

LA BIFURCACIÓN DE HOPF EN LAS ECUACIONES DE FITZHUGH-NAGUMO

Fernando Bernal Vilchis

Director: Dr. Fausto Antonio Ongay Larios

Maestría en Ciencias con Especialidad en
Matemáticas Aplicadas

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN
MATEMÁTICAS, A. C.

Guanajuato, Gto., M É X I C O

AGOSTO 15 DE 2006

Índice General

1	INTRODUCCIÓN	1
2	ANÁLISIS DEL SISTEMA (FH-N)	7
2.0.1	CEROCLINAS DEL SISTEMA (FH-N)	8
2.0.2	PUNTOS DE EQUILIBRIO EN EL SISTEMA (FH-N)	8
2.0.3	ESTABILIDAD DE LOS PUNTOS DE EQUILIBRIO DE (FH-N)	9
2.1	LA CÉLULA EN REPOSO –EL CASO $I = 0$	11
2.1.1	CEROCLINAS Y PUNTOS DE EQUILIBRIO EN (FH-N) CUANDO $I = 0$	12
2.1.2	UN EQUILIBRIO EN (FH-N), CUANDO $I = 0$	13
2.1.3	DOS EQUILIBRIOS EN (FH-N), CUANDO $I = 0$	15
2.1.4	TRES EQUILIBRIOS EN (FH-N), CUANDO $I = 0$	17
2.2	LA CÉLULA ACTIVA –EL CASO $I > 0$	19
2.2.1	CEROCLINAS DEL SISTEMA	19
2.2.2	EXISTENCIA DE EQUILIBRIOS	22
2.2.3	UN EQUILIBRIO	23
2.2.4	DOS EQUILIBRIOS	28
2.2.5	TRES EQUILIBRIOS	31
3	LA BIFURCACIÓN DE HOPF EN EL SISTEMA (FH-N)	35
3.1	LA CÉLULA EN REPOSO –EL CASO $I = 0$. BIFURCACIÓN.	43
3.2	LA CÉLULA ACTIVA –EL CASO $I > 0$. BIFURCACIÓN.	51
3.2.1	UN ÚNICO EQUILIBRIO EN (FH-N) ($\Delta_3 < 0$).	53
3.2.2	DOS EQUILIBRIOS EN (FH-N) ($\Delta_3 = 0$).	58
3.2.3	TRES PUNTOS DE EQUILIBRIO EN (FH-N) ($\Delta_3 > 0$).	58
4	CONCLUSIONES	65
	Apéndice 1: Resultados Conocidos	69
	Apéndice 2: Diagramas de bifurcación para el sistema FH-N	71
	Apéndice 3: Figuras que exhiben ciclos límite	73

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN

La comunicación neuronal es un campo de investigación muy importante. A grandes rasgos, este fenómeno es como sigue. Las neuronas están continuamente recibiendo señales de otras neuronas, y a menudo permanecen pasivas hasta que la estimulación total debida a las demás alcanza cierto **umbral**. Entonces la neurona misma reacciona a la estimulación; esto es, la neurona experimenta un rápido revés del **potencial** de su membrana¹ y transmite esto a lo largo de su **axón** hacia sus terminales, las **dendritas**, para proseguir con la transmisión de la señal hacia otras neuronas (**sinapsis**) (ver Figuras 1.0.1 y 1.0.2).

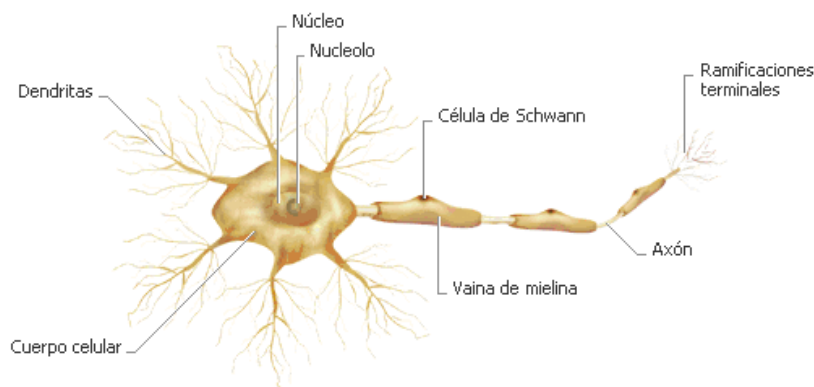


Figura 1.0.1. Neurona.

¹El **potencial eléctrico** se establece a través de la membrana por tener diferentes concentraciones de iones químicos en uno y otro lado.

Al igual que las fibras musculares, las neuronas son susceptibles de excitación eléctrica. Se comunican entre sí con dos tipos de señales eléctricas: **potenciales de acción**, que permiten la comunicación de corta y larga distancias en el cuerpo, y **potenciales graduados**, que se usan sólo para la comunicación a corta distancia. La producción de ambos tipos de señal depende de dos características básicas de la membrana plasmática en células excitables: un potencial de membrana en reposo y canales iónicos específicos.

Como en muchas otras células del cuerpo, la membrana plasmática de las células excitables posee un **potencial de membrana**, o sea, una diferencia de voltaje eléctrico a uno y otro lados. En las células excitables, este voltaje se denomina **potencial de membrana en reposo** y es como la carga almacenada en un acumulador. Si se unen las terminales positiva y negativa del acumulador con un cable, los electrones fluyen por este último. Este flujo de partículas con carga se llama **corriente**. En las células vivas, el flujo de iones, no de electrones, constituye la corriente.

Los potenciales graduados y los de acción ocurren porque la membrana plasmática de las neuronas contiene muchos tipos distintos de canales iónicos, que se abren y cierran en respuesta a estímulos específicos. Dado que la bicapa lípida de la membrana plasmática es un buen aislante eléctrico, las principales vías para que fluya la corriente a través de dicha membrana son los canales iónicos.

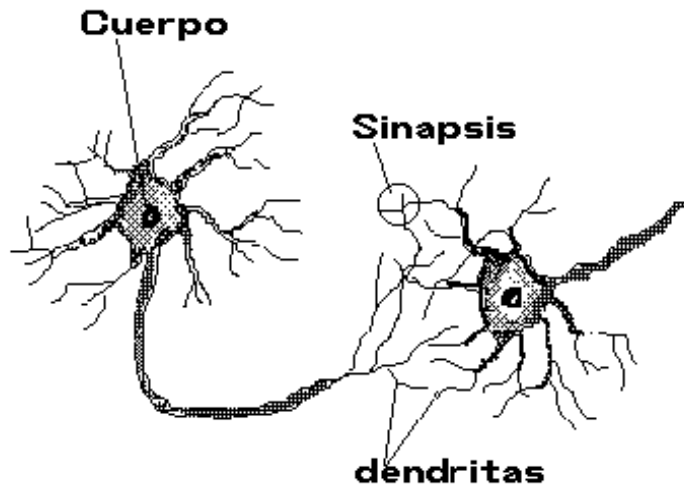


Figura 1.0.2. Transferencia de Impulsos.

La Figura 1.0.3 muestra el tipo de cambio que ocurre en el potencial de la

membrana durante tal descarga.

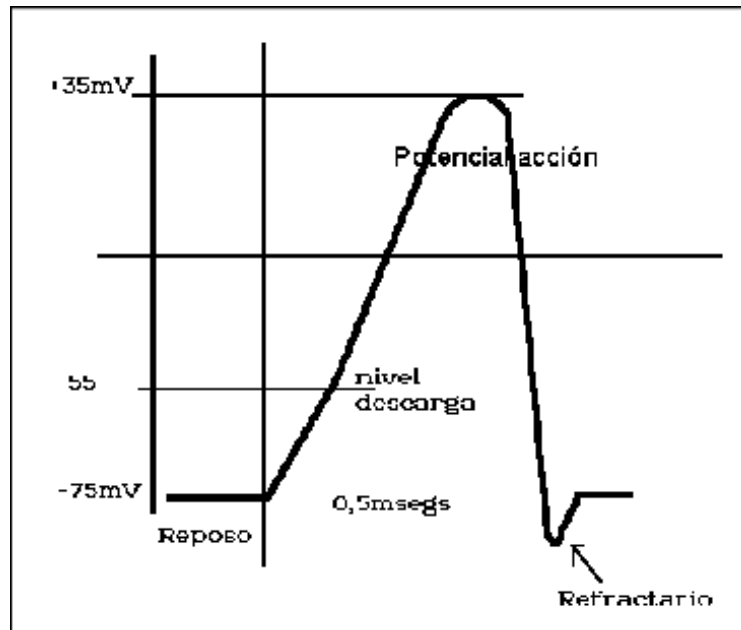


Figura 1.0.3. Potencial de la membrana.

Estos pulsos eléctricos surgen a causa de que la membrana es preferentemente permeable a varios iones químicos, con las permeabilidades afectadas por las corrientes y potenciales presentes. Los elementos principales en el sistema son iones de potasio (K^+) y iones de sodio (Na^+). En estado de reposo hay una diferencia de potencial (a través de la membrana) de aproximadamente -70 milivolts (mV) debida a la alta concentración de iones K^+ dentro del axón comparado con el medio circundante. Las propiedades de permeabilidad de la membrana cambian cuando ésta se sujeta a una estimulación por corriente

eléctrica I , así como a las variaciones en el potencial.

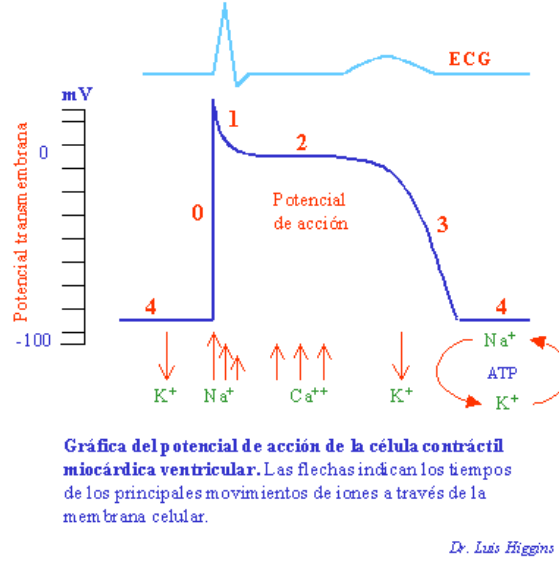


Figura 1.0.4. Potencial Transmembrana.

Si las circunstancias son adecuadas para que la entrada de iones de sodio mantenga en aumento el potencial de la membrana, hay un nivel crítico en la permeabilidad de la membrana llamado **umbral**, que resulta en una rápida elevación impulsiva en la diferencia del potencial a través de la membrana alrededor de 100mV relativos al potencial de reposo negativo.

En los años 50's se hicieron grandes progresos encaminados a comprender los sucesos involucrados en la comunicación entre neuronas. Uno de los modelos más relevantes y que ha sido estudiado extensivamente es el de **Hodgkin-Huxley** (H-H), que corresponde al estudio del axón del calamar gigante, y cuyos experimentos y modelo matemático fueron efectuados con detalle² por los médicos ingleses Alan Lloyd Hodgkin y Andrew Fielding Huxley (1952).

$$C \frac{dV}{dt} = -g_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) - g_K n^4 (V - V_K) - g_L (V - V_L) + I \quad (\text{H-H})$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m (V) (1 - m) - \beta_m (V) m$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n (V) (1 - n) - \beta_n (V) n$$

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

Aquí V denota el potencial de la membrana neuronal, m , n y h son variables con valores en el intervalo $[0, 1]$; mientras que C es la capacitancia, $g_{Na} m^3 h$, $g_K n^4$

²De hecho les dieron el **Premio Nobel en Fisiología y Medicina** en 1963 por este trabajo.

y g_L son las conductancias del Sodio (Na^+), Potasio (K^+), y de las demás sustancias (L), respectivamente; y además, V_{Na} , V_K y V_L son constantes de equilibrio del potencial; en tanto que $\alpha_m(V)$ y $\beta_m(V)$ son funciones determinadas (empíricamente³) por los autores y, finalmente, I denota la corriente aplicada.

Este trabajo clásico muestra que, bajo ciertas circunstancias, tales fibras nerviosas exhiben impulsos periódicos regulares. La propagación de los impulsos en las neuronas normalmente cuenta con un estímulo inicial aplicado, y es un ejemplo práctico importante de un medio excitable.

En la práctica, por su complejidad, el modelo (H-H) ha mostrado ser difícil de usar para hacer predicciones y sugerir experimentos. A causa de esto han sido formulados y estudiados varios modelos matemáticos más simplificados, los cuales capturan todavía las características esenciales del sistema completo. El mejor conocido y particularmente útil es el de **FitzHugh-Nagumo** (FH-N) desarrollado independientemente por R. FitzHugh (1961) y J. Nagumo (1962).

Ambos modelos tienen el potencial para exhibir oscilaciones sostenidas típicas de una solución de ciclo límite, así como de tener un comportamiento excitable.

En seguida damos una idea del origen del sistema (FH-N).

Las escalas de tiempo para m , n y h en (H-H) no son todas del mismo orden. La escala de tiempo para m es mucho más rápida que las otras, así que es razonable suponer que es tan rápida que decae inmediatamente a su valor determinado al poner $\frac{dm}{dt} = 0$ en (H-H). Si además ponemos $h = h_0$, una constante, el sistema aún tiene muchas de las características observadas experimentalmente.

El modelo de dos variables que resulta en v y n se puede entonces aproximar cualitativamente por el siguiente sistema

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= \varepsilon u(u - \lambda)(1 - u) - w + I & \text{(FH-N)} \\ \frac{dw}{dt} &= u - aw,\end{aligned}$$

donde u es la salida del potencial de la membrana de su equilibrio, w es una variable de recuperación general que refleja cambios que dependen del voltaje en las conductancias iónicas y además representa “genéricamente” las tres variables m , n y h del sistema (H-H), e I es la corriente aplicada, ε ($\varepsilon > 0$) es un factor de escala dinámico; mientras que a ($a > 0$) es la razón de decaimiento de w ; y λ es una constante tal que $0 < \lambda < 1$.

Ambos modelos desprecian los aspectos espaciales involucrados en la transmisión de la descarga a lo largo del axón. El modelo resultante es sólo entonces aplicable al “axón fijado en el espacio” (en inglés “clamped”), donde el axón está espacialmente preparado de modo que todos los puntos en él están al mismo

³Escencialmente se utilizaron estas funciones pues aproximaban bien los datos que los autores obtuvieron experimentalmente. Además, recordemos que su modelo lo estudiaron numéricamente.

potencial⁴.

El modelo (FH-N) es un modelo que exhibe, para distintos valores del parámetro I , dos tipos de comportamiento que son importantes en sistemas neuronales, y en otros sistemas biológicos:

- (1) **Excitabilidad.** El sistema es propenso a regresar muy rápido al equilibrio después de pequeñas descargas pero responder sustancialmente a descargas más grandes; esto es, un estímulo más grande que cierto umbral provocará una respuesta muy larga.
- (2) **Círcos límite globalmente estables.** Se trata de ciclos periódicos estables sostenidos, de amplitud fija, a los cuales el sistema se adapta sin considerar el punto de inicio.

Por último podemos decir que, el análisis de los diferentes modelos matemáticos relativos a la generación y transmisión de impulsos nerviosos ha dado indicios de fenómenos que han motivado trabajo experimental considerable.

⁴La manera en que Hodgkin y Huxley hicieron sus experimentos fue introduciendo un alambre delgado en el interior del axon del calamar gigante.

Capítulo 2

ANÁLISIS DEL SISTEMA (FH-N)

En este capítulo estudiamos las ecuaciones de FitzHugh-Nagumo desde el punto de vista de la estabilidad de sus soluciones de equilibrio. Este análisis nos ayudará a comprender fenómenos que se presentan debido a cambios en la estabilidad de los equilibrios, al variar los parámetros que aparecen en dichas ecuaciones. Es importante resaltar que hemos dividido este capítulo (y, en consecuencia, el siguiente también) en los casos $I = 0$ e $I > 0$ ya que en el primero los cálculos se pueden hacer tan explícitos que permiten una mejor comprensión de lo que pasa en ese caso particular, y después se analiza cada situación por separado.

El sistema (FH-N) que estudiaremos está definido por las ecuaciones

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= \varepsilon g(u) - w + I \\ \frac{dw}{dt} &= u - aw,\end{aligned}\tag{FH-N}$$

donde

$$g(u) = u(u - \lambda)(1 - u),\tag{2.1}$$

para $0 < \lambda < 1$, $0 < \varepsilon$ y $0 < a$. También lo escribiremos, a veces, en forma de campo vectorial:

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= f_1(u, w; I) \\ \frac{dw}{dt} &= f_2(u, w; I),\end{aligned}\tag{FH-N}$$

donde

$$f_1(u, w; I) = \varepsilon g(u) - w + I,\tag{2.2}$$

y

$$f_2(u, w; I) = u - aw. \quad (2.3)$$

Un objetivo de este capítulo es determinar si el modelo (FH-N) exhibe la importante propiedad del **umbral**. Esta propiedad equivale a pedir que el sistema (FH-N) sea **excitable**.

Para tener mejor idea de lo anterior, considérese la ecuación

$$\frac{dy}{dt} = y(y - \lambda)(1 - y), \quad (2.4)$$

donde $y = 0$, $y = \lambda$ e $y = 1$ son estados de reposo. Esta ecuación tiene estados de reposo **estables** en $y = 0$ e $y = 1$, y un estado de reposo **inestable** en $y = \lambda$. Estas afirmaciones se pueden verificar fácilmente observando que si inicialmente $y(0) < \lambda$, entonces $\frac{dy}{dt} < 0$ y así $y(t) \rightarrow 0$; mientras que si $y(0) > \lambda$, entonces $\frac{dy}{dt} > 0$ y $y(t) \rightarrow 1$. La consecuencia de esto es que para datos iniciales “pequeños” (e.d., $y(0) < \lambda$), la solución es atraída al estado de reposo $y = 0$; mientras que si la condición inicial es “grande” (e.d., $y(0) > \lambda$), entonces la solución es atraída hacia el estado $y = 1$. Llamamos al parámetro λ el **umbral**; y decimos que la ecuación (2.4) es **excitable**.

