacemos otra vez una descomposición de módulo más argumento $r(t) = \rho(t)e^{-i\phi}$ (con $\rho(t) \geq 0, \phi \in \mathbb{R}$)

$$\begin{aligned} \frac{\partial \alpha}{\partial t} &= \frac{d\rho}{dt} e^{-i\phi} \\ \frac{K}{2}(r\alpha^2 - r^*) &= \frac{K}{2}(\rho^3 e^{-i3\phi} - \rho e^{i\phi}) \end{aligned}$$

¹Se observa en los dibujos que dicha función cumple las propiedades impuestas al principio sobre $g(\omega)$ como son la de unimodalidad y simetría respecto a la media

²El código de Octave se presenta en el Apéndice

$$i\omega\alpha = \alpha = \rho(t)e^{-i\phi}$$

que una vez puesto todo junto y simplificado nos queda

$$\frac{d\rho}{dt} + \left(1 - \frac{K}{2}\right)\rho + \frac{1}{2}K\rho^3 = 0 \quad (2.7)$$

que junto con la descomposición que hemos hecho de $r(t)$ de módulo y argumento (ϕ) que es constante a lo largo del tiempo, $\frac{d\phi}{dt} = 0$, ambas nos describen la dinámica del parámetro de orden a través de dos ecuaciones diferenciales no lineales de primer orden. Si nos interesara continuar con nuestro análisis podemos obtener la solución de esta ecuación y a partir de ella obtendríamos el valor crítico del parámetro K_c que hemos nombrado en la introducción al modelo de Kuramoto a partir del cual existe comportamiento sincronizado del sistema. Sin embargo este no es nuestro objetivo. Posteriormente cuando apliquemos esta teoría a nuestro modelo concreto si que profundizaremos en este aspecto. A pesar de que la dinámica de la función de distribución f sigue siendo infinitamente dimensional (porque para obtener cada función $\alpha(\omega, t)$ necesitamos especificar una función inicial dependiente de ω que es $\alpha(\omega, 0)$), hemos conseguido que la dinámica de nuestro parámetro de orden (resumen del estado del sistema) sea de dimensión baja. □

2.2. Definición del manifold

Con toda la información que tenemos sobre la función f y las diferentes condiciones que le hemos impuesto, ya estamos en condiciones de definir nuestro *manifold* $M \subset D$ (siendo D el espacio de todas las posibles funciones de distribución) donde se desarrolla la dinámica del sistema

Definición. Definimos M como el conjunto de funciones $f(\omega, \theta, t)$ de variables reales (ω, θ) de la forma dada en (2.4) donde $|\alpha(\omega, t)| \leq 1 \forall \omega$ real y $\alpha(\omega, t)$ la podemos extender de forma analítica al plano ω -complejo sin tener singularidades en el semiplano inferior verificando que $|\alpha(\omega, t)| \rightarrow 0$ cuando $\Im(\omega) \rightarrow -\infty$

2.3. Segundo teorema de Ott-Antonsen

Una vez que ya tenemos probado que bajo ciertas condiciones podemos encontrar las soluciones a la dinámica de nuestro modelo en el *manifold* M , nos quedan todavía un par de cuestiones por aclarar. En primer lugar hemos encontrado soluciones (atractores de la dinámica) en M (sistema reducido) y nos gustaría probar que esas soluciones son válidas para el sistema discreto global. En segundo lugar tenemos que demostrar que no existen soluciones del sistema global que no aparezcan en el sistema reducido. Vamos a demostrar estos dos puntos bajo unas condiciones muy generales. El parámetro clave para resolver este conflicto va a ser Δ , el cual caracteriza la heterogeneidad del sistema (que será una de nuestras hipótesis más importantes a la hora de formular el modelo particular de neuronas). Demostraremos que si éste es positivo (es decir $\Delta \neq 0$) se cumple lo anterior (en el caso $\Delta = 0$, estamos en un caso límite y tratamos con una red homogénea).

Por lo tanto vamos a enunciar el segundo teorema de Ott-Antonsen [17] y procederemos posteriormente a su demostración.

Teorema 2.4. *Las soluciones (atractores de la dinámica) encontrados en M son también soluciones del sistema global y en particular, son las únicas.*

Demostración. Las ecuaciones que rigen nuestro modelo siguen siendo las mismas que antes (1.2) (1.5) y además $v_\theta = \omega + \frac{K}{2i}(re^{-i\theta} - r^*e^{i\theta})$ lo podemos expresar de una forma más general como una función $H(t)$ (que en nuestro problema de Kuramoto es $H(t) = kr(t)$).

El siguiente paso sigue siendo expandir la función $f(\theta, \omega, t)$ como una serie de Fourier en θ quedando

$$f(\theta, \omega, t) = \frac{g(\omega)}{2\pi} [1 + f_+(\theta, \omega, t) + f_-(\theta, \omega, t)]$$

siendo

$$f_+(\theta, \omega, t) = \sum_{i=1}^{\infty} f_n(\omega, t) e^{in\theta}$$

la parte positiva, y

$$f_-(\theta, \omega, t) = \sum_{i=1}^{\infty} f_n^*(\omega, t) e^{-in\theta}$$

la parte negativa. Notar que las integrales de ambas partes (positiva y negativa) entre 0 y 2π son 0.³

Ahora, al igual que hemos hecho antes con $\alpha(\omega, t)$, extendemos de forma analítica $f_+(\theta, \omega, t)$ al plano $\Im(\theta) \geq 0$ sin singularidades y decayendo exponencialmente a 0 cuando $\Im(\theta) \rightarrow \infty$. Lo mismo con f_- en $\Im(\theta) \leq 0$ y $\Im(\theta) \rightarrow \infty$. Observamos que $f_- = f_+^*$ cuando (θ, ω) son reales, por lo tanto nos basta con considerar solo f_+ entonces (1.2) nos queda como

$$\frac{\partial f_+}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial \theta}(f_+ v_\theta) = \frac{1}{2} H^* e^{i\theta} \quad (2.8)$$

Así pues tenemos que esta ecuación es lineal en f_+ y tiene una parte no homogénea. Si separamos la solución de la parte homogénea (en primer lugar) de la no homogénea (segundo lugar) tenemos que $f_+ = \hat{f}_+ + \hat{f}_+^*$.

La solución de la no homogénea ya la hemos sacado en la sección anterior (2.1) en el caso particular $\hat{f}_+^* = [\alpha(\omega, t)]^n$. De esta manera las condiciones y resultados que hemos establecido previamente sobre α siguen siendo ahora válidos y nos facilita el trabajo. Vemos que la solución global $f \rightarrow \hat{f}_+^*$ cuando $t \rightarrow \infty$. Por lo tanto tenemos que demostrar que $\lim_{t \rightarrow \infty} \hat{f}_+ = 0$.

Sin embargo no podemos demostrarlo directamente. Veamos un simple contraejemplo, como puede ser el caso en el que $H(t) = 0$, en el que la solución del problema es $f_+ = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{in(\theta - \omega t)}$ donde A_n es cualquier conjunto de valores para los que la serie converge. Puesto que el término $e^{in(\theta - \omega t)}$ no se anula nunca (con $\omega \in \mathbb{R}$), \hat{f}_+ no tiende a 0 cuando $t \rightarrow \infty$.

Vemos que si ω tuviera la posibilidad de ser complejo, al estar multiplicado por in , nos quedaría un factor exponencial real multiplicando a todos los términos de la serie que dependiendo del signo se puede anular cuando $t \rightarrow \infty$. En la sección anterior ya hemos visto que nos aparecía el campo complejo cuando hacíamos la integral (1.7), lo que nos lleva a plantearnos la alternativa de definir $J_n = \int_{-\infty}^{\infty} g(\omega) A_n e^{in(\theta - \omega t)} d\omega$ y ver si esta cantidad tiende a cero. Tomamos como $g(\omega)$ la distribución de Lorentz (2.6) (con $\omega_0 = 0$), y con el teorema de los residuos de Cauchy nos queda evaluada en $\omega = -i\Delta$.⁴ Entonces cada término $J_n = A_n e^{in\theta - n\Delta t}$ decae exponencialmente a 0 cuando $t \rightarrow \infty$ si $\Delta > 0$.

Por los argumentos que ahora hemos dado, quizás no necesitamos imponer una condición tan fuerte como es que la dinámica del parámetro de orden $r(t)$ tienda a la dinámica del parámetro de orden del manifold M . Utilizando la información anterior sobre $f(\theta, \omega, t)$ en la que hemos separado su serie de Fourier en parte positiva y negativa (quedándonos solo con la positiva) podemos reescribir la ecuación del parámetro de orden como

$$r(t) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} f_+ g e^{i\theta} d\theta d\omega$$

(ya que $\frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} g(\omega) e^{i\theta} = 0$) y si definimos

$$l_+(\theta, t) = \int_{-\infty}^{\infty} \hat{f}_+(\theta, \omega, t) g(\omega) d\omega \quad (2.9)$$

³La serie debe ser convergente, luego podemos intercambiar límite e integral y tanto la integral de $e^{in\theta}$ como la de su conjugada son 0

⁴Los pasos son los mismos que cuando hemos usado el teorema de los residuos en 2.1 .

solo nos queda por demostrar que $\lim_{t \rightarrow \infty} l_+(\theta, t) = 0$, que ocurrirá únicamente cuando el $\lim_{t \rightarrow \infty} \hat{f}_+(\theta, t) = 0$. Vamos a enunciarlo como un lema y lo vamos a probar.

Lema 2.5. $\lim_{t \rightarrow \infty} l_+(\theta, t) = 0$

Demostración. Suponemos que $\hat{f}_+(\theta, \omega, t)$ es analítica en el semiplano inferior del plano ω -complejo y que además tiene a cero exponencialmente cuando $\Im(\omega) \rightarrow -\infty$. Partimos de la ecuación homogénea (por lo tanto $f_+ = \hat{f}_+$) de (2.8) y multiplicamos todo por $g(\omega)d\omega$ siendo $g(\omega)$ la distribución de Lorentz (2.6) con $\omega_0 = 0$ e integramos el resultado desde $\omega = -R, \omega = R$.

Si ahora hacemos tender $R \rightarrow \infty$ entonces por (2.9) nos queda la ecuación en términos de $l_+(\theta, t)$

$$\frac{\partial l_+}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial \theta}(l_+ v_\theta) = 0 \quad (2.10)$$

donde en v_θ la variable ω está evaluada por el teorema de los residuos y según las hipótesis que hemos asumido para \hat{f}_+ en $\omega = -i\Delta$. Quedando así

$$v_\theta = -i[\Delta + \frac{1}{2}(H(t)e^{-i\theta} - H^*(t)e^{i\theta})]$$

Hacemos ahora una transformación conforme del plano θ -complejo en el disco unidad $z = e^{i\theta}$. La función ahora es $\hat{l}_+(z, t) = \frac{l_+(\theta, t)}{e^{i\theta}}$, la velocidad $\hat{v}(z, t) = v_\theta = \Delta z + \frac{1}{2}(H(t) - H^*(t)z^2)$ y por tanto podemos reescribirla como

$$\frac{\partial \hat{l}_+}{\partial t} + \frac{\partial \hat{l}_+}{\partial z} v(\hat{z}, t) + \frac{\partial \hat{v}(z, t)}{\partial z} \hat{l}_+ = 0 \quad (2.11)$$

Ahora podemos integrar a lo largo de las características de esta ecuación [6] resolviendo un sistema de dos EDO de primer orden en las variables (z, t) . La primera nos describe las órbitas y la segunda la función que estamos buscando integrar.

$$z'(t) = \hat{v}(z, t), \hat{l}_+'(t) = -\hat{l}_+ \frac{\partial \hat{v}(z, t)}{\partial z}$$

Resolviendo la segunda ecuación obtenemos que $\hat{l}_+(z, t) = C \exp(-\int_0^t \frac{\partial \hat{v}(z, t')}{\partial z} dt')$,⁵ donde C es una constante que debemos determinar con las condiciones iniciales que impongamos. Ahora usamos la primera ecuación que es la ecuación de órbita de las características $\frac{dZ(z, t')}{dt'} = \hat{v}(Z(z, t'), t')$ con condición final $Z(z, t) = z$. Por lo tanto, podemos escribir ya la expresión de nuestra $\hat{l}_+(z, t)$ en función de $Z(z, t)$ y $\gamma(z, t) = \int_0^t (\frac{\partial \hat{v}(z', t')}{\partial z'})_{z'=Z(z, t')} dt'$.

$$\hat{l}_+(z, t) = \hat{l}_+(Z(z, 0), 0) e^{-\gamma(z, t)} \quad (2.12)$$

Para ver la ecuación que describe la órbita con mayor facilidad descomponemos las funciones Z y H en módulo más argumento $Z = \rho e^{i\phi}, H = h e^{i\beta}$ donde todos los parámetros son reales. $\hat{v}(z, t)$ queda como $\Delta \rho e^{i\phi} + \frac{1}{2}(h e^{i\beta} - h e^{-i\beta} \rho^2 e^{2i\phi})$ multiplicando todo por $e^{-i\phi}$ (procedente de la parte izquierda de la ecuación) nos queda $\hat{v} = \Delta \rho + \frac{h}{2}(e^{-i(\phi-\beta)} - \rho^2 e^{i(\phi-\beta)})$ y tomando parte real e imaginaria queda

$$\frac{d\rho}{dt'} = \hat{v}_\rho = \rho \Delta + \frac{h}{2}(1 - \rho^2) \cos(\phi - \beta), \rho \frac{d\phi}{dt'} = \hat{v}_\phi = -\frac{h}{2}(1 + \rho^2) \sin(\phi - \beta) \quad (2.13)$$

Ahora podemos ver desde (2.13) que cuando $\rho = 1$ tenemos $\frac{d\rho}{dt'} = \Delta \geq 0$. Entonces para condiciones finales en $\rho = 1$ las órbitas hacia atrás en el tiempo están en $\rho \leq 1$ y por lo tanto $|Z(z, t')| \leq 1$ cuando $|z| \leq 1$ y $t \geq t'$.

⁵Ponemos la variable t' para no hacer un abuso de notación, ya que en los límites de integración ya tenemos t .

Ya tenemos toda la información necesaria sobre las órbitas y sus características, volvamos a nuestro objetivo que era demostrar $\lim_{t \rightarrow \infty} l_+(\theta, t) = 0$. Hemos conseguido mediante las características ponerlo como (2.12). Si queremos que vaya a cero lo único que debemos exigir $\lim_{t \rightarrow \infty} \text{Re}[\gamma(z, t)] = +\infty$, como conocemos también la definición integral de γ , podemos estudiar la parte real de $\frac{\partial \hat{v}(z, t')}{\partial z'}$ que es la mitad de la divergencia del flujo bidimensional de $\hat{v} = \hat{v}_\rho(\rho, \phi)\rho_0 + \hat{v}_\phi(\rho, \phi)\phi_0$ definidos ambos por (2.13).

Para calcular $\nabla \cdot \hat{v}$ usamos la expresión de ∇ en coordenadas polares (de ahí la transformación anterior de Z y H) quedando $\nabla \cdot \hat{v} = \frac{1}{\rho} \frac{\partial}{\partial \rho}(\rho \hat{v}_\rho) + \frac{1}{\rho} \frac{\partial \hat{v}_\phi}{\partial \phi}$ usando (2.13) queda

$$\nabla \cdot \hat{v} = 2[\Delta - h\rho \cos(\phi - \beta)]$$

Tenemos pues que

$$\text{Re}\left(\frac{\partial \hat{v}(z, t')}{\partial z'}\right) = \frac{1}{2} \nabla \cdot \hat{v} = \Delta - h\rho \cos(\phi - \beta)$$

nos vamos a la parte real de (2.13), $\frac{2}{1-\rho^2} \left(\frac{d\rho}{dt} - \rho\Delta\right) = h \cos(\phi - \beta)$, con esta expresión volvemos a la expresión para calcular la mitad de la divergencia quedando,

$$\Delta - \frac{2\rho}{1-\rho^2} \frac{d\rho}{dt} + \frac{2\rho^2\Delta}{1-\rho^2} = \Delta \left(\frac{1+\rho^2}{1-\rho^2}\right) - \frac{2\rho}{1-\rho^2} \frac{d\rho}{dt}$$

Resumiendo todos los pasos llegamos hasta

$$\text{Re}\left(\frac{\partial \hat{v}(z, t')}{\partial z'}\right) = \Delta \left(\frac{1+\rho^2(z, t')}{1-\rho^2(z, t')}\right) + \frac{d}{dt} \ln[1-\rho^2(z, t')] \quad (2.14)$$

Volvemos a la expresión de la γ y tomamos su parte real con el integrando (2.14) y fijando un $0 \leq T \leq t$

$$\text{Re}[\gamma(z, t)] = \ln \left[\frac{1-\rho^2(z, t-T)}{1-\rho^2(z, 0)} \right] + \Delta \int_0^{t-T} \frac{1+\rho^2(z, t')}{1-\rho^2(z, t')} dt' + \int_{t-T}^t \text{Re}\left(\frac{\partial \hat{v}(z', t')}{\partial z'}\right) dt' \quad (2.15)$$

Miramos las condiciones finales ($t' = t$) en las que estamos interesados y su relación con T . Cuando hemos descrito las órbitas hemos impuesto que $Z(z, t) = z = e^{i\theta}$, por lo tanto queremos que estén en el círculo unidad (correspondientes a valores $\rho \leq 1$). Antes hemos visto $\rho = 1 \rightarrow \frac{d\rho}{dt'} = \Delta$ (aproximadamente),

de (2.13) establecemos que por la continuidad de $\frac{d\rho}{dt'}$ podemos encontrar un entorno en el Z -plano,

$1 \geq \rho_0 \geq \rho$, donde $\frac{d\rho}{dt'} \geq 0$. A medida que $t - t'$ se aumenta, ρ se mueve uniformemente desde $\rho = 1$ en el tiempo t hacia valores menores del parámetro. Por lo tanto, si la condición final está dentro del entorno, $1 \geq \rho_0 \geq \rho$, nunca lo va a abandonar y de esta forma podemos elegir $0 \leq T \leq t \ni |Z(z, t)| = |z| \leq 1$ verificando

$$\rho(z, t') < \rho(z, t-T) < \rho_0 < 1 \quad (2.16)$$

donde $0 \leq t' \leq t - T$. Consideramos T fijo y veamos que ocurre con γ cuando $t \rightarrow \infty$, para ello miramos los términos que componen (2.15). El tercer término está acotado ya que hemos sacado que el integrando era $[\Delta - h\rho \cos(\phi - \beta)]$, por lo tanto acotado y los límites de integración son finitos. El primer término está acotado por (2.16). El integrando del segundo término es otra vez por (2.16) positivo y mayor que uno, por lo tanto este término es siempre mayor o igual que $(t - T)\Delta$. Suponiendo que $\Delta > 0$ entonces cuando $t \rightarrow \infty$ ocurre que $\text{Re}[\gamma(z, t)] \rightarrow \infty$ por lo tanto el factor exponencial de \hat{l}_+ va a cero y queda demostrado el resultado.