Para empezar el análisis describamos las

2.0.1 CEROCLINAS DEL SISTEMA (FH-N)

$\boxed{Z_1}$ **Cúbica.** Obtenida de la ecuación $\varepsilon g(u) - w + I = 0$; esto es, $w = \varepsilon g(u) + I$. Esta curva (en el plano fase uw) siempre tiene al menos una raíz real. Cuando $I = 0$, sus raíces serán 0 , λ y 1 (ver sección 2.1); mientras que si $I > 0$, habrá casos en los que tendrá tres raíces reales distintas, o sólo dos raíces reales, siendo una de ellas de multiplicidad dos, o bien dos raíces complejas (conjugadas) y, como siempre, tendrá una tercera raíz real (ver sección 2.2). Dado que la graficaremos, la describimos como la función $Z_1(u)$ en el plano fase uw de nuestro sistema:

$$Z_1(u) = \varepsilon g(u) + I. \quad (2.5)$$

$\boxed{Z_2}$ **Recta por el origen y pendiente $\frac{1}{a}$.** Esta ceroclina resulta de la ecuación $u - aw = 0$; e. d., $w = \frac{u}{a}$. La denotamos por $Z_2(u)$:

$$Z_2(u) = \frac{u}{a}. \quad (2.6)$$

2.0.2 PUNTOS DE EQUILIBRIO EN EL SISTEMA (FH-N)

Dependiendo del valor de los parámetros I , ε , λ , a , el sistema (FH-N) puede tener uno, dos o tres puntos de equilibrio, lo cual corresponde al número de

intersecciones que puede haber entre Z_1 y Z_2 . Por lo menos un punto de equilibrio siempre existe: Si $I = 0$, será el origen $E_{00} = (0, 0)$ en el plano fase uw del sistema; mientras que si $I > 0$ será, en general, otro punto que denotaremos por $E_0 = (u_0, w_0)$.

Para hallar estos puntos de equilibrio debemos resolver el sistema

$$\begin{aligned}\varepsilon g(u) - w + I &= 0 \\ u - aw &= 0,\end{aligned}\tag{2.7}$$

lo cual se reduce a hallar u tal que

$$u^3 - (1 + \lambda)u^2 + \left(\lambda + \frac{1}{a\varepsilon}\right)u - \frac{I}{\varepsilon} = 0,\tag{2.8}$$

pues el valor de w lo determinamos mediante

$$w = \frac{u}{a}.\tag{2.9}$$

De aquí que **los puntos de equilibrio del sistema (FH-N)** son de la forma

$$\left(u, \frac{u}{a}\right),\tag{2.10}$$

donde u es solución de la ecuación (2.8).

Los puntos de equilibrio los daremos explícitamente en las secciones 2.1 y 2.2, en función de los valores del parámetro I .

2.0.3 ESTABILIDAD DE LOS PUNTOS DE EQUILIBRIO DE (FH-N)

Para analizar la estabilidad de los equilibrios necesitamos el Jacobiano de la función $F = (f_1, f_2)^T$, que describe al sistema (FH-N), el cual denotamos por A :

$$A(u, w, \mu) = \begin{pmatrix} \varepsilon g'(u) & -1 \\ 1 & -a \end{pmatrix},\tag{2.11}$$

donde

$$g'(u) = -3u^2 + 2(1 + \lambda)u - \lambda.\tag{2.12}$$

El parámetro μ representa a a o a I , según si $I = 0$ ó $I > 0$.

Determinamos los eigenvalores de A por medio de la expresión

$$\begin{aligned}0 &= \det(A - \alpha I) \\ &= \det \begin{pmatrix} \varepsilon g'(u) - \alpha & -1 \\ 1 & -a - \alpha \end{pmatrix} \\ &= \alpha^2 + \{a - \varepsilon g'(u)\}\alpha + \{1 - \varepsilon a g'(u)\};\end{aligned}$$

esto es,

$$\alpha^2 + \{a - \varepsilon g'(u)\} \alpha + \{1 - \varepsilon a g'(u)\} = 0 \quad (2.13)$$

De aquí que los eigenvalores α_1, α_2 se determinan por

$$\alpha = \frac{(\varepsilon g'(u) - a) \pm \sqrt{(\varepsilon g'(u) - a)^2 - 4(1 - \varepsilon a g'(u))}}{2}, \quad (2.14)$$

y podemos entonces establecer el siguiente resultado, relativamente elemental, que es la base de todo el análisis de estabilidad que sigue.

PROPOSICIÓN 2.1 *Sea $(u, \frac{u}{a})$ un punto de equilibrio de (FH-N).*

- (1) *Supóngase que $\varepsilon a g'(u) < 1$. Entonces*
 - (1.1) *Si $\varepsilon g'(u) < a$, entonces $(u, \frac{u}{a})$ es **localmente asintóticamente estable**.*
 - (1.2) *Si $\varepsilon g'(u) > a$, entonces $(u, \frac{u}{a})$ es un **repulsor**.*
- (2) *Supóngase que $\varepsilon a g'(u) > 1$. En este caso*
 - (2.1) *El equilibrio $(u, \frac{u}{a})$ es un **punto silla**.*
- (3) *Supóngase que $\varepsilon a g'(u) = 1$. Se tiene*
 - (3.1) *Si $\varepsilon g'(u) > a$, el punto $(u, \frac{u}{a})$ es **inestable**.*

DEMOSTRACIÓN. Sabemos que los puntos de equilibrio de (FH-N) son de la forma $(u, \frac{u}{a})$, donde u es solución de la ecuación (2.8). Para analizar la estabilidad de estos estados calculamos el Jacobiano $A(u, w, \mu)$ del campo vectorial del sistema (FH-N). Denotemos por Δ_1 al discriminante de (2.14)

$$\Delta_1 = (\varepsilon g'(u) - a)^2 - 4(1 - \varepsilon a g'(u)).$$

(1) Supóngase que $\varepsilon a g'(u) < 1$.

(1.1) Si $\varepsilon g'(u) < a$, entonces tenemos los siguientes casos:

(i) Si $\Delta_1 < 0$, α_1 y α_2 son eigenvalores complejos con parte real negativa, y el equilibrio es un **foco estable**.

(ii) Si $\Delta_1 = 0$, $\alpha_1 = \alpha_2 < 0$, y el estado es un **sumidero (pozo)** o un **nodo impropio**.

(iii) Si $\Delta_1 > 0$, se puede verificar que $\alpha_1 < \alpha_2 < 0$, y el punto es un **nodo estable**.

(1.2) Si $\varepsilon g'(u) > a$, entonces se tienen los casos siguientes:

(i) Si $\Delta_1 < 0$, se tienen α_1 y α_2 complejos con parte real positiva, así que el equilibrio es un **foco inestable**.

(ii) Si $\Delta_1 = 0$, entonces $\alpha_1 = \alpha_2 > 0$, y el estado es una **fuelle**.

(iii) Si $\Delta_1 > 0$, se puede ver que $0 < \alpha_1 < \alpha_2$, y el punto es un **nodo inestable**.

(2) Supóngase que $\varepsilon a g'(u) > 1$.

(2.1) Entonces $\Delta_1 > 0$, y se puede verificar que $\alpha_1 < 0 < \alpha_2$, así que el equilibrio es un punto silla.

(3) Supóngase que $\varepsilon a g'(u) = 1$.

(3.1) Si $\varepsilon g'(u) > a$, se tiene $\alpha_1 = 0 < \alpha_2$, y el estado es **inestable**.

■

2.1 LA CÉLULA EN REPOSO –EL CASO $I = 0$.

Existen varias definiciones heurísticas de **excitabilidad**. Por ejemplo, se considera que es la propensión de un sistema para regresar muy rápidamente al equilibrio después de pequeñas sacudidas pero que ante un estímulo mayor que cierto umbral provoca una respuesta más larga. O bien, el fenómeno que consiste en un rápido retorno al equilibrio como resultado de estimulaciones por debajo del umbral, pero que responde sustancialmente una vez que se cruza el umbral. Veremos que en este caso el sistema en estudio presenta esta característica, y otras, que son de particular interés.

Aquí el sistema es

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \varepsilon g(u) - w \\ \frac{dw}{dt} &= u - aw. \end{aligned} \tag{2.15}$$

Lo primero que hacemos es determinar las ceroclinas y los puntos de equilibrio.

2.1.1 CEROCLINAS Y PUNTOS DE EQUILIBRIO EN (FH-N) CUANDO $I = 0$.

Para determinar las ceroclinas del sistema (2.15) tenemos las ecuaciones

$$\varepsilon u(u - \lambda)(1 - u) - w = 0 \quad (2.16)$$

$$u - aw = 0. \quad (2.17)$$

De (2.16) obtenemos la ceroclina

$$\begin{aligned} Z_1(u) &= \varepsilon g(u) \\ &= \varepsilon u(u - \lambda)(1 - u), \end{aligned} \quad (2.18)$$

con raíces (sobre el eje u): $u_0 = 0$, $u_1 = \lambda$, $u_2 = 1$. Por otra parte, de (2.17) obtenemos:

$$Z_2(u) = \frac{u}{a},$$

una recta que pasa por el origen (del plano fase uw), con pendiente $\frac{1}{a}$ (ver Figura 2.1.1). Veamos las consideraciones que conducen a estos (únicos) casos donde se pueden intersectar las ceroclinas. Los estados estacionarios son entonces las soluciones de la ecuación

$$u \left[u^2 - (1 + \lambda)u + \left(\lambda + \frac{1}{\varepsilon a} \right) \right] = 0, \quad (2.19)$$

que se obtiene de (2.8) cuando $I = 0$. Si $u = 0$, entonces el origen, al que en lo sucesivo denotaremos por E_{00} , es uno de los equilibrios en este caso. Si $u \neq 0$, los demás estados estacionarios son las soluciones de la ecuación cuadrática:

$$u = \frac{(1 + \lambda) \pm \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{\varepsilon a}}}{2}. \quad (2.20)$$

Denotemos por Δ al discriminante de (2.20):

$$\Delta = (1 - \lambda)^2 - \frac{4}{\varepsilon a}. \quad (2.21)$$

Con respecto a la estabilidad de E_{00} tenemos la siguiente

OBSERVACIÓN 2.1 *El equilibrio E_{00} es siempre localmente asintóticamente estable.*

DEMOSTRACIÓN. Según (2.12), $\varepsilon a g'(0) = -\varepsilon \lambda a < 0 < 1$ y, también, $\varepsilon g'(0) = -\varepsilon \lambda < 0 < a$, para todo ε , λ y a . De aquí, por (1.1) de la Proposición 2.1, se concluye la afirmación. ■

Antes de proceder a analizar los equilibrios, y su estabilidad, mostramos gráficamente la manera en que se presentan estos últimos (ver Figura 2.1.1).

Como podemos ver, sólo puede haber uno, dos o tres equilibrios, conforme variamos el parámetro a .

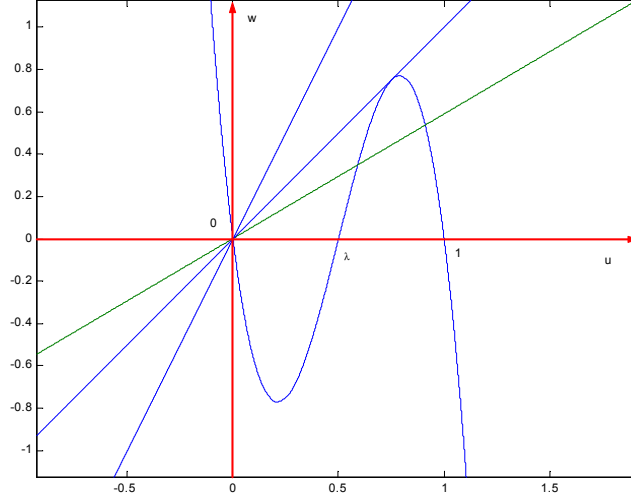


Figura 2.1.1. Equilibrios, cuando $I = 0$.

En seguida analizamos las condiciones para saber cuándo se presentan dichos equilibrios.

2.1.2 UN EQUILIBRIO EN (FH-N), CUANDO $I = 0$.

Esta situación pasa si, y sólo si, $\Delta < 0$, lo cual es equivalente a la desigualdad

$$a < \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}. \quad (2.22)$$

El punto E_{00} es entonces la única solución de equilibrio para el sistema (2.15), y es siempre un estado **localmente asintóticamente estable**, pero excitable (ver Figura 2.1.1_(a)).

Con el propósito de ilustrar que en el sistema (FH – N) se presentan estas propiedades (el umbral y la excitabilidad), considérese el sistema (2.15) sujeto a los datos iniciales

$$u(0) = u_0, w(0) = 0,$$

con $\lambda < u_0 < 1$. Inicialmente $\dot{u} > 0$ y $\dot{w} > 0$ y así (u, w) se mueve hacia arriba en el cuadrante positivo del plano fase alejándose de $(0, 0)$. Nótese que conforme u aumenta \dot{u} decrecerá hasta alcanzar la ceroclina Z_1 ($\dot{u} = 0$), pero \dot{w} aún aumenta ($\dot{w} > 0$). Después de ese punto, $\dot{u} < 0$ pero \dot{w} aumenta hasta que la trayectoria alcanza la ceroclina Z_2 ($\dot{w} = 0$). Siguiendo con el argumento

vemos que la trayectoria regresa hasta alcanzar la ceroclina Z_1 donde, de nuevo, $\dot{u} = 0$ y $\dot{w} < 0$. De aquí que la trayectoria avanza directamente a $(0, 0)$ si las soluciones de la ecuación

$$\alpha^2 + (\varepsilon\lambda + a)\alpha + (\varepsilon\lambda a + 1) = 0,$$

son números reales y negativos, o avanzan en espiral a $(0, 0)$ si son complejos con parte real negativa (Figura 2.1.2_(a)).

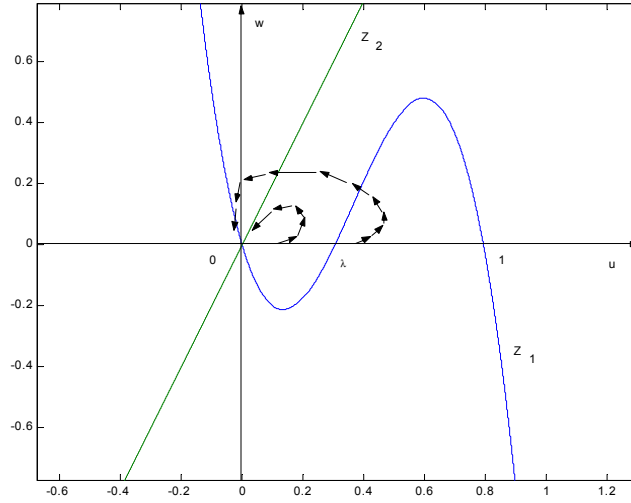


Figura 2.1.2_(a). Excitabilidad y Umbral

Argumentos similares se pueden aplicar si las condiciones iniciales fueran $0 < u_0 < \lambda$, o bien, $u_0 > 1$, y $w(0) = 0$ en ambos casos. Aunque esto no es una prueba, es suficiente para convencernos de que el sistema (2.15) es **excitable**, y que λ es el parámetro del **umbral** (ver Hirsch-Smale, capítulo 10 sección 3, para un argumento más formal).

EJEMPLO 2.1 Para que se presente este fenómeno de un único equilibrio podemos tomar, por ejemplo,

$$I = 0; \varepsilon = 16; \lambda = 0.5; a = 0.5.$$

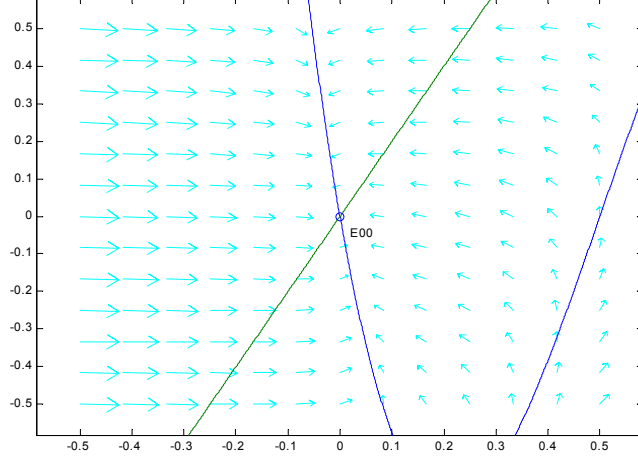


Figura 2.1.1.ab. E_{00} Nodo Estable.

Y ya hemos dicho que este equilibrio E_{00} siempre será **estable**.▲

2.1.3 DOS EQUILIBRIOS EN (FH-N), CUANDO $I = 0$.

Esto pasará si, y sólo si, $\Delta = 0$, lo que es equivalente a la igualdad

$$a = \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}. \quad (2.23)$$

Los equilibrios son

$$E_{00},$$

y

$$E_{01} = \left(\frac{1+\lambda}{2}, \frac{1+\lambda}{2a} \right). \quad (2.24)$$

Y sólo hace falta saber qué pasa con E_{01} . Para este equilibrio es fácil ver que $\varepsilon a g' \left(\frac{1+\lambda}{2} \right) = 1$. Entonces, según la Proposición 2.1, tenemos los casos siguientes:

- 1 Si $\varepsilon g' \left(\frac{1+\lambda}{2} \right) < a$ (o, equivalentemente, $1 < \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$), el punto $\left(\frac{1+\lambda}{2}, \frac{1+\lambda}{2a} \right)$ es **estable**.
- 2 Si $\varepsilon g' \left(\frac{1+\lambda}{2} \right) > a$ (o, equivalentemente, $\frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2} < 1$), entonces el punto $\left(\frac{1+\lambda}{2}, \frac{1+\lambda}{2a} \right)$ es **inestable**.

EJEMPLO 2.2 Aquí podemos considerar digamos

$$I = 0; \varepsilon = 10; \lambda = 0.5; a = 1.6$$

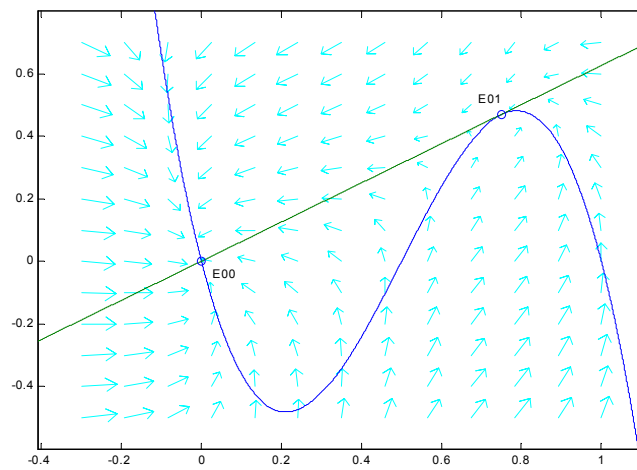


Figura 2.1.2.cd. Dos Equilibrios $a > 1$.

Obtenemos que el equilibrio $E_{01} = (0.7501, 0.4688)$ es *estable*. Sin embargo, tomando

$$I = 0; \varepsilon = 32; \lambda = 0.5; a = 0.5,$$

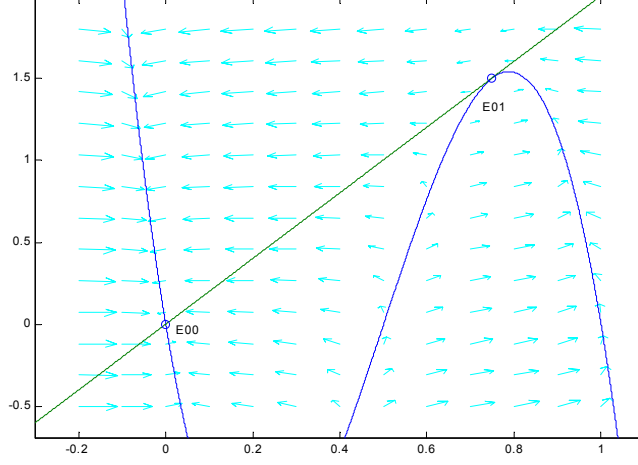


Figura 2.1.2(e,f). Dos Equilibrios, $a < 1$

el equilibrio $E_{01} = (0.7499, 1.4998)$ se vuelve un **punto silla**.▲

2.1.4 TRES EQUILIBRIOS EN (FH-N), CUANDO $I = 0$.

Para dar lugar a esta situación se debe satisfacer la condición $\Delta > 0$, que es equivalente a la desigualdad

$$a > \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}. \quad (2.25)$$

Se trata de los puntos

$$E_{00} = (0, 0),$$

$$E_{01} = \left(u_{01}, \frac{u_{01}}{a}\right) = \left(\frac{1+\lambda-\sqrt{\Delta}}{2}, \frac{1+\lambda-\sqrt{\Delta}}{2a}\right), \quad (2.26)$$

y

$$E_{02} = \left(u_{02}, \frac{u_{02}}{a}\right) = \left(\frac{1+\lambda+\sqrt{\Delta}}{2}, \frac{1+\lambda+\sqrt{\Delta}}{2a}\right). \quad (2.27)$$

Veamos la estabilidad de estos equilibrios.

E_{00} Ya sabemos que este estado es **estable**.

E_{01} En este caso tenemos que $\varepsilon a g'(u_{01}) > 1$, así que, por la Proposición 2.1, E_{01} es siempre un **punto silla**.

E_{02} Observemos que $\varepsilon a g'(u_{02}) - 1 = -\varepsilon a(1 - \lambda) \sqrt{\Delta} u_{02} < 0$. De aquí que, por la Proposición 2.1, (i) Si $\varepsilon g'(u_{02}) < a$, E_{02} es **localmente asintóticamente estable**. (ii) Si $\varepsilon g'(u_{02}) > a$, entonces E_{02} es un **repulsor**. Más aún, notemos que $a(\varepsilon g'(u_{02}) - a) = \varepsilon a g'(u_{02}) - a^2 = 1 - a^2 - \varepsilon a \sqrt{\Delta} \left[\frac{1+\lambda}{2} + \frac{1}{2} \sqrt{\Delta} \right]$. Entonces: (iii) Si $a \geq 1$, E_{02} es **estable** independientemente de los valores de ε y λ porque se tiene $\varepsilon g'(u_{02}) < a$ y $\varepsilon a g'(u_{02}) < 1$. (iv) Si $a < 1$, este equilibrio E_{02} será un **repulsor** para valores de Δ cercanos a 0.

EJEMPLO 2.3 Para ilustrar este caso podemos tomar

$$I = 0; \varepsilon = 16; \lambda = 0.5; a = 2.$$

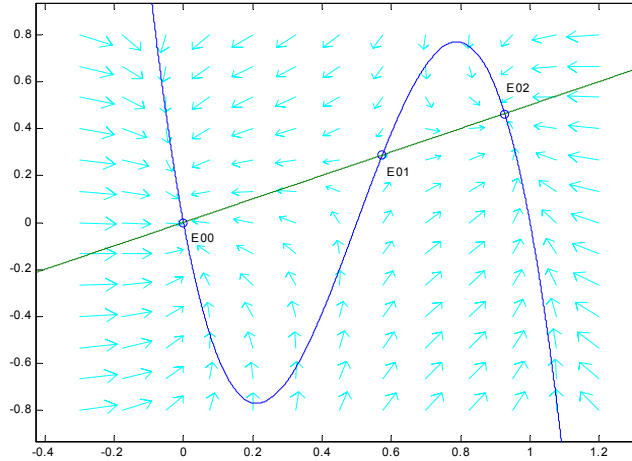


Figura 2.1.3.ab. Tres Equilibrios.

Explícitamente los equilibrios en este caso son

$$E_{00} = (0, 0); E_{01} = (0.5732, 0.2866); E_{02} = (0.9268, 0.4634),$$

en donde E_{00} y E_{02} son, cada uno, **nodo estable**; mientras que E_{01} es un **punto silla**.▲

Con lo que hemos visto hasta ahora, con respecto a los equilibrios, a manera de resumen podemos decir lo siguiente. Hay varios escenarios posibles conforme

variamos el parámetro a . En este primer caso, cuando $I = 0$, hacemos lo siguiente. Denotemos por E_{0i}^q , donde $i \in \{0, 1, 2\}$ y $q \in \{e, i\}$, al equilibrio E_{0i} , para $i = 0, 1$, o 2 , en los casos cuando éste sea **estable** ($q = e$) o **inestable** ($q = i$).

Para comprender mejor estos cambios de estabilidad recordemos que, con $I = 0$, el parámetro que variamos es a . Entonces al tomar a tal que $a \downarrow 0$ (esto es, desde $+\infty$ a 0) lo que siempre tenemos es el equilibrio E_{00} , que es **estable**, y poco después, al disminuir a hasta cierto valor, habrá exactamente dos equilibrios: E_{00} y E_{01} (en el diagrama esto se simboliza por la primera flecha). Posteriormente E_{01} , que según hemos visto puede ser **estable** o **inestable**, se “escinde” a su vez en dos equilibrios: Uno que es E_{01} , siempre **inestable**, y E_{02} que es el que puede cambiar de estabilidad (en el diagrama esto se caracteriza con la segunda y tercera flechas). Y, por último, si los equilibrios presentes hasta el momento ya no cambian ni en número ni en estabilidad al variar a , entonces el diagrama termina así, formado por esos equilibrios.

Esto se puede resumir convenientemente en los siguientes diagramas:

$$(i) E_{00}^e \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^{e,i}\} \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i, E_{02}^e\} \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i, E_{02}^i\}.$$

$$(ii) E_{00}^e \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^{e,i}\} \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i, E_{02}^i\} \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^e, E_{02}^e\}.$$

2.2 LA CÉLULA ACTIVA –EL CASO $I > 0$.

Cuando se aplica una corriente constante en el sistema (FH-N) sigue siendo excitable, y aún hereda las propiedades que nos interesa estudiar y que son representativas de las del modelo (H-H). La situación ahora es más complicada ya que los estados de reposo se “desplazan” y, bajo circunstancias dependientes de los parámetros, se pueden presentar situaciones distintas donde aparecen otros equilibrios que en el caso anterior no se presentaron.

Con $I > 0$, el sistema en estudio es

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \varepsilon u(u - \lambda)(1 - u) - w + I & (\text{FH-N}) \\ \frac{dw}{dt} &= u - aw. \end{aligned}$$

2.2.1 CEROCLINAS DEL SISTEMA

Las ceroclinas del sistema (FH-N) son, en general, similares a las del caso $I = 0$, excepto que la ceroclina cúbica Z_1 , descrita por la ecuación (2.18), se desplazará I unidades por encima del eje u (ver Figuras 2.2.1, 2.2.2 y 2.2.3).

Caso 1 Cuando la corriente aplicada I es suficientemente pequeña, de modo que Z_1 tiene tres raíces reales, se presentan esencialmente los mismos fenómenos que cuando $I = 0$ (ver figura 2.2.1).

EJEMPLO 2.4 Aquí tomamos

$$I = 0.4; \varepsilon = 10; \lambda = 0.5.$$

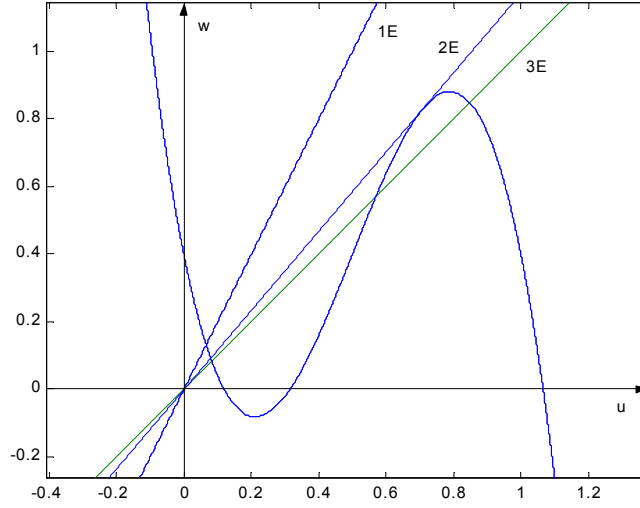


Figura 2.2.1.

Y para que haya un equilibrio, tomamos $a = 0.5$; dos equilibrios, $a = 0.85296$; y tres equilibrios, $a = 1$.▲

Caso 2 Cuando la corriente aplicada es tal que la ceroquina cúbica tiene dos raíces reales iguales, y la tercera (raíz real) distinta. En este caso se siguen presentando en esencia los mismos fenómenos que cuando $I = 0$, ya que $1/a > 0$ (ver Figura 2.2.2).

EJEMPLO 2.5 Este ejemplo corresponde a cuando hay dos raíces reales iguales (e.d.; una raíz real de multiplicidad dos), y la tercera raíz (real) distinta, para la cúbica. Escogemos

$$I = 0.48113; \varepsilon = 10; \lambda = 0.5.$$

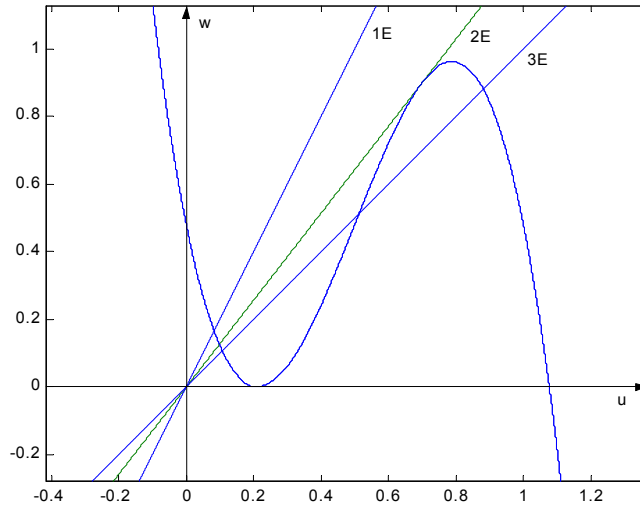


Figura 2.2.2.

Para cada situación hemos tomado: un equilibrio, $a = 0.5$, dos equilibrios, $a = 0.7768$, y tres equilibrios, $a = 1$.▲

Caso 3 Cuando la corriente aplicada I es suficientemente grande para que sólo haya una raíz real (ver Figura 2.2.3).

Este caso es más complejo y pueden presentarse varios casos degenerados que describiremos en su totalidad.

EJEMPLO 2.6 Aquí hay sólo una raíz real para la cúbica; de hecho, siempre hay, por lo menos, una raíz real. Aquí tomamos como ilustración los valores

$$I = 0.7; \varepsilon = 10; \lambda = 0.5.$$

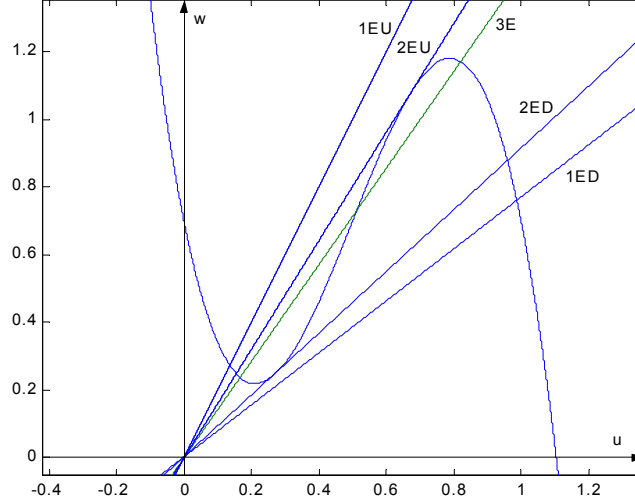


Figura 2.2.3.

En este ejemplo se esbozan todos los casos posibles, cuando $I > 0$, excepto cuando hay un equilibrio en la parte “central”; es decir, entre los dos extremos locales de la ceroquina Z_1 , que no se incluye en la Figura 2.2.3 pero sí se considera adelante (ver subsección 2.2.3). Para cada situación elegimos como sigue: 1EU (Un Equilibrio por Arriba), con $a = 0.5$, 2EU (Dos Equilibrios por Arriba), $a = 0.62273$, tres equilibrios, $a = 0.7$, 2ED (Dos Equilibrios por Abajo), $a = 1.0946$ y, finalmente, 1ED (Un Equilibrio por Abajo), con $a = 1.3$.▲

Los dos primeros casos son muy similares al caso $I = 0$. Los fenómenos nuevos ocurren al pasar del caso 2 al caso 3. El fenómeno del caso 2 ocurre cuando el discriminante Δ_3 de la ecuación (2.8)

$$\begin{aligned} \Delta_3 = & -\frac{27}{\varepsilon^2} I^2 - \frac{2}{\varepsilon^2 a} (1 + \lambda) (2\varepsilon\lambda^2 a - 5\varepsilon\lambda a + 2\varepsilon a - 9) I + \\ & + \frac{1}{\varepsilon^3 a^3} (1 + \varepsilon\lambda a)^2 (\varepsilon\lambda^2 a - 2\varepsilon\lambda a + \varepsilon a - 4), \end{aligned} \quad (2.28)$$

satisface $\Delta_3 = 0$; los casos 1 y 3 cuando $\Delta_3 > 0$, y cuando $\Delta_3 < 0$, respectivamente.

2.2.2 EXISTENCIA DE EQUILIBRIOS

Los equilibrios son puntos de la forma $(u, \frac{u}{a})$, donde u es solución de la ecuación

$$\varepsilon g(u) - \frac{u}{a} + I = 0, \quad (2.29)$$

la cual es equivalente a la ecuación (2.8).

Para facilitar la búsqueda de las soluciones de (2.29), definamos la función Φ como

$$\Phi(u) = \varepsilon g(u) - \frac{u}{a}; \quad (2.30)$$

entonces un equilibrio $(u, \frac{u}{a})$ satisfará la igualdad $\Phi(u) = -I$. Analizando $\Phi'(u)$ obtenemos los posibles puntos críticos de Φ :

$$u = \frac{1 + \lambda \pm \sqrt{s}}{3}, \quad (2.31)$$

donde

$$s = (1 - \lambda)^2 + \lambda - \frac{3}{\varepsilon a}. \quad (2.32)$$

Entonces se presentan tres situaciones distintas: $s < 0$, $s = 0$ y $s > 0$, las cuales en realidad dan lugar a que haya uno, dos o tres equilibrios (ver Figuras 2.2.3.(a), (b), (c)). Cabe aclarar que, al ilustrar estos tres escenarios, en las figuras correspondientes se grafica $\Phi(u)$ y rectas $w = -I$, y no $Z_1(u)$ y rectas $w = u/a$, como cuando $I = 0$. La razón principal de implementar este cambio aquí es porque en el caso $I = 0$ casi todos los cálculos se pueden hacer explícitos y son algo sencillos; mientras que con $I > 0$ eso rara vez es posible.

2.2.3 UN EQUILIBRIO

Digamos que $E_0 = (u_0, \frac{u_0}{a})$ es el único equilibrio que existe en este caso, donde $u_0 \neq 0$.

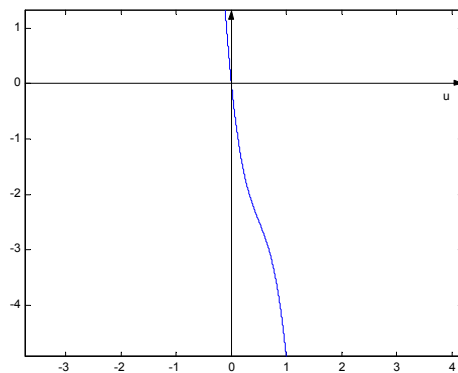


Figura 2.2.3.(a). $s < 0$.