□

□

Capítulo 3

Modelo de neuronas: aplicación de la 'mean field reduction'

Una vez que ya tenemos todas las herramientas necesarias para garantizar la consistencia matemática de nuestro modelo de red de neuronas, vamos a plantear el mismo.

3.1. Elementos del modelo

Para empezar a hablar de nuestro modelo primero vamos a hacer una breve descripción de los elementos que conforman nuestro modelo. El primer elemento y más importante son las neuronas ya que sobre éstas vamos a profundizar nuestro estudio. Como es de imaginar no todas las neuronas que componen nuestro cortex cerebral son iguales, la clasificación que nos va a interesar en nuestro estudio es la utilizada por Hodgkin en 1948. Esta clasificación se basa en el comportamiento de las mismas cuando superan un umbral a partir del cual pasan de estar en reposo a tener una actividad y que su gráfica empiece a ser con altos y bajos (*spike*). Hay dos tipos de neuronas según este criterio:

1. Tipo I: Son aquellas que empiezan a *spike* a una ritmo arbitrario pero más o menos constante de forma continua desde el estado de reposo. Las neuronas típicas de este tipo son aquellas que tienen forma piramidal.
2. Tipo II: Son aquellas que empiezan a *spike* a una ritmo arbitrario pero más o menos constante de forma discontinua empezando desde un punto diferente del estado de reposo. Las neuronas típicas de este tipos son aquellas que tienen picos muy pronunciados de escasa amplitud.

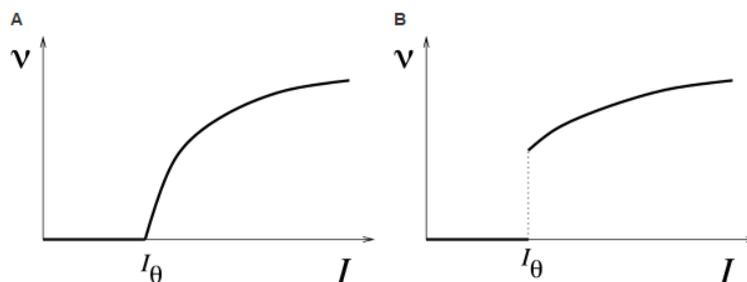


Figura 3.1: la primera gráfica corresponde a la actividad propia de una neurona del tipo I, mientras que la segunda corresponde a una del tipo II [14]

Nuestro modelo está basado en modelo de *theta* neuronas realizado por Ermentrout y Kopell [10], que demostraron que cerca del umbral las neuronas del tipo I pueden ser representadas por un modelo canónico en función de su fase.

El siguiente elemento que tenemos que tener en cuenta es la heterogeneidad de nuestra red de neuronas, ya que para el correcto estudio de ella (recordar el segundo teorema de Ott-Antonsen) vamos a necesitar que haya tanto neuronas que están con actividad (*spiking*) y otras en reposo pero excitables.

El último elemento en nuestro análisis es la interacción entre ellas que se da mediante sinápsis (*pulse like*) que podremos ajustar según nos interese.

3.2. Objetivos del modelo

Lo que queremos es conocer y clasificar el comportamiento macroscópico de una red heterogénea de θ neuronas. Para ello utilizaremos las herramientas analíticas previamente mencionadas para derivar un sistema dinámico reducido (*mean field*) de dimensión menor que exhiba el mismo comportamiento asintótico (en el límite) que el sistema global. El *mean field* presentará todos los posibles estados asintóticos de la red global de neuronas. Aunque se escapa de los límites de este trabajo, la reducción del modelo también nos permitirá hacer un estudio de las bifurcaciones que puedan ocurrir en nuestro sistema en función de la variación de los diferentes elementos que forman nuestro modelo como son: el grado de excitabilidad de las neuronas, la heterogeneidad en la población y la fuerza del enlace.

Veremos que nuestra red tiene fundamentalmente tres estados colectivos: uno parcialmente sincronizado en reposo (PSR), otro parcialmente sincronizado en actividad (*spiking*) (PSS) y por último un estado periódico (Collective Periodic Wave) (CPW)¹. En el primero la mayoría de las neuronas están en reposo pero son excitables y el *mean field* se asienta en un equilibrio estable. En el segundo el *mean field* también se asienta en un equilibrio estable sin embargo la mayoría de las neuronas *spike* regularmente. Estos dos estados aparecen en redes de neuronas cooperativas donde la dinámica interna y la interacciones entre ellas se refuerzan mutuamente. En las redes de neuronas donde no ocurre esto, ya que ambas partes están en competición, ocurre nuestro tercer estado en el cual el grado de sincronización de la red sube y baja debido a que el *mean field* presenta un ciclo límite.

3.3. Formulación del modelo

Hemos dicho previamente que partiríamos del modelo de θ neuronas de Ermentrout y Kopell [10] que describe a las neuronas según su fase (θ) que incluye una bifurcación *saddle-node* en un ciclo invariante (abreviadamente *SNIC*) y seguiremos los pasos marcados por [21] para el análisis del mismo. El comportamiento de una única neurona lo podemos presentar como

$$\frac{d\theta}{dt} = (1 - \cos \theta) + (1 + \cos \theta)\eta \quad (3.1)$$

Donde θ es la fase de la neurona y varía en el círculo unidad. El parámetro η es un parámetro de bifurcación y está relacionado con la actividad que tienen las neuronas una vez superado el umbral del reposo.

Veamos la dinámica interna (equilibrios) del sistema en función de η ,

$$\frac{d\theta}{dt} = 0 \Leftrightarrow 1 + \eta - (1 - \eta)\cos \theta = 0 \Leftrightarrow \frac{1 + \eta}{1 - \eta} = \cos \theta$$

Entonces pueden ocurrir tres situaciones

1. Tendrá dos soluciones si $\frac{1 + \eta}{1 - \eta} \in (-1, 1)$, que ocurre cuando $\eta \in (-\infty, 0)$
2. Una única solución si $\frac{1 + \eta}{1 - \eta} = 1$ y se da cuando $\eta = 0$

¹Usamos el término *wave* siguiendo la línea marcada por [10] [21].

3. Ninguna solución si $\frac{1+\eta}{1-\eta} \notin (-1, 1]$ cuando $\eta > 0$

Por lo tanto podemos ver que la SNIC ocurre cuando $\eta = 0$ ya que pasamos de tener dos equilibrios a ninguno. Para $\eta < 0$ tenemos que la neurona está atraída hacia un equilibrio estable que representa el estado de reposo, sin embargo, un equilibrio inestable está también presente, representando el umbral. Si un estímulo o interacción externa desplaza la fase de la neurona θ a través del equilibrio inestable, entonces se aproximará al equilibrio estable por el otro lado. Cuando cruza $\theta = \pi$ se dice que la neurona tiene un *spike* o pico. Así pues visto el análisis que hemos hecho podemos concluir que para $\eta \leq 0$ la neurona es excitable. A medida que vamos aumentando este parámetro el equilibrio se convierte en una SNIC como ya hemos dicho, y después ésta desaparece dejando un ciclo límite donde la neurona *spike* regularmente (ya que cruza constantemente $\theta = \pi$ al no existir equilibrios)².