$s < 0$ $\Phi(u)$ no tiene puntos críticos pues $\Phi'(u) = 0$ no tiene soluciones reales; y de hecho $\Phi(u)$ es estrictamente decreciente, de modo que hay una única

solución de la ecuación $\Phi(u) = -I$, existe un único equilibrio para cada valor de I dado (Figura 2.2.3.(a)). En cuanto a la estabilidad, es fácil ver que $\varepsilon ag'(u_0) < 1$. Entonces, según la Proposición 2.1, tenemos: (i) Si $\varepsilon g'(u_0) < a$, E_0 es **localmente asintóticamente estable**. (ii) Si $\varepsilon g'(u_0) > a$, E_0 es un **repulsor**.

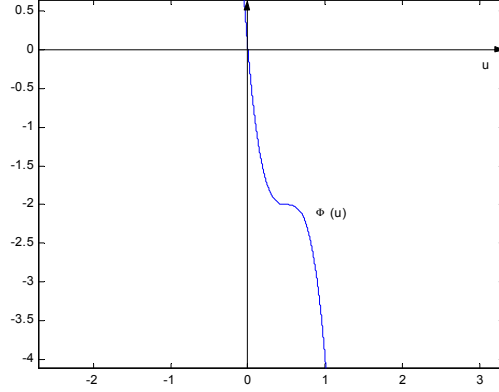


Figura 2.2.3. (b). $s = 0$.

$s = 0$ En este caso $\Phi(u)$ tiene un punto de inflexión en $u = \frac{1+\lambda}{3}$ ya que $\Phi''(u) = 0$. Siendo éste el único punto crítico de $\Phi(u)$, tenemos que $\Phi(u)$ es estrictamente decreciente, salvo en este punto. Por tanto, existe un único equilibrio para cada valor de I dado (ver Figura 2.2.3.(b)). Para la estabilidad de este equilibrio debemos notar que: el equilibrio existente será E_0 , como en $s < 0$, o bien será $E_I = (\frac{1+\lambda}{3}, \frac{1+\lambda}{3a})$ (el punto de inflexión). Por tanto, sólo hace falta ver qué pasa con E_I . Para $u_I = \frac{1+\lambda}{3}$, se puede ver que $\varepsilon ag'(u_I) = 1$. Entonces, por la Proposición 2.1, tenemos: (i) Si $\varepsilon g'(u_I) > a$, E_I es **inestable**. (ii) Si $\varepsilon g'(u_I) < a$, E_I es **estable**.

$s > 0$ Comenzaremos por definir

$$u_m = \frac{1 + \lambda - \sqrt{s}}{3} \quad (2.33)$$

y

$$u_M = \frac{1 + \lambda + \sqrt{s}}{3} \quad (2.34)$$

Observemos que, en este caso, $\Phi(u)$ tiene un **mínimo** $I_m = \Phi(u_m)$, y un **máximo** $I_M = \Phi(u_M)$. Si $I_M < -I$, o si $-I < I_m$, entonces hay **un**

único equilibrio (ver Figura 2.2.3. (c)).

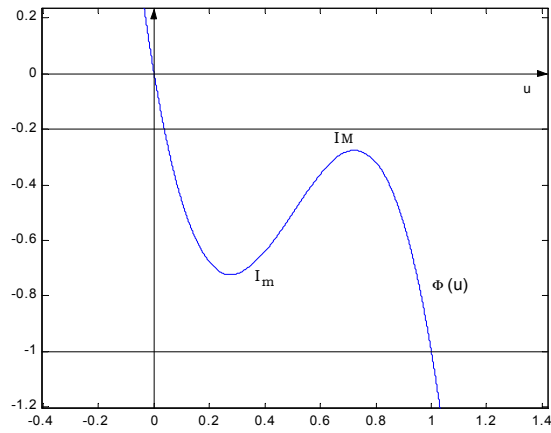


Figura 2.2.3. (c). $s > 0$.

La estabilidad de E_0 en este caso es la misma, y con el mismo comportamiento, que se tiene en $s < 0$.

A continuación veremos ejemplos explícitos de todos los casos mencionados anteriormente.

EJEMPLO 2.7 *Hacemos*

$$I = 4; \varepsilon = 14; \lambda = 0.5; a = 0.06.$$

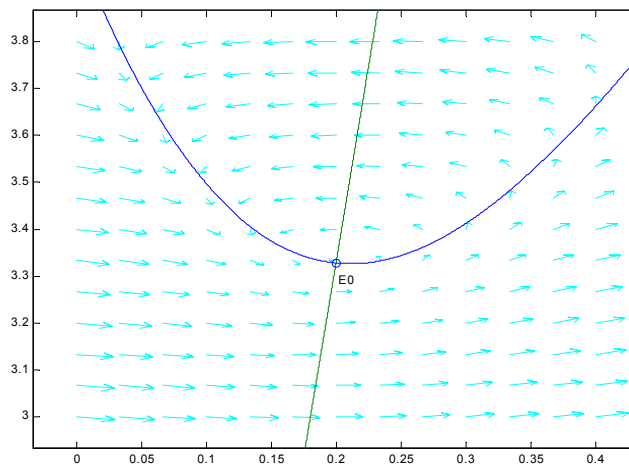


Figura 2.2.4. Un Equilibrio (1EU).

Como podemos ver, este ejemplo corresponde al caso 3 antes mencionado; donde $s < 0$. Explícitamente el único equilibrio es $E_0 = (0.1997, 3.3281)$. Este equilibrio es un **foco estable**.▲

EJEMPLO 2.8 Tomamos

$$I = 1; \varepsilon = 14; \lambda = 0.5; a = 1.$$

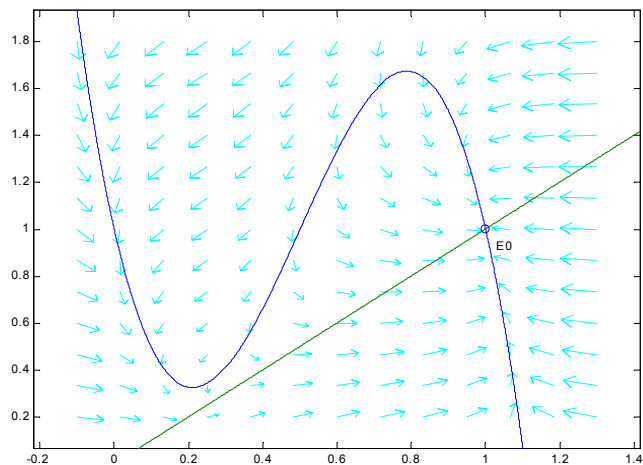


Figura224cd. Un Equilibrio (1ED).

Como podemos observar, el fenómeno aquí presentado es diferente al del ejemplo anterior a pesar de haber, igual que ahí, un único equilibrio. Explícitamente el equilibrio es $E_0 = (1, 1)$, que es un **nodo estable**.▲

EJEMPLO 2.9 Aquí podemos tomar

$$I = 0.5; \varepsilon = 1; \lambda = 0.5; a = 1.$$

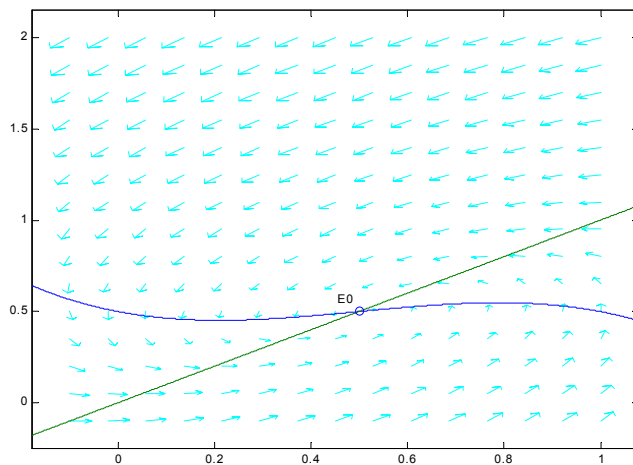


Figura 2.2.4.ef. Un Equilibrio (1EM).

Y, como podemos ver, de nuevo hay un sólo equilibrio aunque ahora es en la zona intermedia de la ceroquina cúbica. Explícitamente el equilibrio es $E_0 = (0.5, 0.5)$, y es un **foco estable**. Aquí puede haber soluciones periódicas de ciclo límite; sin embargo, esto lo abordaremos hasta el próximo capítulo.▲

2.2.4 DOS EQUILIBRIOS

Sabemos que una condición para que se presente este fenómeno es que $s > 0$; y en esta situación tenemos que u_m y u_M (ver (2.33) y (2.34)) son los valores de

u donde Φ alcanza el mínimo I_m y el máximo I_M , respectivamente.

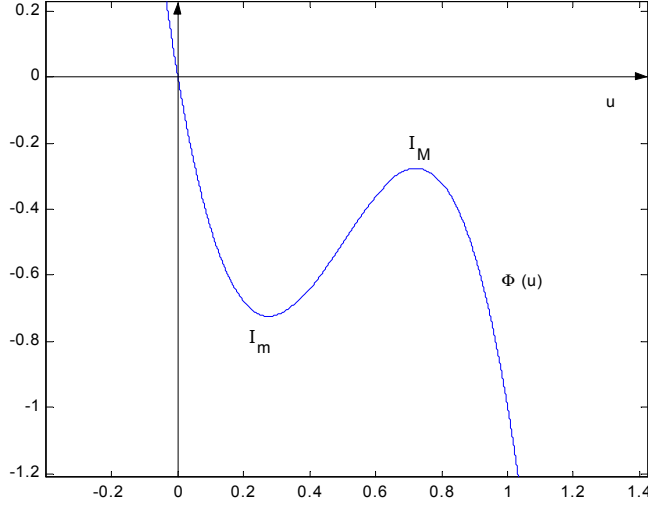


Figura 2.2.4. (a). $s > 0$.

Entonces podemos dar los equilibrios casi explícitamente:

$$E_m = \left(u_m, \frac{u_m}{a} \right) \text{ y } E_{sm} = \left(u_{sm}, \frac{u_{sm}}{a} \right), \quad (2.35)$$

o bien,

$$E_M = \left(u_M, \frac{u_M}{a} \right) \text{ y } E_{sM} = \left(u_{sM}, \frac{u_{sM}}{a} \right), \quad (2.36)$$

donde u_{sm} (respectivamente u_{sM}) es la segunda solución (la primera es u_m , respectivamente u_M) de la ecuación $\Phi(u) = I_m$ (respectivamente $\Phi(u) = I_M$). En cuanto a la estabilidad de estos puntos tenemos:

$\boxed{E_m, E_M}$ Se puede ver que en estos puntos $\varepsilon a g'(u) = 1$. De aquí que, según la Proposición 2.1, (i) Si $\varepsilon g'(u) > a$, entonces ambos puntos son **inestables**. (ii) Si $\varepsilon g'(u) < a$, entonces ambos puntos son **estables**.

$\boxed{E_{sm}, E_{sM}}$ En este caso tenemos que $\varepsilon a g'(u) < 1$. Entonces, por la Proposición 2.1, tenemos: (i) Si $\varepsilon g'(u) < a$, entonces ambos puntos son **localmente asintóticamente estables**. (ii) Si $\varepsilon g'(u) > a$, entonces ambos son **repulsores**.

EJEMPLO 2.10 Podemos tomar

$$I = 1; \varepsilon = 16; \lambda = 0.5; a = 0.41801.$$

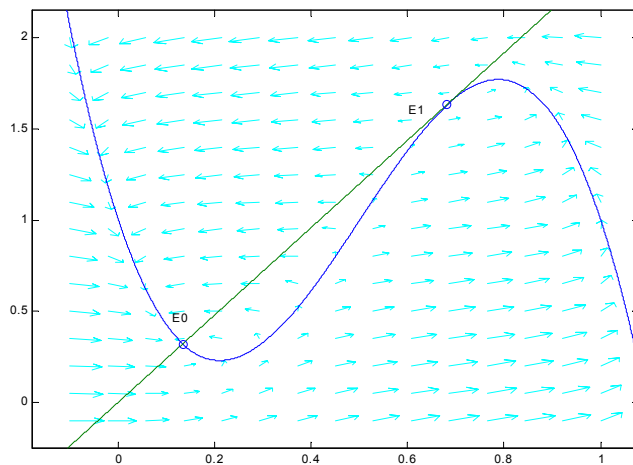


Figura 2.2.5. (a). Dos Equilibrios (2EU).

Explícitamente los equilibrios son $E_0 = (0.1340, 0.3205)$, que es un **nodo estable**, y $E_1 = (0.6818, 1.6312)$, que es un **punto silla**.▲

EJEMPLO 2.11 Escogemos

$$I = 1; \varepsilon = 16; \lambda = 0.5; a = 1.$$

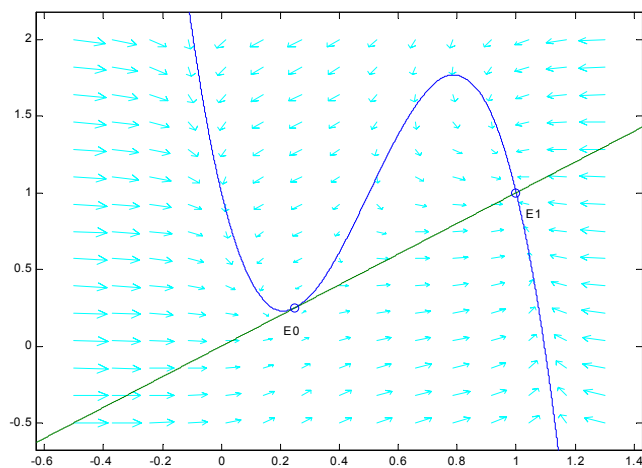


Fig 2.2.6. (a). Dos Equilibrios (2ED).

Explícitamente los equilibrios son $E_0 = (0.2499, 0.2499)$, un **foco estable**, y $E_1 = (1, 1)$, un **nodo estable**.▲

2.2.5 TRES EQUILIBRIOS

Como ya hemos dicho arriba, una primera condición para que pueda haber tres equilibrios es que $s > 0$. Si $I_m < -I < I_M$, entonces, efectivamente, hay **tres equilibrios** (ver Figura 2.2.5_(a)).

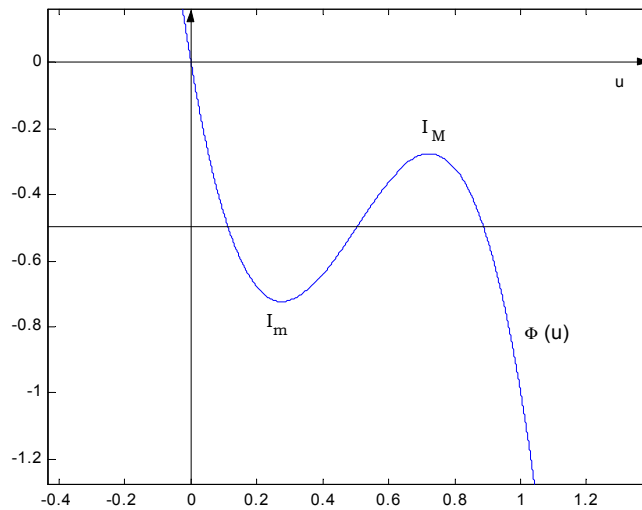


Figura 2.2.5_(a). $s > 0$. Tres Equilibrios

Digamos que los equilibrios son

$$E_i = \left(u_i, \frac{u_i}{a} \right),$$

para $i = 0, 1$ y 2 ; tales que $u_0 < u_1 < u_2$. Ahora analicemos la estabilidad de estos puntos:

E_1 Este es siempre un **punto silla** pues $\varepsilon a g'(u_1) > 1$.

E_0, E_2 Para estos puntos es fácil ver que $\varepsilon a g'(u_i) < 1$, para $i = 0, 2$. Estos equilibrios serán localmente estables, o repulsivos, dependiendo de si $\varepsilon g'(u_i)$ es menor, o mayor, que a , respectivamente.

(A) Si $1 \leq a$, entonces $\varepsilon g'(u_i) \leq \varepsilon a g'(u_i) < 1 \leq a$; esto es, $\varepsilon g'(u_i) < a$, lo que implica la **estabilidad** de E_i , $i = 0, 2$.

(B) Sea $a < 1$. Definamos $\Psi(u) = \varepsilon g(u) - au$. Entonces:

(B.1) Si $\Psi'(u_i) < 0$, entonces E_i , $i = 0$ o 2 , es **asintóticamente estable**.

(B.2) Si $\Psi'(u_i) > 0$, entonces E_i , $i = 0$ o 2 , es **inestable**.

Empezando por un valor de $I < -I_M$ e incrementando I hasta que $-I_m < I$, al principio sólo existe E_0 , y es **estable** si I es suficientemente pequeño. Cuando incrementamos I pasa que:

(i) E_0 se vuelve **inestable**.

(ii) E_1 y E_2 aparecen, siendo E_2 **inestable**.

(iii) E_2 se vuelve **estable**.

Estas tres situaciones siempre ocurren aunque tal vez no en este orden.

(iv) E_1 y E_0 desaparecen.

EJEMPLO 2.12 Aquí tomamos

$$I = 1; \varepsilon = 14; \lambda = 0.5; a = 0.5.$$

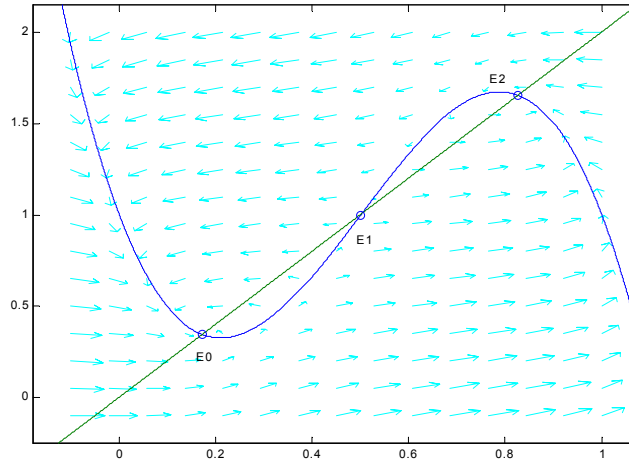


Figura 2.2.6.ab. Tres Equilibrios.

Y explícitamente los equilibrios son $E_0 = (0.1727, 0.3453)$, $E_1 = (0.5, 1)$ y $E_2 = (0.8273, 1.6547)$. Y su condición de equilibrio es: E_0 y E_2 son **focos estables**, mientras que E_1 es **punto silla**.▲

Con lo que hemos visto hasta ahora, con respecto a los equilibrios, a manera de resumen podemos decir lo siguiente. Hay varios escenarios posibles conforme variamos el parámetro I . En este segundo caso, cuando $I > 0$, hacemos lo siguiente. Denotemos por E_i^q , donde $i \in \{0, 1, 2\}$ y $q \in \{e, i\}$, al equilibrio E_i , para $i = 0, 1$, o 2 , en los casos cuando sea **estable** ($q = e$) o **inestable** ($q = i$). Entonces son posibles las siguientes situaciones:

- (i) $E_0^e \rightarrow \{E_0^e, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^e, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^e\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^e\} \rightarrow E_2^e$.
- (ii) $E_0^e \rightarrow \{E_0^e, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^e, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^e, E_1^i, E_2^e\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^e\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^e\} \rightarrow E_2^e$.
- (iii) $E_0^e \rightarrow \{E_0^e, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^e, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^e\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^e\} \rightarrow E_2^e$.
- (iv) $E_0^e \rightarrow \{E_0^e, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^e, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^e\} \rightarrow E_2^e$.
- (v) $E_0^e \rightarrow \{E_0^e, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^e, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^i\} \rightarrow E_2^i \rightarrow E_2^e$.
- (vi) $E_0^e \rightarrow E_0^i \rightarrow \{E_0^i, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^e\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^e\} \rightarrow E_2^e$.
- (vii) $E_0^e \rightarrow \{E_0^e, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^e\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^e\} \rightarrow E_2^e$.
- (viii) $E_0^e \rightarrow E_0^i \rightarrow \{E_0^i, E_1^i\} \rightarrow \{E_0^i, E_1^i, E_2^i\} \rightarrow \{E_1^i, E_2^i\} \rightarrow E_2^i \rightarrow E_2^e$.
- (ix) $E_0^e \rightarrow E_0^i \rightarrow E_1^i \rightarrow E_2^i \rightarrow E_2^e$.

Debemos tener presente que aquí, con $I > 0$, el parámetro que variamos es precisamente I . Entonces al tomar I tal que $I \uparrow \infty$ (esto es, desde 0^+ a ∞) lo primero que tenemos es el equilibrio E_0 **estable** al principio, pero puede cambiar a **inestable**. Después, al incrementar I hasta cierto valor que depende de los demás parámetros, se presentan exactamente dos equilibrios que, según hemos visto, pueden ser (ambos) **estables** o bien **inestables**. Inmediatamente después, al aumentar I , sucede que el segundo de esos equilibrios se “divide” en dos equilibrios: uno de ellos es E_1 , que siempre es **inestable**, y el otro E_2 que puede empezar siendo **estable** (o **inestable**) y posteriormente cambiar a **inestable** (o **estable**). Es importante notar que tanto E_0 como E_2 son los dos únicos estados que pueden cambiar de estabilidad, y que lo pueden hacer cuando sólo haya un equilibrio (ya sea E_0 ó E_2) o cuando haya tres equilibrios. Por último, cuando $I \rightarrow \infty$, siempre se termina con E_2 **estable**. En los diagramas se esboza cada sucesión de acontecimientos posibles con la secuencia de las flechas.

Para mayor claridad, y para anticiparnos un poco en el análisis que estamos haciendo, las 9 situaciones anteriores, y las 2 de la sección 2.1, hacen necesaria la discusión “dinámica” de los casos que hemos analizado en este capítulo, lo

cual tiene que ver con el fenómeno de la **bifurcación**, que abordamos en el siguiente capítulo; y entonces dichos escenarios darán lugar a los diagramas de bifurcación correspondientes.

Capítulo 3

LA BIFURCACIÓN DE HOPF EN EL SISTEMA (FH-N)

Fenómenos como la variabilidad de la estabilidad de los equilibrios y las oscilaciones periódicas (ciclos) son cualidades distintivas e importantes en los sistemas autónomos. Y como bien sabemos, en muchos sistemas, al variar “ligeramente” ciertos valores de los parámetros ahí involucrados no esperamos, en general, que el nuevo retrato fase de las órbitas se parezca al viejo. Puede pasar que un punto de equilibrio de pronto “aparezca”, al variar los parámetros, y “genere” un segundo equilibrio; o bien, puede suceder que por esa misma razón un equilibrio estable pierda la estabilidad y “expulse” un ciclo límite atractor. A este tipo de sucesos los conocemos como *bifurcaciones*. Particularmente la segunda situación; esto es, el cambio de estabilidad acompañado del surgimiento de ciclos límite, es el tipo de acontecimientos que nos interesa saber si se presentan, y cuándo, o si no se manifiestan en el modelo (FH-N).

El fenómeno de la **bifurcación** esencialmente consiste en cualquier cambio “relevante” en la estructura de las órbitas de un sistema conforme uno de sus parámetros pasa por cierto valor crítico.

En seguida formalizamos un poco la terminología que utilizaremos pero, a pesar de que se enuncien varios hechos para un número arbitrario de variables o parámetros, debemos tener presente que nos restringiremos a los campos vectoriales bidimensionales a un parámetro.

Consideremos un sistema dinámico que depende de parámetros. Esto es,

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

donde $x \in \mathbb{R}^n$ y $\alpha \in \mathbb{R}^m$ representan variables de fase y parámetros, respectivamente. Tomemos una región (que en general depende de los parámetros, pero posiblemente fija) $U_\alpha \subset \mathbb{R}^n$ y considérese el retrato fase del sistema en esta

región. Conforme los parámetros varían, el retrato fase también varía. Hay dos posibilidades: que el sistema permanezca topológicamente equivalente en U_α al original, o que su topología cambie. En este sentido presentamos la siguiente

DEFINICIÓN 3.1 *Considérense dos sistemas dinámicos*

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

y

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

con $f, g \in C^\infty(\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m, \mathbb{R}^n)$. Sean U_α y V_β dos regiones del espacio fase (dependientes de los parámetros) con coordenadas x y y . Decimos que el sistema dinámico (A) es **TOPOLÓGICAMENTE EQUIVALENTE** en $U_\alpha \subset \mathbb{R}^n$ a un sistema dinámico (B) en $V_\beta \subset \mathbb{R}^n$ si hay

- (i) un homeomorfismo del espacio de parámetros $p: \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ tal que $p(0) = 0$.
- (ii) un homeomorfismo, dependiente de los parámetros, del espacio fase $h_\alpha: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ tal que $h_\alpha(U_\alpha) = V_{p(\alpha)}$ y $h_0(0) = 0$,

tal que, para todo α , h_α mapea órbitas del primer sistema en U_α sobre órbitas del segundo sistema, con $\beta = p(\alpha)$ en $V_{p(\alpha)}$, preservando la orientación.

En cuanto a la definición anterior debemos observar lo siguiente. El homeomorfismo p transforma el retrato paramétrico del sistema (A) en el retrato paramétrico del sistema (B); mientras que el homeomorfismo h_α mapea los retratos fase correspondientes.

Para dar una idea de cómo interpretar los posibles cambios en la estructura de las órbitas de una ecuación diferencial, o más generalmente de un sistema de ecuaciones diferenciales, que depende de parámetros variables, ilustramos con el siguiente ejemplo: Considérese la ecuación diferencial

$$\dot{x} = \lambda x - x^3, \quad (*)$$

donde λ es un parámetro real. El efecto de variar λ es equivalente a cambiar la pendiente de la cúbica $\lambda x - x^3$, en el origen, mientras se mantiene inalterado el eje x . Es fácil ver que la ecuación (*) tiene: (1) Para $\lambda < 0$, un único equilibrio **estable**. (2) Con $\lambda = 0$, hay tres equilibrios idénticos; esto es, un equilibrio **estable**. (3) Si $\lambda > 0$, se tienen dos estados **estables** más otro **inestable**. Es posible reflejar el comportamiento de estos equilibrios construyendo un diagrama como el siguiente. De la ecuación para hallar los estados estacionarios obtenemos

$$\lambda x - x^3 = x(\lambda - x^2) = 0.$$

Si consideramos las soluciones de esta última ecuación como funciones de λ , obtenemos

$$x(\lambda) = 0$$

y

$$x(\lambda) = \pm\sqrt{\lambda}.$$

Y considerando además la cualidad de estabilidad de los puntos de equilibrio correspondientes, según los valores de λ , obtenemos una gráfica como la de la figura 3.

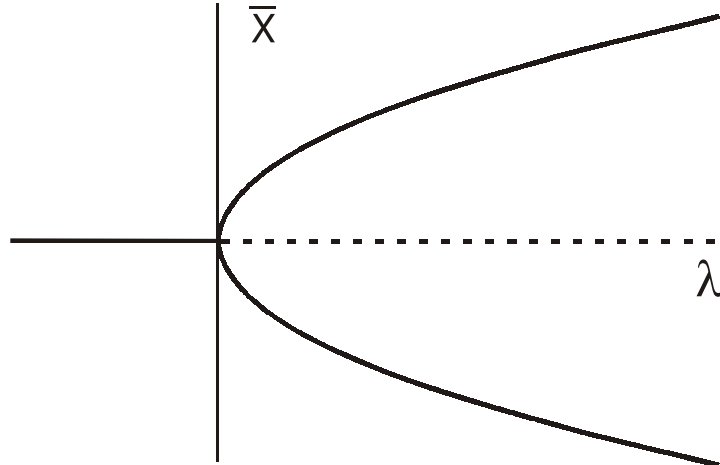


Figura 3. Bifurcación de tridente.

Esta representación es un **diagrama de bifurcación** de la ecuación (*). Para representar los tipos de estabilidad de los equilibrios identificamos los estables con líneas sólidas y los inestables con líneas punteadas.

DEFINICIÓN 3.2 *La aparición de un retrato fase topológicamente no equivalente (al original) bajo variación de parámetros es una **BIFURCACIÓN**.*

Así que una bifurcación es un cambio del tipo topológico del sistema conforme sus parámetros pasan por un **valor (crítico) de bifurcación**.

En el presente capítulo nos interesa saber del cambio de estabilidad de los equilibrios relacionados con el surgimiento de ciclos límite, u órbitas periódicas, a causa de la variación en uno de los parámetros involucrados.

La **bifurcación de Hopf** tiene que ver con que un punto de equilibrio se “expande” a un ciclo límite conforme cambia un cierto parámetro. En el sistema (FH-N) este fenómeno es de especial importancia pues se relaciona con la generación y transmisión de impulsos eléctricos en una neurona, y la presencia de ciclos límite influirá en la transmisión de la señal eléctrica (y química) entre una y las demás neuronas.

DEFINICIÓN 3.3 *El surgimiento o desaparición de una órbita periódica debido a un cambio en la estabilidad de un punto de equilibrio, al variar un parámetro de bifurcación, se conoce como la **BIFURCACIÓN DE HOPF**¹.*

¹También se la encuentra como **bifurcación de Poincaré-Andronov-Hopf**.

El siguiente teorema, bien conocido, da condiciones suficientes para que haya bifurcación de Hopf.

TEOREMA 3.1 (de Bifurcación de Hopf, en dos dimensiones) *Sea dado un sistema de dos ecuaciones que contienen un parámetro μ :*

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= f_1(x_1, x_2, \mu) \\ \dot{x}_2 &= f_2(x_1, x_2, \mu),\end{aligned}\tag{3.1}$$

donde f_1 y $f_2 \in C^\infty(\mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}, \mathbb{R}^2)$, tales que $f_1(0, 0, \mu) = f_2(0, 0, \mu) = 0$. Supóngase que para cada valor pequeño de $|\mu|$, la matriz Jacobiana $A(0, \mu)$ tiene un par de eigenvalores complejos conjugados $\alpha(\mu) \pm i\omega(\mu)$, con $\omega(\mu) > 0$, $\alpha(0) = 0$ y $\alpha'(0) > 0$. Entonces:

(1) Existe $\delta > 0$ y una función $\mu : (-\delta, \delta) \rightarrow \mathbb{R}$ tal que para $x_1^0 \in (-\delta, \delta)$ la solución $p(t, x_1^0) = \varphi(t, (x_1^0, 0), \mu(x_1^0))$ del sistema $\dot{x} = f(x, \mu(x_1^0))$, donde $x = (x_1, x_2)$, es periódica con período $T(x_1^0) > 0$. También $T(0) = 2\pi/\omega(0)$, y $\mu(0) = \mu'(0) = 0$.

Aquí $\varphi(t, (x_1^0, x_2^0), \mu)$ denota la solución de (3.1) que satisface las condiciones iniciales $\varphi(0, (x_1^0, x_2^0), \mu) = x^0 = (x_1^0, x_2^0)$.

(2) El origen $(x_1, x_2, \mu) = (0, 0, 0)$ del espacio $\mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}$ tiene una vecindad $U \subset \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}$ que no contiene ninguna órbita periódica de (3.1) excepto aquellas de la familia $p(t, x_1^0)$, con $x_1^0 \in (-\delta, \delta)$.

DEMOSTRACIÓN. (1) Empezaremos por expresar el sistema (3.1) en la forma normal

$$\dot{x} = A(0, \mu)x + g(x, \mu),\tag{3.2}$$

donde

$$A(0, \mu) = \begin{pmatrix} \alpha(\mu) & -\omega(\mu) \\ \omega(\mu) & \alpha(\mu) \end{pmatrix},\tag{3.3}$$

y $g \in C^\infty(\mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}, \mathbb{R}^2)$. En seguida transformamos el sistema (3.1), usando coordenadas polares, para obtener el sistema equivalente

$$\begin{aligned}\dot{r} &= f_r(r, \theta, \mu) \\ \dot{\theta} &= f_\theta(r, \theta, \mu),\end{aligned}\tag{3.4}$$

donde

$$f_r(r, \theta, \mu) = f_1(r\cos\theta, r\sin\theta, \mu)\cos\theta + f_2(r\cos\theta, r\sin\theta, \mu)\sin\theta$$

$$f_\theta(r, \theta, \mu) = \begin{cases} -f_1(r\cos\theta, r\sin\theta, \mu)\frac{\sin\theta}{r} + f_2(r\cos\theta, r\sin\theta, \mu)\frac{\cos\theta}{r}, & r \neq 0 \\ \omega(\mu), & r = 0. \end{cases}$$

Por otra parte, tomando en cuenta (3.3) y el hecho de que

$$\begin{aligned} \frac{1}{r} f_i(r \cos \theta, r \sin \theta, \mu) &= \cos \theta \int_0^1 f_{ix_1}(rt \cos \theta, rt \sin \theta, \mu) dt + \\ &+ \sin \theta \int_0^1 f_{ix_2}(rt \cos \theta, rt \sin \theta, \mu) dt, \end{aligned}$$

no es difícil probar que $f_\theta \in C^\infty$. Y claramente $f_r \in C^\infty$. Ahora, con el propósito de que el parámetro de bifurcación μ forme parte activa en el análisis, lo consideramos como una tercera variable de estado agregando la ecuación $\dot{\mu} = 0$ a los sistemas (3.1) y (3.4), para obtener los sistemas equivalentes

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= f_1(x_1, x_2, \mu) \\ \dot{x}_2 &= f_2(x_1, x_2, \mu) \\ \dot{\mu} &= 0, \end{aligned} \tag{3.5}$$

y

$$\begin{aligned} \dot{r} &= f_r(r, \theta, \mu) \\ \dot{\theta} &= f_\theta(r, \theta, \mu) \\ \dot{\mu} &= 0. \end{aligned} \tag{3.6}$$

Lo que haremos en seguida es construir una función de Poincaré para el flujo generado por (3.5), cuyo punto fijo dará lugar a la solución periódica. Ya que $f_1(0, 0, \mu) = f_2(0, 0, \mu) = 0$, no podemos hallar una sección transversal en el origen, según se requiere. Pero como $f_r(0, \theta, \mu) = 0$ y $f_\theta(0, \theta, \mu) = \omega(\mu) \neq 0$, es posible construir una función de Poincaré para el sistema (3.6), y esa se adaptará después para el sistema (3.5). La solución de (3.5) que toma los valores iniciales x_1, x_2, μ en $t = 0$ será denotada por $(\varphi(t, x_1, x_2, \mu), \mu)$; y la correspondiente solución de (3.6) que toma los valores iniciales r, θ, μ en $t = 0$ será $(\tilde{\varphi}(t, r, \theta, \mu), \mu)$. Empecemos por observar que el sistema (3.6) es periódico en θ , con período 2π , y se puede ver que

$$(\tilde{\varphi}(t, 0, \theta, \mu), \mu) = (0, \theta + \omega(\mu)t, \mu). \tag{3.7}$$

De aquí que

$$\left(\tilde{\varphi} \left(\frac{2\pi}{\omega(\mu)}, 0, 0, \mu \right), \mu \right) = (0, 2\pi, \mu), \tag{3.8}$$

$$\left(\tilde{\varphi} \left(\frac{2\pi}{\omega(0)}, 0, 0, 0 \right), 0 \right) = (0, 2\pi, 0). \tag{3.9}$$

Entonces, de (3.9), vemos que la solución de (3.6) con valores iniciales $r = 0, \theta = 0, \mu = 0$ alcanza el plano $\theta = 2\pi$, en el espacio \mathbb{R}^3 (de r, θ, μ) en el tiempo $t = \frac{2\pi}{\omega(0)}$. Por la dependencia continua de la solución de los valores iniciales

y porque el plano $\theta = 0$ es transversal al flujo en $(r, \theta, \mu) = (0, 0, 0)$ (ya que $f_\theta(0, 0, 0) = \omega(0) > 0$), existe una vecindad

$$\tilde{U}_0 = \left\{ (r, 0, \mu) \in \mathbb{R}^3 : (r^2 + \mu^2)^{\frac{1}{2}} < \delta_0 \right\}$$

de $(r, \theta, \mu) = (0, 0, 0)$ en este plano tal que toda solución con valores iniciales en \tilde{U}_0 alcanza el plano $\theta = 2\pi$ en tiempo finito $T(r, \mu)$ cercano a $T(0, 0) = \frac{2\pi}{\omega(0)}$; esto vale en alguna vecindad del punto $(r, \theta, \mu) = (0, 2\pi, 0)$ denotada por

$$\tilde{U}_{2\pi} = \left\{ (r, 2\pi, \mu) \in \mathbb{R}^3 : (r^2 + \mu^2)^{\frac{1}{2}} < \delta_{2\pi} \right\}.$$

Ahora definimos la función $\tilde{P} : \tilde{U}_0 \rightarrow \tilde{U}_{2\pi}$, para $(r, 0, \mu) \in \tilde{U}_0$

$$\tilde{P}(r, 0, \mu) = (\tilde{\varphi}(T(r, \mu), r, 0, \mu), \mu).$$

Denotando por \tilde{r} y $\tilde{\theta}$ la primera y segunda coordenada de $\tilde{\varphi}$, respectivamente, tenemos que $\tilde{r}(T(r, \mu), r, 0, \mu)$ es un valor tal que $(\tilde{r}(T(r, \mu), r, 0, \mu), 2\pi, \mu) \in \tilde{U}_{2\pi}$, y $\tilde{\theta}(T(r, \mu), r, 0, \mu) = 2\pi$. El tiempo $T(r, \mu)$ necesario para pasar de \tilde{U}_0 a $\tilde{U}_{2\pi}$ se obtiene de

$$\tilde{\theta}(t, r, 0, \mu) = 2\pi.$$

Y ya que, por (3.9), $\tilde{\theta}\left(\frac{2\pi}{\omega(0)}, 0, 0, 0\right) = 2\pi$, y $\frac{d}{dt}\tilde{\theta}\left(\frac{2\pi}{\omega(0)}, 0, 0, 0\right) = \omega(0) > 0$, podemos aplicar el teorema de la función implícita para concluir que la función $T : \tilde{U}_0 \rightarrow \mathbb{R}$ es tal que $T \in C^\infty$, por lo que también $\tilde{P} \in C^\infty$. Además (3.8) implica que $T(0, \mu) = \frac{2\pi}{\omega(\mu)}$.