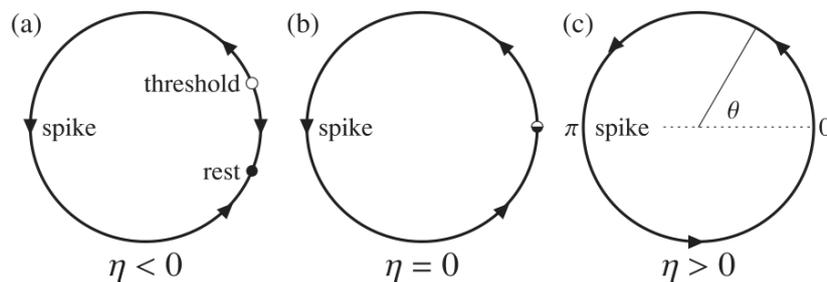


Figura 3.2: representación visual de la SNIC en función del parámetro η

Una vez estudiado al detalle la dinámica de una neurona vamos a construir una red de ellas (de tamaño N) incluyendo también las interacciones o emparejamientos entre ellas (denotados como I_s)

$$\frac{d\theta_j}{dt} = (1 - \cos \theta_j) + (1 + \cos \theta_j)[\eta_j + I_s] \quad (3.2)$$

donde $j = 1, \dots, N$ y el parámetro de bifurcación es diferente para cada neurona.

Vamos a explicar de forma un poco más detallada qué es el término I_s que hemos añadido a nuestro modelo. I_s refleja una corriente sináptica (*pulse like*) colectiva de las neuronas en la que cada neurona contribuye en una forma u otra dependiendo de su fase (θ), podemos expresarlo como

$$I_s = \frac{k}{N} \sum_{i=1}^N P_n(\theta_i), P_n(\theta) = a_n(1 - \cos \theta)^n, n \in \mathbb{N} \quad (3.3)$$

donde a_n una constante de normalización tal que $\int_0^{2\pi} P_n(\theta) d\theta = 2\pi$.

Veamos cual es el valor de la constante de normalización a_n , ya que será necesaria en las simulaciones que haremos posteriormente para comparar el comportamiento de la red global y el del *mean-field*. Partimos de

$$\int_0^{2\pi} a_n(1 - \cos \theta)^n d\theta = 2\pi \rightarrow a_n = \frac{2\pi}{\int_0^{2\pi} (1 - \cos \theta)^n d\theta} \quad (3.4)$$

Por lo tanto lo que más nos interesa es conocer el valor de la integral. Vamos a plantear y resolver la integral en la variable compleja. En primer lugar

$$1 - \cos \theta = 1 - \frac{e^{i\theta} + e^{-i\theta}}{2} = -\frac{1}{2} \frac{(e^{2i\theta} - 2e^{i\theta} + 1)}{e^{i\theta}} = \frac{-1}{2e^{i\theta}} (e^{i\theta} - 1)^2$$

Planteamos pues la integral

$$\int_0^{2\pi} (1 - \cos \theta)^n d\theta = \frac{(-1)^n}{2^n} \int_0^{2\pi} \frac{1}{e^{i\theta n}} (e^{i\theta} - 1)^{2n} d\theta$$

²El código de Octave donde se hacen las simulaciones que dan estos resultados está en el apéndice, las imágenes resultantes son similares pero se toman las del artículo de [21] debido a su mayor belleza y simbolismo.

Realizamos un cambio de variable $z = e^{i\theta}$ (quedando el diferencial $d\theta = \frac{dz}{iz}$) y por lo tanto pasamos a integrar nuestra función sobre un camino cerrado como es $|z| = 1$

$$\frac{(-1)^n}{2^ni} \int_{|z|=1} \frac{(z-1)^{2n}}{z^{n+1}} dz$$

Si pasamos dividiendo el 2π que tenemos en el otro lado (3.4) nos queda una expresión muy reconocible

$$\frac{(-1)^n}{2\pi i} \int_{|z|=1} \frac{(z-1)^{2n}}{z^{n+1}} dz$$

que es la fórmula de Cauchy para derivadas³. Recordamos la expresión de la fórmula de Cauchy para derivadas

Definición. Fórmula de Cauchy para derivadas

$$\frac{f^{(n)}(z)}{n!} = \frac{1}{2\pi i} \int_{\gamma} \frac{f(w)}{(w-z)^{n+1}} dw$$

Nuestra función f va a ser $(z-1)^{2n}$, la cual es holomorfa, y el punto donde está evaluada la derivada enésima de nuestra función es el 0. Entonces tenemos que

$$\frac{f^{(n)}(0)}{n!} = \frac{2n(2n-1) \cdots (n+1)(-1)^n}{n!} = (-1)^n \frac{(2n)!}{(n!)^2}$$

y nos queda la expresión de a_n

$$a_n = \frac{2^n (n!)^2}{(2n)!}$$

Hemos introducido otros dos parámetros en el modelo. El primero es $n \in \mathbb{N}$ que refleja la agudeza (*sharpness*) de la corriente sináptica, de forma que se va haciendo más puntiaguda en $\theta = \pi$ a medida que la $n \in \mathbb{N}$ va aumentando.

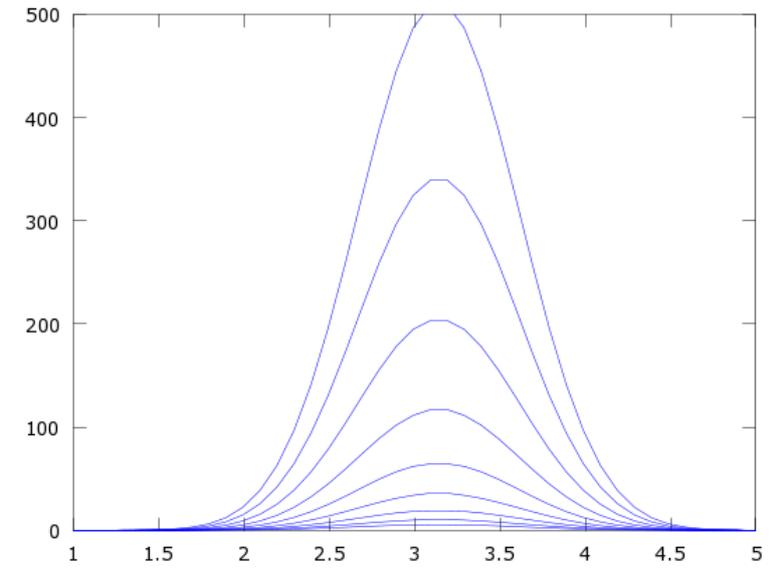


Figura 3.3: representación visual de $P_n(\theta)$ a medida que va aumentando el parámetro n (suponemos que este varía desde 1 a 9)

³Suponemos que estamos en un abierto no vacío de \mathbb{C} , para que nuestros cálculos sean válidos.

El segundo es k , que es la fuerza sináptica que tiene toda la red de neuronas y representa la dinámica externa del modelo.

Ya hemos hecho uso de dos de los tres elementos fundamentales que componían nuestro modelo, por un lado hemos estudiado las neuronas de forma aislada y por otro hemos estudiado su interacción sináptica en la red. Solo nos queda por mencionar la heterogeneidad de la red, que reflejamos con η_i y que proviene de una función de distribución aleatoria $g(\eta)$. En nuestro caso vamos a tomar como esa función de distribución la de Lorentz (o de Cauchy, ya utilizada previamente en la parte de Ott-Antonsen con las frecuencias de los osciladores) (2.6) reemplazando ω por η . El grado de heterogeneidad neuronal en la red nos lo va a dar el parámetro Δ (que es *HWAHM*, Half Width At Half Maximo, que mide el grado de dispersión de la gráfica de la función). Como nuestra función $g(\eta)$ va a tener valores de η positivos y negativos, tendremos en nuestra red una mezcla de neuronas excitables y otras activas; el sesgo en favor de unas u otras lo marca el parámetro η_0 .

3.4. Reducción del modelo

Pasamos ahora a la descripción de nuestro modelo en el límite $N \rightarrow \infty$, es decir, vamos desde un modelo discreto a uno continuo. Usando la teoría anteriormente introducida en el Capítulo 2, donde ahora la red de neuronas está descrita por una función $f(\theta, \eta, t)$ (ya que ahora la frecuencia natural de los osciladores ω la hemos sustituido por un parámetro de bifurcación η) que nos da la fracción de neuronas que tienen la fase en $[\theta, \theta + d\theta]$ y parámetro en $[\eta, \eta + d\eta]$. La evolución a lo largo del tiempo de f sigue estando gobernada por (1.2). Ahora v_θ es la velocidad de una neurona y es la versión continua de (3.2) y (3.3). Veamos como la podemos obtener paso a paso

$$\begin{aligned} \frac{d\theta_j}{dt} &= (1 - \cos \theta_j) + (1 + \cos \theta_j) \left[\eta_j + \frac{k}{N} \sum_{i=1}^N a_n (1 - \cos \theta_i)^n \right] = \\ &= 1 + \eta_j - (1 - \eta_j) \cos \theta_j + (1 + \cos \theta_j) \left(\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N k a_n (1 - \cos \theta_i)^n \right) \end{aligned}$$

si ahora $N \rightarrow \infty$

$$v_\theta = 1 + \eta - (1 - \eta) \cos \theta + (1 + \cos \theta) \int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} k a_n f(\theta, \eta, t) (1 - \cos \theta)^n d\eta d\theta \quad (3.5)$$