Ahora podemos obtener una función de Poincaré P para el sistema (3.5), de la siguiente manera: Ya que $x_1 = r \cos \theta$ y $x_2 = r \sin \theta$, la vecindad \tilde{U}_0 se transforma en la vecindad

$$U_0 = \left\{ (x_1, 0, \mu) \in \mathbb{R}^3 : (x_1^2 + \mu^2)^{\frac{1}{2}} < \delta_0 \right\}.$$

Entonces, para $(x_1, 0, \mu) \in U_0$, definimos $P : U_0 \rightarrow \mathbb{R}^2$ (aquí \mathbb{R}^2 es el plano $x_1\mu$ definido por $x_2 = 0$) como

$$P(x_1, 0, \mu) = (\tilde{r}(T(x_1, \mu), x_1, 0, \mu) \cos 2\pi, \tilde{r}(T(x_1, \mu), x_1, 0, \mu) \sin 2\pi, \mu);$$

esto es,

$$P(x_1, 0, \mu) = (\varphi_1(T(x_1, \mu), x_1, 0, \mu), 0, \mu). \quad (3.10)$$

Las soluciones del sistema (3.5) se obtienen de las soluciones correspondientes del sistema (3.6) mediante las fórmulas

$$\begin{aligned} \varphi_1(t, x_1, x_2, \mu) &= \tilde{r}(t, r, \theta, \mu) \cos \tilde{\theta}(t, r, \theta, \mu) \\ \varphi_2(t, x_1, x_2, \mu) &= \tilde{r}(t, r, \theta, \mu) \sin \tilde{\theta}(t, r, \theta, \mu). \end{aligned}$$

Con el propósito de exhibir las soluciones periódicas definamos, con la ayuda de P , la función de desplazamiento V , para $(x_1, \mu) \in \mathbb{R}^2$ (de nuevo \mathbb{R}^2 es el plano $x_1\mu$ definido por $x_2 = 0$), como

$$V(x_1, \mu) = \varphi_1(T(x_1, \mu), x_1, 0, \mu) - x_1.$$

Mostraremos que para cada $|x_1|$ suficientemente pequeño corresponde un μ tal que $V(x_1, \mu) = 0$, de modo que la trayectoria a través de este x_1 es cerrada: Ya que $V(0, \mu) \equiv 0$,

$$V_\mu(0, \mu) \equiv V_\mu(0, 0) = 0, \quad (3.11)$$

y

$$V_{x_1}(x_1, \mu) = \dot{\varphi}_1(T(x_1, \mu), x_1, 0, \mu) T_{x_1}(x_1, \mu) + \varphi_{1x_1}(T(x_1, \mu), x_1, 0, \mu) - 1.$$

De aquí que si $x_1 = 0$, entonces $\varphi_1(t, 0, 0, \mu) \equiv 0$ ($\equiv \varphi_2(t, 0, 0, \mu)$). Por tanto

$$V_{x_1}(0, \mu) = \varphi_{1x_1}(T(0, \mu), 0, 0, \mu) - 1. \quad (3.12)$$

Además, considerando la forma (3.3) de $A(0, \mu)$, la matriz fundamental $\varphi_x(t, 0, 0, \mu)$ del sistema linealizado $\dot{x} = A(0, \mu)x$ es

$$\varphi_x(t, 0, 0, \mu) = \begin{pmatrix} \exp(\alpha(\mu)t) \cos \omega(\mu)t & -\exp(\alpha(\mu)t) \operatorname{sen} \omega(\mu)t \\ \exp(\alpha(\mu)t) \operatorname{sen} \omega(\mu)t & \exp(\alpha(\mu)t) \cos \omega(\mu)t \end{pmatrix}.$$

Y, ya que $T(0, \mu) = \frac{2\pi}{\omega(\mu)}$, obtenemos

$$\varphi_{1x_1}(T(0, \mu), 0, 0, \mu) = \exp\left(\frac{2\pi\alpha(\mu)}{\omega(\mu)}\right), \quad (3.13)$$

y, al sustituir (3.13) en (3.12), se obtiene

$$V_{x_1}(0, \mu) = \exp\left(\frac{2\pi\alpha(\mu)}{\omega(\mu)}\right) - 1. \quad (3.14)$$

Entonces tenemos $V(0, 0) = 0$, pero como $\alpha(0) = 0$ tenemos, según (3.11) y (3.14), $V_{x_1}(0, 0) = 0$. Así que no podemos aplicarle a V el teorema de la función implícita. Sin embargo, definimos la función \tilde{V} , para $(x_1, \mu) \in U_0$, como

$$\tilde{V}(x_1, \mu) = \begin{cases} \frac{V(x_1, \mu)}{x_1}, & x_1 \neq 0 \\ V_{x_1}(0, \mu), & x_1 = 0, \end{cases}$$

y se puede verificar que $\tilde{V}(0, 0) = 0$, y $\tilde{V}_\mu(0, 0) \neq 0$. Por tanto, podemos aplicar a \tilde{V} el teorema de la función implícita; esto es, existe $\delta > 0$, y una función $\mu : (-\delta, \delta) \rightarrow \mathbb{R}$ tal que $\mu(0) = 0$, y $\tilde{V}(x_1, \mu(x_1)) \equiv 0$; esto es, $V(x_1, \mu(x_1)) \equiv 0$. Esto significa que la solución del sistema $\dot{x} = f(x, \mu(x_1))$, con valores iniciales

$(x_1, 0)$ es periódica con período $T(x_1, \mu(x_1))$, y $T(0, 0) = \frac{2\pi}{\omega(0)}$. Esta solución periódica se denotará por

$$p(t, x_1) = \varphi(t, (x_1, 0), \mu(x_1)).$$

Y, ya que la órbita de la solución

$$p(t, \tilde{x}_1(x_1)) = \varphi(t, (\tilde{x}_1(x_1), 0), \mu(\tilde{x}_1(x_1)))$$

es la misma que la de $p(t, x_1)$, se puede ver que $\mu'(0) = 0$. En particular, ya que $\mu(0) = \mu'(0) = 0$, se tiene

$$\mu(x_1) = \frac{1}{2}\mu''(0)x_1^2 + o(x_1^2). \quad (3.15)$$

(2) Ahora probamos la unicidad de la familia de las órbitas periódicas. Las propiedades del flujo generado por (3.5) implican que el origen $(x_1, x_2, \mu) = (0, 0, 0)$ de \mathbb{R}^3 tiene una vecindad tal que la trayectoria γ de cada solución con valores iniciales en esta vecindad cruza el plano $x_1\mu$ en algún punto (\tilde{x}_1, μ) . Si tomamos esta vecindad suficientemente pequeña, entonces $(\tilde{x}_1, \mu) \in U_0$. Por otra parte, como $f_2(0, 0, \mu) = 0$ y $f_{2x_1}(0, 0, \mu) = \omega(\mu) > 0$, el origen $(x_1, \mu) = (0, 0)$ tiene una vecindad tal que para (x_1, μ) en esta vecindad

$$f_2(x_1, 0, \mu) \begin{cases} < \\ > \end{cases} 0, \text{ según si } x_1 \begin{cases} < \\ > \end{cases} 0, \quad (3.16)$$

respectivamente. Ahora, tomamos la vecindad de $(0, 0, 0)$ suficientemente pequeña de modo que los puntos (\tilde{x}_1, μ) de cada trayectoria γ pertenezcan también a la vecindad de $(0, 0)$ en la que se verifica (3.16). Supóngase ahora que γ es periódica. En tal caso $P(\tilde{x}_1, 0, \mu) = (\tilde{x}_1, 0, \mu)$; esto es, de (3.10), podemos concluir que

$$V(\tilde{x}_1, \mu) = \varphi_1(T(\tilde{x}_1, \mu), \tilde{x}_1, 0, \mu) - \tilde{x}_1 = 0.$$

Esto demuestra que, en una vecindad suficientemente pequeña de $(0, 0, 0)$, no puede haber órbitas periódicas excepto aquellas de la familia $p(t, x_1)$. ■

DEFINICIÓN 3.4 *La transición de un punto de equilibrio asintóticamente estable a un punto de equilibrio inestable acompañada por un ciclo límite atractor es llamada una **bifurcación de Hopf supercrítica**. Mientras que en una **bifurcación de Hopf subcrítica** un foco inestable se estabiliza y da origen a un ciclo límite repulsor conforme cambia el parámetro.*

Para el cálculo de la estabilidad del ciclo límite que predice el teorema de bifurcación de Hopf se conoce el siguiente resultado que da un criterio explícito, para el caso bidimensional.

TEOREMA 3.2 *Considérese el sistema de ecuaciones*

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= f_1(x_1, x_2; \mu) \\ \dot{x}_2 &= f_2(x_1, x_2; \mu), \end{aligned}$$

donde f_1 y $f_2 \in C^\infty(\mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}, \mathbb{R}^2)$ como funciones de x_1, x_2 y μ . Supóngase que, para $\mu = \mu^*$, la matriz Jacobiana es de la forma

$$A(\mu^*) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -b & 0 \end{pmatrix},$$

con eigenvalores

$$\alpha_1 = bi, \quad \alpha_2 = -bi.$$

Consideremos la siguiente expresión

$$V''' = \frac{3\pi}{4b} (f_{1x_1x_1x_1} + f_{1x_1x_2x_2} + f_{2x_1x_1x_2} + f_{2x_2x_2x_2}) + \frac{3\pi}{4b^2} [f_{1x_1x_2} (f_{1x_1x_1} + f_{1x_2x_2}) + f_{2x_1x_2} (f_{2x_1x_1} + f_{2x_2x_2}) + f_{1x_1x_1}f_{2x_1x_1} - f_{1x_2x_2}f_{2x_2x_2}].$$

Entonces si en $\mu = \mu^*$

- (1) $V''' < 0$, el ciclo límite ocurre para $\mu > \mu^*$.
- (2) $V''' > 0$, el ciclo límite ocurre para $\mu < \mu^*$.
- (3) $V''' = 0$, no se concluye nada.

La demostración de este resultado puede consultarse en [8] [23].

Ahora podemos aplicar estos resultados generales a (FH-N); con las notaciones del capítulo 2 tenemos

PROPOSICIÓN 3.1 *La bifurcación de Hopf ocurre en (FH-N) cuando $\varepsilon g'(u) - a = 0$ y $\varepsilon a g'(u) - 1 < 0$.*

DEMOSTRACIÓN. Ya hemos visto, en la ecuación (2.14), que los eigenvalores α_1, α_2 de cualquier equilibrio $(u, \frac{u}{a})$ son de la forma

$$\alpha_{1,2} = \frac{1}{2} (\varepsilon g'(u) - a) \pm \frac{1}{2} \sqrt{(\varepsilon g'(u) - a)^2 + 4(\varepsilon a g'(u) - 1)}.$$

Luego, cuando $\varepsilon g'(u) - a = 0$ y $\varepsilon a g'(u) - 1 < 0$ se tienen eigenvalores imaginarios puros. Así que, en torno a los equilibrios $(u, \frac{u}{a})$, conforme se varía el parámetro de bifurcación correspondiente (a ó I), se presenta la bifurcación de Hopf en cierto valor crítico de bifurcación (a^* ó I^*), el cual se puede obtener de la ecuación $\varepsilon g'(u) - a = 0$.

Los puntos en torno a los cuales se presenta la bifurcación de Hopf, sufren la transición de foco estable a foco inestable. ■

3.1 LA CÉLULA EN REPOSO –EL CASO $I = 0$. BIFURCACIÓN.

Vimos, en la sección 2.1 cuando se dan las condiciones para que haya un equilibrio, exactamente dos, o tres, y analizamos también la estabilidad de cada uno

de ellos de acuerdo a cada situación. Ahora estudiamos el fenómeno desde la perspectiva de variar el parámetro de bifurcación, que en este caso será a , y nos enfocamos en los equilibrios que cambian de estabilidad, particularmente de focos estables a focos inestables, al variar el parámetro a .

En este caso, cuando $I = 0$, tenemos el sistema de ecuaciones

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= \varepsilon g(u) - w = f_1(u, w; a) \\ \frac{dw}{dt} &= u - aw = f_2(u, w; a).\end{aligned}\tag{2.15}$$

Sabemos, según el análisis hecho en el capítulo 2, que los estados estacionarios son, dependiendo de los valores de los parámetros ε y λ , como a continuación se describe:

1 Si pasa que $a < \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, entonces habrá un único equilibrio; a saber

$$E_{00} = (0, 0);$$

este estado siempre es **estable**, y no esperamos cambio en su estabilidad.

2 Cuando sucede que $a = \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, hay exactamente dos equilibrios:

$$E_{00},$$

y

$$E_{01} = \left(\frac{1+\lambda}{2}, \frac{1+\lambda}{2a} \right).\tag{2.24}$$

Y en lo que respecta a E_{01} , sabiendo que $\varepsilon a g' \left(\frac{1+\lambda}{2} \right) = 1$, tenemos que: Si $\varepsilon g' \left(\frac{1+\lambda}{2} \right) > a$, se tiene E_{01} **inestable**. Sin embargo, aunque no esperamos que aquí se presente la bifurcación de Hopf, merece ser comentado que en torno a E_{01} se puede presentar una **bifurcación de nodo-silla** (ver Figura 3.6).

Esencialmente nos interesa ver qué pasa desde que “surge” el equilibrio E_{01} ; esto es, cuando hay exactamente dos equilibrios: E_{00} (**estable**) y E_{01} (**inestable**); al considerar $a > \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, E_{01} dará lugar a un tercer equilibrio E_{02} que comenzará siendo **inestable** (o bien, **estable**) y “evolucionará” para “volverse” **estable** (o bien, **inestable**). Por tanto, nuestra atención se concentrará en el equilibrio E_{02} pues este cambio de estabilidad puede acompañarse del surgimiento de una órbita periódica, de acuerdo con el teorema de bifurcación de Hopf.

3 Si $a > \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, entonces hay tres equilibrios:

$$E_{00},$$

$$E_{01} = \left(\frac{1 + \lambda - \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2}, \frac{1 + \lambda - \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2a} \right) \quad (2.26)$$

y

$$E_{02} = \left(\frac{1 + \lambda + \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2}, \frac{1 + \lambda + \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2a} \right). \quad (2.27)$$

Para estos puntos ya hemos dicho que E_{00} es **estable**; y en este caso, puesto que $\varepsilon ag'(u_{01}) > 1$, se tiene que E_{01} es un **punto silla**; mientras, sabiendo que $\varepsilon ag'(u_{02}) < 1$, para E_{02} tenemos: (i) Si $\varepsilon g'(u_{02}) < a$, entonces E_{02} es **estable**. (ii) Si $\varepsilon g'(u_{02}) > a$, E_{02} es un **repulsor**. En este equilibrio el Jacobiano es

$$A(u_{02}, a) = \begin{pmatrix} \varepsilon g'(u_{02}) & -1 \\ 1 & -a \end{pmatrix};$$

y los eigenvalores de este sistema están dados por

$$\alpha = \frac{(\varepsilon g'(u_{02}) - a) \pm \sqrt{(\varepsilon g'(u_{02}) - a)^2 - 4(1 - \varepsilon ag'(u_{02}))}}{2}.$$

De aquí que, en el rango $|\varepsilon g'(u_{02}) - a| < 2\sqrt{1 - \varepsilon ag'(u_{02})}$, los eigenvalores son complejos conjugados: $\alpha = c \pm bi$, donde

$$c = \operatorname{Re} \alpha = \frac{\varepsilon g'(u_{02}) - a}{2}$$

$$b = \operatorname{Im} \alpha = \frac{\sqrt{4(1 - \varepsilon ag'(u_{02})) - (\varepsilon g'(u_{02}) - a)^2}}{2}.$$

Y las condiciones de cruce del eje imaginario por los eigenvalores son precisamente:

- (i) $\varepsilon g'(u_{02}) - a = 0$
- (ii) $0 < 1 - \varepsilon ag'(u_{02})$.

Nótese que al variar a por arriba de $\frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, las condiciones (i) y (ii) anteriores garantizan que los eigenvalores cruzan el eje imaginario. Así, para obtener el valor crítico de bifurcación, que denotaremos por a^* , debemos hallar una solución positiva de la ecuación

$$-3\varepsilon \left(\frac{1 + \lambda + \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2} \right)^2 +$$

$$+ 2\varepsilon(1 + \lambda) \left(\frac{1 + \lambda + \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2} \right) - \varepsilon\lambda - a = 0. \quad (*)$$

En particular, en a^* , tenemos

$$\alpha = \pm i\sqrt{1 - \varepsilon a g'(u_{02})}.$$

Además,

$$\begin{aligned} 0 &\neq \frac{dc}{da} = \\ &= \frac{d \operatorname{Re} \alpha}{da} \\ &= \frac{d}{da} \left(\frac{\varepsilon g'(u_{02}) - a}{2} \right); \end{aligned}$$

esto es

$$\begin{aligned} \frac{d(\operatorname{Re} \alpha)}{da} &= \frac{1}{2} \frac{d}{da} (-3\varepsilon u_{02}^2 + 2\varepsilon(1 + \lambda)u_{02} - \varepsilon\lambda - a) \\ &= \frac{1}{2} \frac{d}{da} \left(-3\varepsilon \left(\frac{1 + \lambda + \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2} \right)^2 + \right. \\ &\quad \left. + 2\varepsilon(1 + \lambda) \left(\frac{1 + \lambda + \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2} \right) - \varepsilon\lambda - a \right) \\ &= -\frac{1}{2} \frac{1 + \lambda}{a^2 \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}} - \frac{3}{2a^2} - \frac{1}{2} \\ &< 0. \end{aligned}$$

Entonces podemos aplicar el teorema de bifurcación de Hopf al sistema (2.15). Usamos ahora el teorema 3.2 para determinar la estabilidad de dichos ciclos. Para las ecuaciones (2.15) tenemos:

$$\begin{aligned} f_{1x_1x_1x_1} &= \varepsilon g'''(u) = -6\varepsilon; & f_{1x_1x_2} &= 0; \\ f_{1x_1x_2x_2} &= 0; & f_{2x_1x_2} &= 0; \\ f_{2x_1x_1x_2} &= 0; & f_{2x_1x_1} &= 0; \\ f_{2x_2x_2x_2} &= 0; & f_{1x_2x_2} &= 0. \end{aligned}$$

De aquí que

$$\begin{aligned} V''' &= \frac{3\pi}{4b} (-6\varepsilon + 0 + 0 + 0) + \frac{3\pi}{4b^2} (0 + 0 + 0 - 0) \\ &= -\frac{9\pi\varepsilon}{2b}, \end{aligned}$$

y podemos concluir, de acuerdo con el teorema de la estabilidad del ciclo límite, que: (1) Si $b > 0$, entonces el ciclo límite ocurre para $a > a^*$. (2) Cuando $b < 0$, tenemos que el ciclo ocurre para $a < a^*$.

EJEMPLO 3.1 *Ilustraremos ahora con un ejemplo explícito lo anterior. Para poder resolver la ecuación (*) fijamos valores para ε y λ ; en este caso, por conveniencia gráfica, elegimos $\varepsilon = 14$ y $\lambda = 0.1$. Recordemos que $I = 0$ y el parámetro libre es a . Primeramente, con $a = 0.3$, tenemos únicamente el equilibrio $E_{00} = (0, 0)$ un **foco estable***

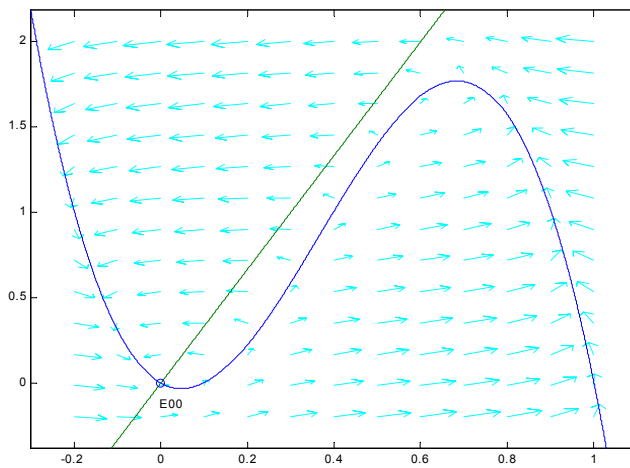


Figura 3.1.2.(a). E_{00} Foco Estable.

Posteriormente, con $a = 4/11.34 \simeq 0.353$, hay exactamente dos equilibrios: E_{00} ,

y $E_{01} = (0.5499, 1.5591)$ *punto silla*

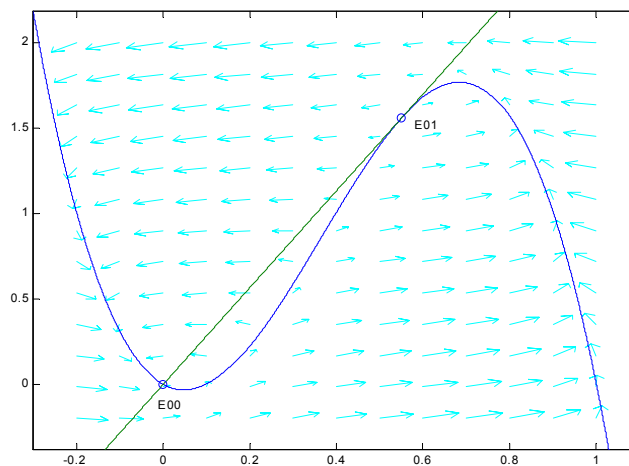


Figura 3.1.2.(b). E_{01} Punto Silla.

Y para valores de a mayores que éste ya hay tres equilibrios: E_{00} , E_{01} y E_{02} . La figura siguiente ilustra esto con el valor $a = 0.37$, que da los puntos $E_{01} = (0.4528, 1.2238)$ (*punto silla*), y $E_{02} = (0.64721, 1.7492)$ (*foco inestable*)

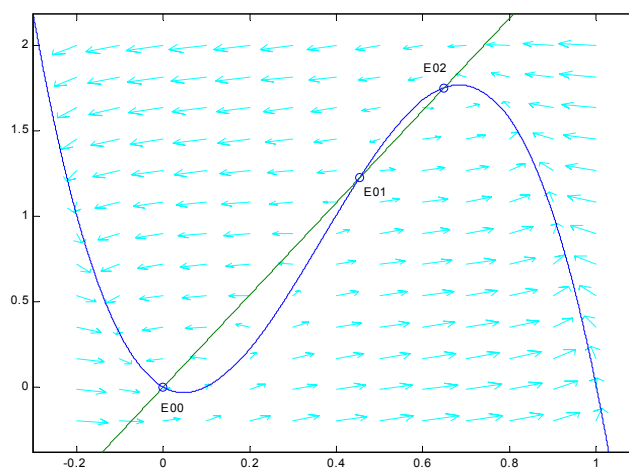


Figura 3.1.2.(c). E_{02} Foco Inestable.

Gracias a que sabemos el momento exacto en el que hay dos equilibrios ($a = \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$), podemos decir que, para valores de a mayores que $\frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, que en este caso particular es $a \simeq 0.3527$, es cuando surge E_{02} . Analicemos con más detalle lo que sucede con el punto E_{02} . Ya que $\varepsilon g'(u_{02}) > a$, para $a > \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, E_{02} empieza siendo un **repulsor**. Al resolver la ecuación (cuadrática) $\varepsilon g'(u_{02}) - a = 0$, como función de a , donde $g'(u)$ y u_{02} están descritos en (2.12) y (2.27), respectivamente, obtenemos el **valor crítico de bifurcación** $a^* \simeq 0.37978$, que sabemos es el valor de a para el cual se espera la **bifurcación de Hopf**; además, con esta información complementamos que E_{02} pasará de **inestable** a **estable** al pasar a por el valor crítico a^* . Ya sabemos que se verifican las condiciones de los teoremas 3.1 y 3.2; sin embargo, hace falta calcular el valor de la constante b que aparece en el teorema 3.2. Se puede verificar, de los eigenvalores del Jacobiano $A(u^*, w^*, a^*)$, que $b > 0$. De aquí que el **ciclo límite** ocurre para $a > a^*$. Más aún, puesto que $\frac{dc}{da} < 0$, se puede saber² que éste ciclo límite es **repulsor**. Así que existe una órbita periódica inestable para valores de a mayores que el valor crítico a^* . Por lo tanto, como el equilibrio E_{02} presenta el cambio de foco inestable a foco estable dando lugar a la aparición de órbitas periódicas repulsoras, en este caso se presenta una **bifurcación de Hopf subcrítica**. Las soluciones que empiezan dentro de la órbita periódica inestable se aproximan a E_{02} ; mientras que aquellas que comienzan fuera de la órbita se aproximan al equilibrio E_{00} (ver ejemplo 3.1 en el apéndice 2). Por último, consideramos un valor de a mayor que el valor crítico 0.379785, por ejemplo $a = 0.38$

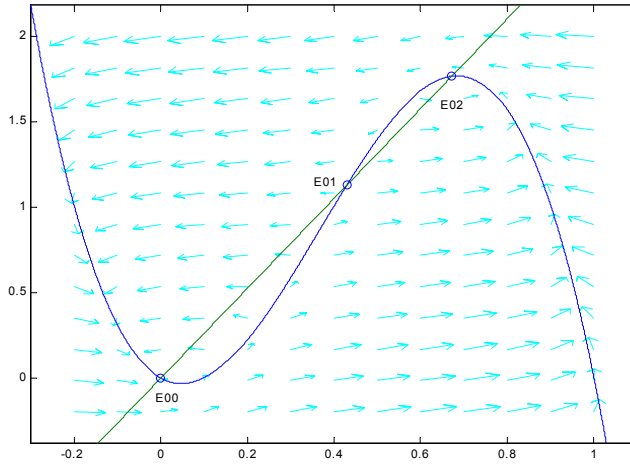


Figura 3.1.2. (d). E_{00} y E_{02} Estables

²Precisar más...

en este caso ambos equilibrios, E_{00} y $E_{02} = (0.6705, 1.7646)$, son **focos estables**.▲

Por otra parte, para explicar y complementar de una mejor manera lo que pasa con los dos escenarios que discutimos al final de la sección 2.1, hablaremos de los **diagramas de bifurcación** que se obtienen en tales situaciones. Recordemos que los puntos de equilibrio (u_e, w_e) en este caso ($I = 0$), se obtienen de la expresión

$$u \left[u^2 - (1 + \lambda)u + \left(\lambda + \frac{1}{a\varepsilon} \right) \right] = 0. \quad (2.19)$$

Ya hemos dicho que el equilibrio E_{00} siempre existe, y que es **estable**. De aquí que los demás equilibrios los obtenemos de

$$u^2 - (1 + \lambda)u + \left(\lambda + \frac{1}{a\varepsilon} \right) = 0.$$

Esto es, considerando a u como una función del parámetro a , los equilibrios los determinamos de acuerdo con la expresión

$$u(a) = \frac{(1 + \lambda) \pm \sqrt{(1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}}}{2} \quad (2.20)$$

Y ya sabemos, de acuerdo con el valor del discriminante $\Delta = (1 - \lambda)^2 - \frac{4}{a\varepsilon}$, cuándo hay uno, dos o tres equilibrios. Además conocemos la condición de estabilidad de dichos puntos. Entonces, con esto podemos mostrar los diagramas de bifurcación correspondientes.

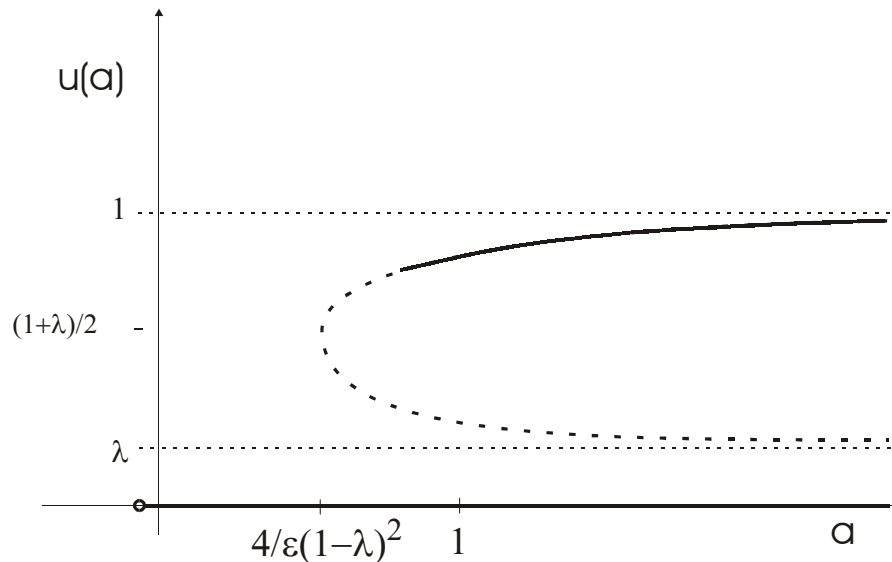
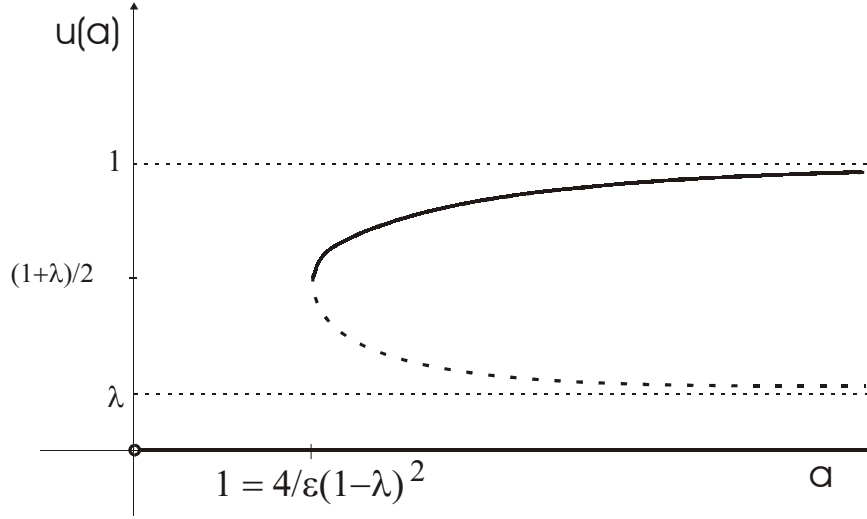


Figura 3.5. E_{01} Inestable.

Figura 3.6. E_{01} Nodo-Silla

El diagrama de flechas correspondiente a la Figura 3.5 es

$$E_{00}^e \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i\} \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i, E_{02}^i\} \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i, E_{02}^e\};$$

mientras que el diagrama

$$E_{00}^e \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i\} \rightarrow \{E_{00}^e, E_{01}^i, E_{02}^e\},$$

corresponde a la Figura 3.6. Y en estos diagramas podemos observar que sólo en el primer caso (Figura 3.5) esperamos se presente la **bifurcación de Hopf** pues, como se muestra en la Figura 3.6, el segundo caso más bien representa una **bifurcación nodo-silla**.

3.2 LA CÉLULA ACTIVA –EL CASO $I > 0$. BIFURCACIÓN.

De particular interés es el caso cuando $I > 0$. En el trabajo que les mereció el galardón con el premio Nobel, Hodgkin y Huxley observaron que al aplicar una corriente constante al axón, aparecían pulsos repetitivos del potencial de acción. De aquí que sea interesante analizar si está presente un fenómeno similar en el sistema (FH-N). En términos matemáticos, nos preguntamos si el sistema (FH-N) tiene órbitas periódicas o ciclos límite.

Cuando $I > 0$ el sistema de ecuaciones es

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \varepsilon g(u) - w + I = f_1(u, w; I) \\ \frac{dw}{dt} &= u - aw = f_2(u, w; I), \end{aligned} \quad (\text{FH-N})$$

y recordamos que ahora I es el parámetro de bifurcación.

Aquí la ceroclina $Z_2(u) = \frac{u}{a}$ es la misma que la del caso $I = 0$; mientras que la ceroclina Z_1 es la misma que la de ese caso, pero que se desplaza por encima del eje w : $Z_1(u) = \varepsilon g(u) + I$.

Los estados estacionarios son los puntos de la forma $(u, \frac{u}{a})$, donde u es solución de la ecuación

$$\varepsilon g(u) - \frac{u}{a} + I = 0,$$

que es equivalente a resolver la ecuación

$$u^3 - (1 + \lambda)u^2 + \left(\lambda + \frac{1}{\varepsilon a}\right)u - \frac{I}{\varepsilon} = 0. \quad (2.8)$$

Y hemos calculado explícitamente el discriminante Δ_3 de esta ecuación cúbica (2.8):

$$\begin{aligned} \Delta_3 = & -\frac{27}{\varepsilon^2}I^2 - \frac{2}{\varepsilon^2 a}(1 + \lambda)(2\varepsilon\lambda^2 a - 5\varepsilon\lambda a + 2\varepsilon a - 9)I + \\ & + \frac{1}{\varepsilon^3 a^3}(1 + \varepsilon\lambda a)^2(\varepsilon\lambda^2 a - 2\varepsilon\lambda a + \varepsilon a - 4), \end{aligned} \quad (2.28)$$

con el fin de distinguir, en función de los valores de los parámetros, los diferentes casos que se presentan y el número de equilibrios que hay en cada situación particular. En seguida analizamos los resultados:

Caso 1 Para cuando $\Delta_3 < 0$, se presenta una sola raíz real, y dos raíces complejas conjugadas. Esto nos lleva a la existencia de **un único punto de equilibrio**.