Igual que hemos hecho antes, introducimos el parámetro de orden $r(t)$ (1.5) para describir el comportamiento de la red y escribimos la ecuación (3.5) en forma exponencial [13]. Así conseguimos que la dependencia de la fase θ neuronal aparezca únicamente a través de las funciones armónicas $e^{-i\theta}$, $e^{i\theta}$

$$v_\theta = \hat{\beta} e^{i\theta} + \hat{\kappa} + \hat{\beta}^* e^{-i\theta} \quad (3.6)$$

donde las funciones $\hat{\beta}(\eta, r, n)$ y $\hat{\kappa}(\eta, r, n)$ son

$$\hat{\beta}(\eta, r, n) = -\frac{1}{2} [(1 - \eta) - kH(r, n)] \quad (3.7)$$

$$\hat{\kappa}(\eta, r, n) = (1 + \eta) + kH(r, n) \quad (3.8)$$

y la función $H(r, n)$ viene definida por $H(r, n) = I_s/k$ (función de variable real, luego $H^*(r, n) = H(r, n)$). Comprobamos que dicha transformación de v_θ es correcta

$$\begin{aligned} v_\theta &= -\frac{1}{2} [(1 - \eta) e^{i\theta} - kH(r, n) e^{i\theta}] + (1 + \eta) + kH(r, n) - \frac{1}{2} [(1 - \eta) e^{-i\theta} - kH(r, n) e^{-i\theta}] = \\ &= (1 + \eta) - (1 - \eta) \left(\frac{e^{i\theta} + e^{-i\theta}}{2} \right) + kH(r, n) \left(1 + \frac{e^{i\theta} + e^{-i\theta}}{2} \right) = (1 + \eta) - (1 - \eta) \cos \theta + (1 + \cos \theta) I_s \end{aligned}$$

, donde la versión continua de I_s según lo anterior es $\int_0^{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} k a_n f(\theta, \eta, t) (1 - \cos \theta)^n d\eta d\theta$.

Vamos a detenernos en la función $H(r, n)$ que hemos introducido. Esta función está definida como $H(r, n) = I_s/k$ [21] [22]. Veamos su expresión analítica de forma más detallada, ya que la vamos a necesitar a la hora de realizar las simulaciones del *mean-field*. Partimos de (3.3) y lo primero que vamos a hacer es desarrollar la expresión $(1 - \cos \theta)^n$ como dos sumatorios aplicando dos veces el teorema del binomio

$$(1 - \cos \theta)^n = \sum_{j=0}^n \binom{n}{j} (-1)^{n-j} (\cos \theta)^j$$

Ahora ponemos el coseno en función de $e^{i\theta}$ quedando

$$\cos \theta = \frac{e^{i\theta} + e^{-i\theta}}{2}$$

reemplazamos en la expresión anterior

$$(1 - \cos \theta)^n = \sum_{j=0}^n \binom{n}{j} (-1)^{n-j} \left(\frac{e^{i\theta} + e^{-i\theta}}{2} \right)^j$$

Y ahora hacemos el segundo desarrollo, que será de la expresión

$$(e^{i\theta} + e^{-i\theta})^j = \left(\frac{e^{2i\theta} + 1}{e^{i\theta}} \right)^j = \frac{1}{e^{i\theta j}} (e^{2i\theta} + 1)^j = \frac{1}{e^{i\theta j}} \sum_{m=0}^j \binom{j}{m} e^{2i\theta(j-m)}$$

simplificamos y juntamos las dos expresiones que tenemos

$$(1 - \cos \theta)^n = \sum_{j=0}^n \sum_{m=0}^j \binom{n}{j} \binom{j}{m} \frac{(-1)^{n-j}}{2^j} e^{i(j-2m)\theta}$$

Los términos constantes los juntamos todos bajo una única expresión que llamamos

$$Q_{jm} = \binom{n}{j} \binom{j}{m} \frac{(-1)^j}{2^j} = \frac{(-1)^{n-j} n!}{2^j m! (n-j)! (j-m)!}$$

y llegamos a la ecuación definitiva

$$(1 - \cos \theta)^n = \sum_{j=0}^n \sum_{m=0}^j Q_{jm} e^{i(j-2m)\theta}$$

Por lo tanto con estos cálculos podemos reescribir $H(z, n)$ (la corriente escalada) como

$$H(r, n) = \frac{I_{syn}}{k} = a_n \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} f(\theta, \eta, t) (1 - \cos \theta)^n = a_n \sum_{j=0}^n \sum_{m=0}^j Q_{jm} \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} f(\theta, \eta, t) e^{i(j-2m)\theta}$$

Si comparamos esta expresión con la del parámetro de orden general $r(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} f(\theta, \eta, t) e^{i\theta} d\theta d\eta$ vemos que podemos reescribir

$$H(r, n) = a_n \sum_{j=0}^n \sum_{m=0}^j Q_{jm} r_{j-2m}$$

Finalmente si desarrollamos esta expresión y la ponemos en términos únicamente del parámetro de orden r nos queda[5]

$$H(r, n) = a_n \left(A_0 + \sum_{q=1}^n A_q (r^q + (r^*)^q) \right)$$

$$A_q = \sum_{j,m=0}^n \delta_{j-2m,q} Q_{jm}$$

Ya tenemos la expresión más general posible de dicha cantidad, sigamos con nuestro estudio.⁴⁵

Desarrollamos la función $f(\theta, \eta, t)$ como una serie de Fourier en θ donde los coeficientes aparecerán en función de $\alpha(\eta, t)$ (función de variable compleja).

$$f(\theta, \eta, t) = \frac{g(\eta)}{2\pi} \left\{ 1 + \sum_{q=1}^{\infty} \alpha^*(\eta, t)^q e^{iq\theta} + \alpha(\eta, t)^q e^{-iq\theta} \right\} \quad (3.9)$$

Gracias a la teoría previamente desarrollada sabemos que este enfoque define un *manifold* en el espacio de todas la funciones de probabilidad. Además también sabemos que permanece invariante si se verifica $|\alpha(\eta, t)| \leq 1 \forall t \geq 0$, su dinámica verifica (2.2) que reescrito en términos de nuestras nuevas funciones $\hat{\beta}$ y $\hat{\kappa}$ queda

$$\frac{d\alpha}{dt} = i(\hat{\beta}\alpha^2 + \hat{\kappa}\alpha + \hat{\beta}^*) \quad (3.10)$$

Usando los mismos procedimientos que antes (2.3) llegamos a una versión simplificada del parámetro de orden

$$r(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \alpha(\eta, t) g(\eta) d\eta \quad (3.11)$$

Ya tenemos las ecuaciones (3.10) y (3.11) que rigen el comportamiento macroscópico del parámetro de orden $r(t)$. Permitimos que η sea complejo y asumimos la extensión analítica de $\alpha(\eta, t)$ al plano superior η -complejo (notar la diferencia que antes era a la parte inferior del plano ω -complejo). También tomamos como $g(\eta)$ la función de Lorentz (2.6) y por lo tanto podemos evaluar $r(t)$ mediante una camino cerrado usando el teorema de los residuos de Cauchy

$$r(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{\pi} \frac{\Delta}{(\eta - \eta_0)^2 + \Delta^2} \alpha(\eta, t) d\eta = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{\Delta}{2\pi i} \left(\frac{1}{\eta - \eta_0 - i\Delta} - \frac{1}{\eta - \eta_0 + i\Delta} \right) \alpha(\omega, t) d\omega$$

y como el único que está en nuestro dominio en este caso es $\eta_0 + i\Delta$ entonces el valor $r(t) = \alpha(\eta_0 + i\Delta, t)$. Ahora que ya tenemos todos los elementos de la forma más sencilla posible vamos a reemplazar $\hat{\beta}$ (3.7), $\hat{\kappa}$ (3.8) y el valor de $r(t)$ en la ecuación (3.10) para llegar hasta el sistema reducido

$$r(t) = \alpha(\eta_0 + i\Delta, t) \Rightarrow$$

$$\frac{dr}{dt} = \frac{dr}{dt}, \eta = \eta_0 + i\Delta$$

$$\begin{aligned} \frac{dr}{dt} &= i \left(-\frac{1}{2} [(1 - \eta_0 - i\Delta) - kH(r, n)] r^2 + (1 + \eta_0 + i\Delta + kH(r, n)) r - \frac{1}{2} [(1 - \eta_0 + i\Delta) - kH(r, n)] \right) = \\ &= i \left(-\frac{1}{2} (1 - \eta_0 - i\Delta) r^2 + (1 - \eta_0 - i\Delta + 2(\eta_0 + i\Delta)) r - \frac{1}{2} (1 - \eta_0 - i\Delta) + \frac{k}{2} (r+1)^2 H(r, n) \right) = \\ &= -\frac{i}{2} (r-1)^2 (1 - \eta_0 - i\Delta) + i(\eta_0 + i\Delta) 2r + \frac{ki}{2} H(r, n) (r+1)^2 = \\ &= -\frac{i}{2} (r-1)^2 + \left(\frac{i\eta_0}{2} (r-1)^2 + i\eta_0 2r \right) - \left(\frac{\Delta}{2} (r-1)^2 + 2\Delta z \right) + \frac{ki}{2} H(r, n) (r+1)^2 \end{aligned}$$

llegando a la ecuación final

$$\frac{dr}{dt} = -\frac{i}{2} (r-1)^2 + \frac{(r+1)^2}{2} (-\Delta + i\eta_0 + ikH(r, n)) \quad (3.12)$$

Según los resultados previos encontramos que los atractores (soluciones) de esta ecuación diferencial (2-dimensional) son también los atractores del sistema discreto global de neuronas.

⁴Hemos podido poner el sumatorio $H(r, n)$ en función de r , r^* , esto se debe a la elección que hemos hecho de $g(\eta)$, que nos asegura que $r_q = r^q$ si $q > 0$ y $r_q = (r^*)^q$ si $q < 0$.

⁵En general estos momentos se conocen como *Daido's moments* y tienen como expresión

$$r_q(t) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_0^{2\pi} f(\theta, \eta, t) e^{i\theta q} d\theta d\eta$$

3.5. Dinámica de la red de neuronas

Ahora que ya tenemos (3.12) vamos a encontrar mediante simulaciones[21] los tres posibles estados asintóticos de la red. Dos de ellos se corresponden con estados donde la dinámica del parámetro de orden está en equilibrio, siendo ambos parcialmente sincronizados (ya que la red se comporta de manera coherente) uno de ellos está en reposo *PSR* y otro tiene actividad *PSS*. El último estado se corresponde con un ciclo límite del parámetro de orden y se denomina *CPW*.

La explicación de por qué elegimos los signos y las magnitudes de los parámetros de la simulación está detallada en cada uno de los posibles estados macroscópicos que analizamos.⁶ El único parámetro del que tenemos que aclarar su valor global a lo largo de todas las simulaciones es de n , que hace referencia a la *sharpness* del modelo. Siguiendo las directrices de los trabajos [21] [22], podemos tomar como posibles valores de $n = 2 \dots n = 9$ para nuestras simulaciones, en ellos se muestra la robustez de los resultados ya que no hay cambios en los estados macroscópicos de la red para valores de n hasta $n = 15$. Además estos valores son los que mejor aproximan los verdaderos potenciales sinápticos de las neuronas.

PSR

En el primer caso *PSR*, tenemos que el parámetro de orden $r(t)$ se asienta sobre un nodo estable. Este estado se dan predominantemente (pero no exclusivamente) cuando los parámetros de excitabilidad están en reposo ($\eta_0 + \Delta \leq 0$) y las neuronas están conectadas con sinápsis inhibitorias ($k \leq 0$). Así la mayoría de neuronas están inactivas con sus ángulos de fase cercanos a los estados de reposo, aunque también existen neuronas con actividad *spiking* porque la función $g(\eta)$ toma valores positivos debido a sus largas colas (aunque sus efectos sean despreciables para el comportamiento colectivo).

Simulando la ecuación (3.12) para los valores de los parámetros

$$\eta_0 = -0,2 \quad \Delta = 0,1 \quad k = -2 \quad n = 2$$

y el sistema discreto global recogido en las ecuaciones (3.2) (3.3) junto con la hipótesis que estamos asumiendo de que nuestra función $g(\eta)$ se distribuye según la distribución de Cauchy (2.6)⁷

$$g(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\Delta}{(\eta - \eta_0)^2 + \Delta^2} \quad (3.13)$$

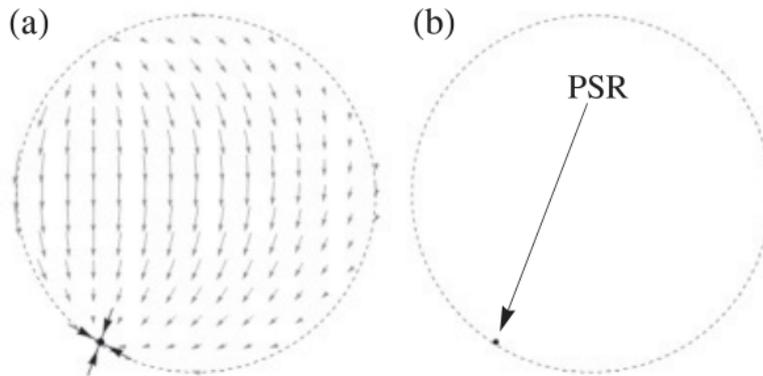


Figura 3.4: Simulaciones obtenidas en el caso de *PSR* en el apartado a) con el parámetro de orden y en el apartado b) con la red global de neuronas integrada por 10000 ejemplares [21]

⁶Los valores exactos están sacados de las simulaciones de [21]

⁷Las imágenes de estas tres partes: *PSR*,*PSS*,*CPW*; están sacadas de la bibliografía citada sin embargo en el apéndice se puede encontrar los códigos de Octave con los que se resuelven los sistemas de ecuaciones diferenciales indicados y las gráficas que saca Octave

En la Figura 3.4 podemos observar la existencia de un nodo estable que atrae la dinámica del sistema, el cual coincide en para ambas simulaciones tanto la realizada con el parámetro de orden como la realizada con el sistema discreto global. En el apartado b) se ha eliminado el estado transitorio para poder observar con nitidez el *PSR*.

PSS

En el segundo caso *PSS*, tenemos que el parámetro de orden $r(t)$ se asienta sobre un foco estable. El comportamiento colectivo está en reposo al igual que antes, sin embargo hay una circulación intrínseca ya que la mayor parte de neuronas están activas ($\eta_0 - \Delta \geq 0$), con la sinápsis siendo excitatoria ($k \geq 0$) o débilmente inhibitoria ($k \leq 0$). Aunque hay muchas neuronas activas las fases de las respectivas neuronas se cancelan dando lugar a un estado sincronizado.

La única diferencia con los parámetros de la simulación anterior es el valor de $\eta_0 = 0,2$. Con ésto conseguimos que el sesgo sea favorable a las neuronas activas frente a las inactivas (al contrario del apartado anterior)

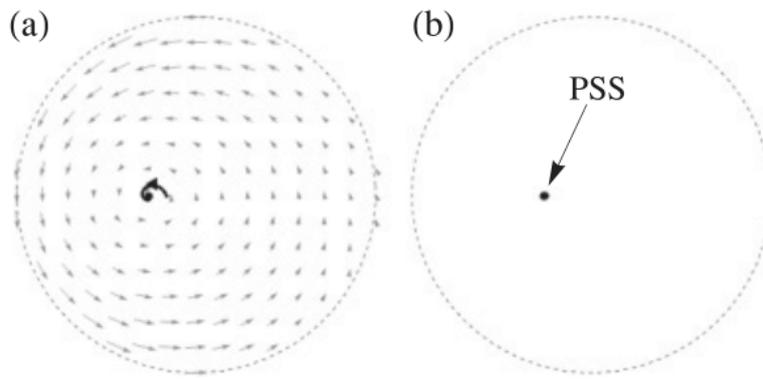


Figura 3.5: Simulaciones obtenidas en el caso de *PSS* apartado a) con el parámetro de orden y en el apartado b) con la red global de neuronas integrada por 10000 ejemplares [21]

La interpretación de la Figura 3.5 es muy similar a la 3.4, el procedimiento que se ha realizado es el mismo y el resultado es el descubrimiento de un foco del sistema.

Estos dos primeros estados tienen algo en común como es que la dinámica interna de las neuronas y las interacciones que se dan entre ellas se refuerzan mutuamente para alcanzar un estado de equilibrio. Esto se debe a que los signos de dichos valores coinciden. Sin embargo no es siempre así porque en algunas redes éstas compiten entre sí, de forma que no se alcanza un equilibrio sino que se dan otros fenómenos como los ciclos límite o la multiestabilidad. Vamos a centrarnos sobre todo en los ciclos límites

CPW

Este fenómeno ocurre cuando la mayoría de las neuronas están activas ($\eta_0 \geq 0$) pero la sinápsis es inhibitoria ($k \leq 0$) con una magnitud mayor que el caso *PSS* que era muy débil. El grado de sincronización de la red sube y baja con el tiempo según las fases de las neuronas se sincronicen o no (haya más cancelaciones de las fases o no), de forma periódica. Estas oscilaciones en la sincronización reflejan el duelo existente entre la tendencia natural de las neuronas a *spike* y interacción inhibitoria de la red. La generación de estos ciclos límites está regulada por unas bifurcaciones del parámetro de orden, en particular la Andronov-Hopf y la homoclínica. La frecuencia de los ciclos no tiene una relación sencilla con las frecuencias individuales de las neuronas, más aun, éstos toman diferentes formas y tamaños dependiendo de los parámetros del sistema.

Veamos que ocurre en un ejemplo cuando los valores son

$$\eta_0 = 10,75 \quad \Delta = 0,5 \quad k = -9 \quad n = 2$$

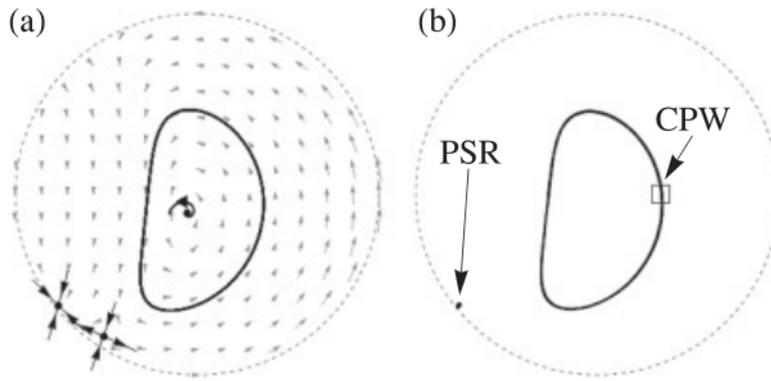


Figura 3.6: Simulaciones obtenidas en el apartado a) con el parámetro de orden y en el apartado b) con la red global de neuronas integrada por 10000 ejemplares [21]

En la Figura 3.6 ocurren los dos fenómenos que caracterizan los estados inestables. Por un lado tenemos la existencia de un ciclo límite y por otro tenemos un fenómeno de multiestabilidad, ya que coexiste un estado *PSR* a la par que el ciclo límite.

Conclusiones y breve comentario sobre bifurcaciones

En el apartado anterior hemos comprobado que para la mayoría de zonas posibles del espacio de parámetros, el comportamiento macroscópico de la red se aproxima exclusivamente a uno de los tres estados mencionados anteriormente. Sin embargo existen regiones en las que la red exhibe multiestabilidad, donde coexisten dos o más de esos estados. Para estas regiones de parámetros, la red se aproxima a un único estado macroscópico dependiendo como las neuronas estén configuradas inicialmente. También existen estados *PSR*, *PSS*, *CPW* inestables que a pesar de no ser observables en el comportamiento colectivo de la red desempeñan un papel importante en la transición entre los diferentes estados macroscópicos.

A lo largo de este trabajo se nos han presentado una serie de fenómenos relacionados con la teoría de bifurcaciones. A pesar de que el objetivo de este trabajo no es profundizar en su estudio vamos a presentarlas y recopilar los aspectos más importantes de ellas.

■ SN (Saddle-Node)

La *Saddle-Node bifurcation* [23] [19] es una bifurcación local en la que dos puntos fijos o equilibrios de un sistema dinámico, chocan y se destruyen mutuamente. En el caso de sistemas dinámicos discretos se los conoce como *fold bifurcation*. En sistemas unidimensionales un equilibrio es inestable (saddle) mientras que el otro es estable (node).

En este trabajo este fenómeno aparece al estudiar los equilibrios de (3.1). Además nuestra *Saddle-Node* incluye un calificativo más, como es *On An Invariant Cycle*. Esto se debe a que nuestra variable es θ , la cual toma valores entre 0 y 2π , siempre va a estar situada en el círculo unidad. El parámetro de bifurcación en nuestro caso es η , hemos visto que en función de los valores que tome ocurre el fenómeno en que los dos equilibrios existen y posteriormente desaparecen.

■ Andronov-Hopf

En teoría de sistemas dinámicos la bifurcación de Andronov-Hopf [24] [19] es un punto crítico donde el sistema pierde estabilidad y emerge una solución periódica. Esto se debe a que un punto fijo del sistema pierde estabilidad porque un par de valores propios cruzan el eje imaginario del plano complejo.

En el trabajo hemos visto que los ciclos límites y la periodicidad aparecían en la sección sobre *CPW*. Por lo tanto nuestra bifurcación aparecía [21] cuando variábamos los parámetros k, η_0, Δ .

Además, en las simulaciones [21] no aparecía sola si no junto con ella aparecía la bifurcación homoclínica e incluso un punto Bogdanov-Takens.

3.6. Modelo de neuronas más generales

A la hora de plantear el modelo de neuronas analizado a lo largo de esta sección hemos impuesto una hipótesis a un parámetro que *a priori* parecía irrelevante, el parámetro era η y suponíamos que este era constante. Con lo cual suponíamos que la excitabilidad de una neurona era constante a lo largo del tiempo [21].

Sin embargo existen análisis más generales [22] en los que dicha excitabilidad no se supone constante. La principal idea que respalda esta hipótesis son las fluctuaciones de determinados elementos químicos que ocurren en los organismos biológicos a lo largo del tiempo. Por ejemplo en [22] se menciona la concentración de iones⁸ como un factor determinante para el valor de ese parámetro. Así pues queda $\eta_j(t) = \bar{\eta} + A \sin\left(2\pi \frac{(t + \delta_0)}{\tau}\right)$, siendo $\bar{\eta}$ la media de la excitabilidad de la neurona j -ésima y A τ constantes para todas las neuronas denotando la magnitud y el período de las fluctuaciones. Poniendo en perspectiva nuestro caso con este más general, el nuestro se da cuando $A = 0$ y se conoce como *frozen system*.

El interés de meter estas variaciones en el parámetro surge cuando simulamos el nuevo sistema y ocurren fenómenos relacionados con la cuasi-periodicidad y el caos. Si la magnitud del parámetro A es pequeña, entonces los dos equilibrios estables del *frozen system* (*PSR*, *PSS*) se convierten en órbitas periódicas en el nuevo sistema. Algo similar le ocurre a los *CPW* del *frozen system* que se convierten atractores cuasi-periódicos en un toro en el nuevo sistema. A medida que aumentamos la magnitud de A pueden llegar a ocurrir fenómenos caóticos en el sistema.

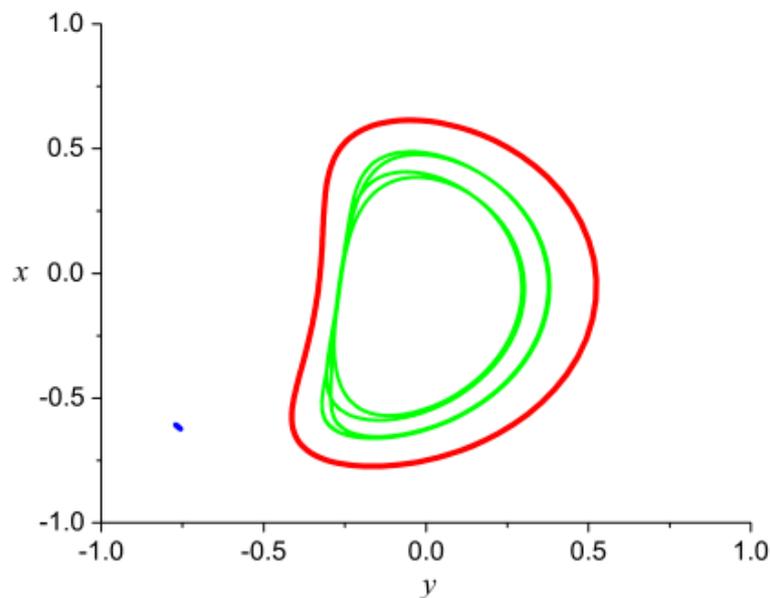


Figura 3.7: Ejemplo obtenido de [22]

La ecuación que rige el parámetro de orden (3.12) sigue siendo la misma a pesar de los cambios que hemos introducido en uno de los parámetros. En la Figura 3.7 se muestran los resultados de simular esta ecuación con los parámetros :

$$\eta_0 = 10,75 \quad k = -9 \quad \Delta = 0,5 \quad A = 0,38 \quad \tau = 1$$

⁸Biológicamente la concentración de dichos iones es muy importante en la transmisión del impulso nervioso [15]

Se puede ver la coexistencia de tres órbitas periódicas (con períodos 1, 2 y 7 respectivamente), un fenómeno bastante más complejo que los que nos han aparecido en nuestro estudio anterior.

Con este ejemplo se pretende ilustrar que con pequeñas variaciones en los parámetros del modelo podemos obtener una gran variedad de comportamientos macroscópicos diferentes .

Apéndice

```

1 % Código usado para la representación gráfica del parámetro de orden. En
  particular usamos como oscilador una neurona según el modelo de Ermentrout-
  Kopell.
2
3 function f = individual(t, theta)
4 f = [1-cos(theta)+(1+cos(theta))*(-0.5)];
5
6 t0 = [0 100]; theta0 = 0; % valores iniciales
7 [t, theta] = ode45(@individual, t0, theta0);
8 n=size(theta);
9 x=zeros(n,1);
10 y=zeros(n,1);
11 for i=1:n
12     x(i)=cos(theta(i));
13     y(i)=sin(theta(i));
14 end
15 clf;
16 hold on
17 t= linspace(0,2*pi);
18 a= cos(t); b= sin(t);
19 plot(x,y,'b. ');
20 plot(a,b,'r ');
21 hold off

```

```

1 %Código usado para obtener las funciones de densidad de la distribución de Cauchy
2
3 x=linspace(-5,5,100);
4 mu= 0;
5 sigma= 0.5;
6 y1=cauchy_pdf(x,mu,sigma);
7 y2=cauchy_pdf(x,mu,sigma+0.5);
8 y3=cauchy_pdf(x,mu,sigma+1.5);
9 y4=cauchy_pdf(x,mu-2,sigma+0.5);
10 clf
11 hold on
12 plot(x,y1,'r ')
13 plot(x,y2,'g ')
14 plot(x,y3,'b ')
15 plot(x,y4,'m ')
16 legend('w0=0_sigma=0.5','w0=0_sigma=1','w0=0_sigma=2','w0=-2_sigma=1');
17 hold off

```

```

1 %Código usado para ver como varían las representaciones gráficas del integrando en
  el modelo de Ermentrout-Kopell según aumenta el grado de \textit{sharpness},
  es decir, $n$ se hace mayor
2
3 function a=integrando(theta,n)
4
5 a=(1-cos(theta))^n;
6
7 theta=linspace(0,2*pi,64);
8 n=9;
9 an=zeros(n,1);
10 for i=1:n
11     an(i)=2*pi/quad(@(theta) integrando(theta,i),0,2*pi);
12 end
13 syn1=an(1)*(1-cos(theta)).^n;
14 syn2=an(2)*(1-cos(theta)).^n;
15 syn3=an(3)*(1-cos(theta)).^n;
16 syn4=an(4)*(1-cos(theta)).^n;

```

```

17 syn5=an(5)*(1-cos(theta)).^n;
18 syn6=an(6)*(1-cos(theta)).^n;
19 syn7=an(7)*(1-cos(theta)).^n;
20 syn8=an(8)*(1-cos(theta)).^n;
21 syn9=an(9)*(1-cos(theta)).^n;
22
23 clf;
24 hold on
25 plot(theta,syn1)
26 plot(theta,syn2);
27 plot(theta,syn3);
28 plot(theta,syn4);
29 plot(theta,syn5);
30 plot(theta,syn6);
31 plot(theta,syn7);
32 plot(theta,syn8);
33 plot(theta,syn9);
34 axis([1 5 0 500])
35 hold off

```

```

1 %Simulación del sistema discreto global de neuronas
2
3 %Funciones auxiliares
4 function sis = colectivo3(t,theta,N,k,nu,n)
5 %Cálculo del parámetro an que hace  $\int_0^{2\pi} an(1-\cos(\theta))^n = 2\pi$ 
6 an=2*pi/quad(@(theta) integrando(theta,n),0,2*pi);
7 x=zeros(N,1);
8 for i=1:N
9     x(i)=1-cos(theta(i));
10 end
11 for i=1:N
12     sis(i)=1-cos(theta(i))+(1+cos(theta(i)))*(nu(i)*(an*k)/N*sum(x.^2));
13 end
14
15 %Programa principal
16 N= 3; %condiciones iniciales
17 k=-2;
18 n= 2;
19 %%Generamos como numeros aleatorios los diferentes parámetros de excitabilidad
20 mu=-0.2;
21 sigma= 0.1;
22 nu=cauchy_rnd(mu,sigma,N,1);
23 theta1=rand(N,1); %Valores iniciales aleatorios entre 0 y 1
24 t0 =[0 1]; %theta0 = [0;3;5]; valores iniciales
25 [t,theta] = ode45(@colectivo3,t0,theta1,N,k,nu,n);
26 filas=size(theta)(1);
27 columnas=N;
28 x=zeros(filas,N);
29 y=zeros(filas,N);
30 for j=1:N
31     for i=1:filas
32         x(i,j)=cos(theta(i,j));
33         y(i,j)=sin(theta(i,j));
34     end
35 end
36 clf;
37 hold on
38 t= linspace(0,2*pi);
39 a= cos(t); b= sin(t);
40 for j=1:N
41     for i=1:filas
42         plot(x(i,j),y(i,j),'b. ')
43     end

```

```

44 end
45 plot(a,b,'k')
46 hold off

```

```

1 %Simulación del sistema reducido de neuronas
2
3 %Funciones auxiliares
4 function res=coeficiente2(n,q)
5 res=0;
6 for j=1:n+1
7     for m=1:n+1
8         if (j-2*m+1==q)
9             res=(-1)^(j-2*m+1)*factorial(n)/(2^(j-1)*factorial(m-1)*factorial(n-j+1)*
                factorial(j-m));
10        endif
11    end
12 end
13
14 function h=H(z,n)
15 res=0;
16 for i=1:n
17     res=res+coeficiente2(n,i)*(z^i+conj(z)^i);
18 end
19 an=2*pi/quad(@theta_integrando,theta,n),0,2*pi);
20 h=an*res;
21
22 function f = ott2(t,z,n,mu,sigma,k)
23 f = [-i*((z-1)^2)/2+0.5*((z+1)^2)*(-sigma+i*mu+i*k*H(z,n))];
24
25 %Programa principal
26 k=2;
27 n= 2;
28 mu=0.2;
29 sigma= 0.1;
30 t0 =[0 100]; z0=0;
31 [t,z] = ode45(@ott2,t0,z0,n,mu,sigma,k);
32 m=size(z)(1);
33 x=zeros(m,1);
34 y=zeros(m,1);
35 for i=1:m
36     x(i)=real(z(i));
37     y(i)=imag(z(i));
38 end
39 clf;
40 hold on
41 t= linspace(0,2*pi);
42 a= cos(t); b= sin(t);
43 plot(x,y,'b.')
44 plot(a,b,'k')
45 hold off

```


Bibliografía

- [1] J. BEZOS, *Ortotipografía y notaciones matemáticas*, <http://www.tex-tipografia.com/archive/ortomatem.pdf>, disponible en <http://www.tex-tipografia.com/>.
- [2] J. BRUNA Y J. CUFÍ, *Anàlisi complexa*, Colección Manuals, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, 2008.
- [3] B. CASCALES, P. LUCAS, J. M. MIRA, A. PALLARÉS Y S. SÁNCHEZ-PEDREÑO, *LaTeX, una imprenta en tus manos*, Aula Documental de Investigación, Madrid, 2000.
- [4] B. C. DANIELS, Synchronization of globally coupled nonlinear oscillators: the rich behavior of the Kuramoto model **1** (2005).
- [5] H. DAIDO, Onset of cooperative entrainment in limit-cycle oscillations with uniform all-to-all interactions: Bifurcation of the order function *Physica D* **91**, 24-66 (1996).
- [6] F. J. GASPAR, *Apuntes de ecuaciones en derivadas parciales*
- [7] FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE ZARAGOZA, *Directrices propias para la elaboración del trabajo fin de grado en Matemáticas*, disponible en <https://ciencias.unizar.es/trabajo-fin-de-grado-en-matematicas>.
- [8] INTERNATIONAL STANDARD SERIAL NUMBER, *International identifier for serials*, <http://www.issn.org/services/online-services/access-to-the-ltwa/>.
- [9] N. J. KOPELL, B. ERMENTROUT, Ermentrout-Kopell canonical model, http://www.scholarpedia.org/article/Ermentrout-Kopell_canonical_model
- [10] Y. A. KUZNETSOV, Elements of applied bifurcation theory *New York: Springer* **3** (2004).
- [11] J. MARSH, The Kuramoto model, *University of Colorado* **1** (2008).
- [12] E. MONTBRIÓ, D. PAZÓ, Low-dimensional dynamics of populations of pulse-coupled oscillators, *Chaos* **023117** (19) (2009).
- [13] S.A. MARVEL, S. H. STROGATZ, Invariant manifold for series arrays of Josephson junctions, *Chaos* **013132** (19) (2009).
- [14] W. GERSTNER, W. M. KISTLER, R. NAUD AND L. PANINSKI, Neuronal dynamics (online book), <http://neurondynamics.epfl.ch/online/index.html>
- [15] T. J. SEJNOWSKI AND T. A. POGGIO, Dynamical systems in neuroscience (online book), <http://www.slideshare.net/redcelestin/dynamical-systems-in-neuroscience-the-geometry-of-excitability-and-bursting>
- [16] E. OTT, T. M. ANTONSEN, Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators, *Chaos* **037113** (18) (2008).

- [17] E. OTT, T. M. ANTONSEN, Long time evolution of phase oscillator system, *Chaos* **023117** (19) (2009).
- [18] REAL ACADEMIA ESPAÑOLA, <http://www.rae.es/>.
- [19] R. BARRIO, *Apuntes sobre sistemas dinámicos*
- [20] S. H. STROGATZ, From Kuramoto to Crawford: exploring the onset of synchronization in populations of coupled oscillators, *Physica D* **143** (1-20) (2000).
- [21] T. B. LUKE, E. BARRETO, P. SO, Complete classification of the macroscopic behaviour of a heterogeneous network of theta neurons, *Neural Computation* **25** (3207-3234) (2013).
- [22] T. B. LUKE, E. BARRETO, P. SO, Network of theta neurons with time-varying excitability: Macroscopic chaos, multistability and final-state uncertainty, *Physica D* **267** (16-26) (2014).
- [23] BIFURCATION THEORY, https://en.wikipedia.org/wiki/Saddle-node_bifurcation.
- [24] BIFURCATION THEORY, https://en.wikipedia.org/wiki/Hopf_bifurcation.