Caso 2 Si $\Delta_3 = 0$, entonces la ecuación (2.8) tiene dos raíces reales iguales. Esto se traduce en que se presentan exactamente **dos puntos de equilibrio**.

Caso 3 Cuando $\Delta_3 > 0$, sabemos que la ecuación cúbica (2.8) tiene tres raíces reales distintas. En consecuencia habrá **tres puntos de equilibrio**.

En cuanto a la existencia y cálculo explícito de los equilibrios, hemos visto que para dar lugar a uno, dos o tres equilibrios debemos calcular el valor

$$s = (1 - \lambda)^2 + \lambda - \frac{3}{\varepsilon a}, \quad (2.32)$$

aunque, cabe mencionar, los tres casos no son excluyentes ni exclusivos; esto es, por ejemplo, aun cuando $s > 0$, habrá lugar tanto para uno, dos o tres equilibrios en función del valor asignado al parámetro I , para ε , λ y a fijos.

3.2.1 UN ÚNICO EQUILIBRIO EN (FH-N) ($\Delta_3 < 0$).

Es importante notar que aquí, a diferencia de cuando $I = 0$, sí es posible que haya un único estado de reposo, para todo $I > 0$. Sin embargo, como veremos, este estado puede evolucionar, conforme variamos el parámetro I , cambiando de estabilidad y dando lugar a que aparezcan órbitas periódicas. Esto es, cabe esperar que se presente la bifurcación de Hopf en torno a este único equilibrio.

$s < 0$ Sabemos que hay una única solución u_0 a la ecuación (2.8). De aquí que existe un único equilibrio para cada valor de I dado. Más aún, tratándose de una ecuación cúbica (ec. (2.8)), es posible dar la fórmula explícita de la solución u_0 , aunque es una expresión algo complicada: Si definimos las constantes

$$\begin{aligned} p &= -\frac{(1+\lambda)^2}{3} + \lambda + \frac{1}{\varepsilon a}, \\ q &= -\frac{2}{27}(1+\lambda)^3 + \frac{1}{3}(1+\lambda)\left(\lambda + \frac{1}{\varepsilon a}\right) - \frac{I}{\varepsilon}, \end{aligned}$$

y, en función de estas últimas, definimos

$$\begin{aligned} A &= -\frac{q}{2} + \sqrt{\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}}, \\ B &= -\frac{q}{2} - \sqrt{\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}}, \end{aligned}$$

entonces la solución u_0 se obtiene de calcular

$$u_0 = \sqrt[3]{A} + \sqrt[3]{B} + \frac{1+\lambda}{3},$$

donde $\sqrt[3]{A}$ puede ser cualquiera de las tres raíces cúbicas de A pero $\sqrt[3]{B}$ debe ser tal que $\sqrt[3]{A}\sqrt[3]{B} = \frac{-p}{3}$. De esta manera el único equilibrio $E_0 = (u_0, \frac{u_0}{a})$ queda determinado explícitamente en términos de los parámetros $I, \varepsilon, \lambda, a$. Por otra parte, en cuanto a la estabilidad de dicho equilibrio, hemos dicho que: (1) Si $\varepsilon g'(u_0) < a$, entonces E_0 es **estable**. (2) Si $\varepsilon g'(u_0) > a$, E_0 es un **repulsor**. Así que en torno a este equilibrio esperamos se presente la **bifurcación de Hopf**. En este punto el Jacobiano es

$$A = \begin{pmatrix} \varepsilon g'(u_0) & -1 \\ 1 & -a \end{pmatrix}.$$

Y los eigenvalores del sistema están dados por la expresión

$$\alpha = \frac{(\varepsilon g'(u_0) - a) \pm \sqrt{(\varepsilon g'(u_0) - a)^2 - 4(1 - \varepsilon a g'(u_0))}}{2}.$$

Entonces en el rango $|\varepsilon g'(u_0) - a| < 2\sqrt{1 - \varepsilon a g'(u_0)}$, los eigenvalores son complejos conjugados de la forma $\alpha = c \pm bi$, donde

$$c = \operatorname{Re} \alpha = \frac{\varepsilon g'(u_0) - a}{2},$$

y

$$b = \operatorname{Im} \alpha = \frac{\sqrt{4(1 - \varepsilon a g'(u_0)) - (\varepsilon g'(u_0) - a)^2}}{2}.$$

Y las condiciones de cruce del eje imaginario por los eigenvalores son

$$\begin{aligned} (i) \quad & \varepsilon g'(u_0) - a = 0 \\ (ii) \quad & 0 < 1 - \varepsilon a g'(u_0). \end{aligned}$$

En este caso, al tomar I como cualquier valor positivo, las condiciones (i) y (ii) anteriores aseguran que los eigenvalores cruzan el eje imaginario. Más aún al considerar la ecuación (i), como función del parámetro I , esperamos hallar una solución I^* (positiva) a la ecuación

$$-3\varepsilon u_0^2 + 2\varepsilon(1 + \lambda)u_0 - \varepsilon\lambda - a = 0,$$

que llamaremos el **valor (crítico) de bifurcación**. Y en este valor crítico I^* tenemos

$$\alpha = \pm i\sqrt{1 - \varepsilon a g'(u_0)}.$$

Además de esto, debemos verificar que

$$0 \neq \frac{dc}{dI} = \frac{d(\operatorname{Re} \alpha)}{dI} = \frac{d}{dI} \left(\frac{\varepsilon g'(u_0) - a}{2} \right),$$

en $I = I^*$, donde

$$\begin{aligned} \frac{d(\operatorname{Re} \alpha)}{dI} &= \frac{1}{2} \frac{d}{dI} (-3\varepsilon u_0^2 + 2\varepsilon(1 + \lambda)u_0 - \varepsilon\lambda - a) \\ &= [-3\varepsilon u_0 + \varepsilon(1 + \lambda)] \frac{du_0}{dI} \\ &= [-3\varepsilon u_0 + \varepsilon(1 + \lambda)] \left(\frac{1}{3A^{\frac{2}{3}}} \frac{dA}{dI} + \frac{1}{3B^{\frac{2}{3}}} \frac{dB}{dI} \right) \\ &= [-3\varepsilon u_0 + \varepsilon(1 + \lambda)] \left[\frac{1}{3A^{\frac{2}{3}}} \left(\frac{1}{2\varepsilon} - \frac{q}{4\varepsilon} \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27} \right)^{-\frac{1}{2}} \right) + \right. \\ &\quad \left. + \frac{1}{3B^{\frac{2}{3}}} \left(\frac{1}{2\varepsilon} + \frac{q}{4\varepsilon} \left(\frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27} \right)^{-\frac{1}{2}} \right) \right]. \end{aligned}$$

Cumpléndose estas condiciones podemos recurrir al teorema de bifurcación de Hopf para analizar la existencia de órbitas periódicas para el

sistema (FH-N). Para la estabilidad o inestabilidad de dichas órbitas será necesario calcular, de acuerdo al teorema 3.2, la expresión V''' en el estado estacionario u_0 , cuando $I = I^*$. Así que, para las ecuaciones (FH-N) tenemos:

$$\begin{aligned} f_{1x_1x_1x_1} &= \varepsilon g'''(u) = -6\varepsilon; & f_{1x_1x_2} &= 0; \\ f_{1x_1x_2x_2} &= 0; & f_{2x_1x_2} &= 0; \\ f_{2x_1x_1x_2} &= 0; & f_{2x_1x_1} &= 0; \\ f_{2x_2x_2x_2} &= 0; & f_{1x_2x_2} &= 0, \end{aligned}$$

de modo que

$$\begin{aligned} V''' &= \frac{3\pi}{4b}(-6\varepsilon + 0 + 0 + 0) + \frac{3\pi}{4b^2}(0 + 0 + 0 - 0) \\ &= -\frac{9\pi\varepsilon}{2b}. \end{aligned}$$

De acuerdo con el teorema 3.2: (1) Si $b > 0$, entonces el ciclo límite ocurre para $I > I^*$. (2) Cuando $b < 0$, tenemos que el ciclo ocurre para $I < I^*$.

Como se puede apreciar, las expresiones analíticas son muy complicadas. Veremos, sin embargo, con un ejemplo numérico (Ejemplo 3.2) que sí se dan.

$s = 0$ Como antes, de acuerdo al análisis hecho en el capítulo 2, sabemos que hay una única solución a la ecuación (2.8); pero en este caso se puede tratar de dos estados estacionarios diferentes: puede ser $E_0 = (u_0, \frac{u_0}{a})$, como en el caso $s < 0$ anterior, o bien, $E_1 = (u_1, \frac{u_1}{a}) = (\frac{1+\lambda}{3}, \frac{1+\lambda}{3a})$. Más aún, sabemos que cuando $I = -\frac{1}{27}(1+\lambda)\frac{2\varepsilon a - 5\varepsilon\lambda a + 2\varepsilon\lambda^2 a - 9}{a}$, se presenta exactamente dicho estado. Sin embargo, a raíz de que $\varepsilon a g'(u_1) = 1$, para este último equilibrio se presenta un escenario algo más complicado: Sabemos que si $\varepsilon g'(u_1) > a$, el equilibrio E_1 es **inestable**; pero si $\varepsilon g'(u_1) < a$, entonces se espera que el estado E_1 presente **bifurcación nodo-silla**, pues en ambos casos uno de los dos eigenvalores es 0; mientras que cuando $\varepsilon g'(u_1) = a$ tenemos un estado de transición que se complica un poco más pues aquí los dos eigenvalores son cero.

$s > 0$ En este caso sabemos el rango de valores del parámetro I en el que se presenta un sólo equilibrio; esto es, cuando $I > -I_m$ o bien si $I < -I_M$, donde

$$\begin{aligned} I_m &= \Phi(u_m) = -\varepsilon u_m^3 + \varepsilon(1+\lambda)u_m^2 - \left(\varepsilon\lambda + \frac{1}{a}\right)u_m, \\ I_M &= \Phi(u_M) = -\varepsilon u_M^3 + \varepsilon(1+\lambda)u_M^2 - \left(\varepsilon\lambda + \frac{1}{a}\right)u_M, \\ u_m &= \frac{1+\lambda - \sqrt{(1-\lambda)^2 + \lambda - \frac{3}{\varepsilon a}}}{3} \text{ y } u_M = \frac{1+\lambda + \sqrt{(1-\lambda)^2 + \lambda - \frac{3}{\varepsilon a}}}{3}. \end{aligned}$$

El mismo análisis hecho en el caso $s < 0$ anterior se aplica al único equilibrio que aparece aquí.

Examinemos un ejemplo numérico para mostrar cómo se origina y la manera en que se presenta la bifurcación de Hopf en este caso.

EJEMPLO 3.2 Comenzaremos fijando los parámetros ε , λ y a . Resulta conveniente escoger

$$\varepsilon = 14; \lambda = 0.5; a = 0.06;$$

y tomamos a I como parámetro de bifurcación. Al calcular el valor de s (ec. (2.32)) obtenemos $s < 0$. De aquí que existe un único equilibrio $E_0 = (u_0, \frac{u_0}{a})$, para cada valor de I dado; donde $u_0 = \sqrt[3]{A} + \sqrt[3]{B} + \frac{1+\lambda}{3}$. Al resolver, para I , la ecuación $\varepsilon g'(u_0) - a = 0$, obtenemos los **valores críticos** de I en los que se espera el cambio de estabilidad; esto es, $I^* = 4.237$ e $I^* = 12.43$. Por esta razón conviene considerar el intervalo $[4, 13]$, que es el rango donde sabemos tomarán lugar las dos bifurcaciones que se presentan para estos valores dados de los parámetros ε , λ y a . Tenemos que hay un único equilibrio para todos los parámetros involucrados. Para $I < 4.237$ el único equilibrio es **estable** y pierde su estabilidad cerca de este valor. En este valor crítico tiene lugar una **bifurcación de Hopf supercrítica**, la cual da lugar a un **ciclo límite atractor** cuya amplitud se incrementa inicialmente al incrementar I para luego disminuir hasta que se presenta la segunda **bifurcación Hopf (subcrítica)**, para $I \simeq 12.43$, y el equilibrio se vuelve **estable** otra vez. Por ejemplo, en el siguiente retrato fase tomamos $I = 4$, y tenemos que el único equilibrio $E_0 = (0.19968, 3.3281)$ es **estable**

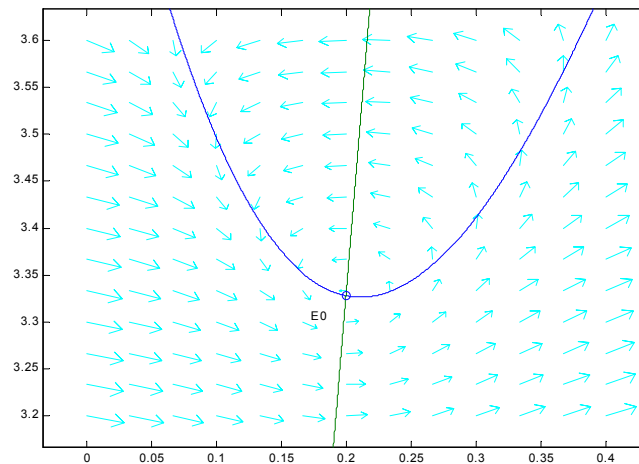


Figura 3.2.1.a. E_0 Foco Estable.

Mientras que con $I = 12$, el equilibrio $E_0 = (0.75983, 12.6638)$ resulta ser **in-**

estable

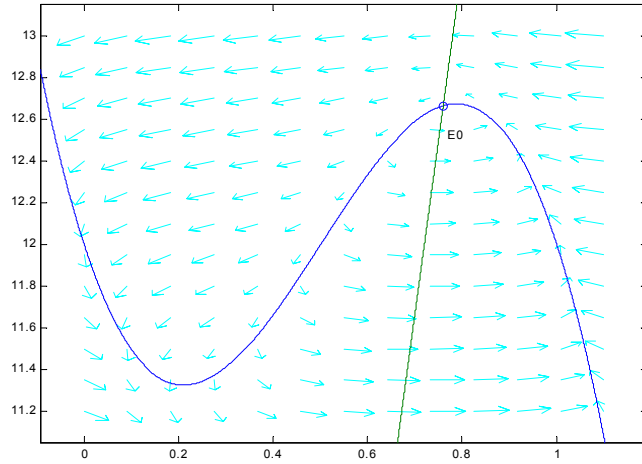


Figura 3.2.1.b. E_0 Foco Inestable.

Finalmente, con $I = 16$, el equilibrio $E_0 = (0.9711, 16.1851)$ se presenta como estado *estable*

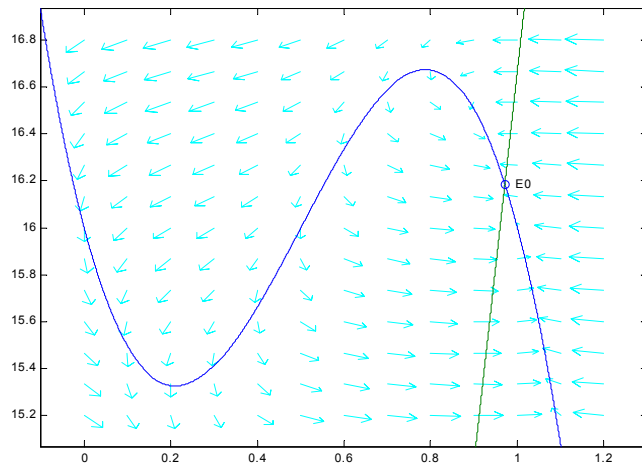


Figura 3.2.1.c. E_0 Nodo Estable.

Cada cambio de estabilidad se acompaña de una bifurcación de Hopf. Una primera bifurcación ($I \simeq 4.237$) conduce a la aparición de un *ciclo límite*

atractor cuya amplitud se incrementa al incrementar I , y luego decrece de nuevo hasta que toma lugar una segunda bifurcación ($I \simeq 12.43$).▲

3.2.2 DOS EQUILIBRIOS EN (FH-N) ($\Delta_3 = 0$).

Lo relevante de analizar este caso es que aparece una ecuación de segundo grado en I , que podemos resolver en términos de los otros parámetros; de tal manera que nos proporciona la mejor referencia para abordar el caso de los tres equilibrios.

Ya sabemos que una condición para que puedan presentarse dos equilibrios es que $s > 0$. Los equilibrios son: $E_m = (u_m, \frac{u_m}{a})$ y $E_{sm} = (u_{sm}, \frac{u_{sm}}{a})$, o bien, $E_M = (u_M, \frac{u_M}{a})$ y $E_{sM} = (u_{sM}, \frac{u_{sM}}{a})$, donde u_m , u_{sm} , u_M y u_{sM} son, en cada caso, las soluciones de la ecuación $\Phi(u) = I_m$ y $\Phi(u) = I_M$. Pero como para los puntos E_m y E_M se tiene $\varepsilon ag'(u) = 1$, esperamos que éstos sean **inestables**, o que en torno a ellos se presente la **bifurcación nodo-silla**, como ya hemos comentado; sin embargo, conocemos que para los estados E_{sm} y E_{sM} se tiene $\varepsilon ag'(u) < 1$ y, en consecuencia, se tiene lo siguiente: Si $\varepsilon g'(u) < a$, entonces ambos equilibrios, E_{sm} y E_{sM} , son **estables**; mientras que cuando $\varepsilon g'(u) > a$, ambos son **repulsivos**. Por esta razón esperamos que en torno a los puntos E_{sm} y E_{sM} se presente la **bifurcación de Hopf**. Sin embargo cabe observar que, como los puntos E_m y E_M se presentan “instantáneamente”, es decir, ocurren exactamente cuando el parámetro de bifurcación I toma los valores I_m e I_M , respectivamente, en el fondo podemos pensar que los puntos E_{sm} y E_{sM} se convierten en los equilibrios E_0 y E_2 , que se presentan cuando ya hay tres equilibrios y que en seguida analizamos.

3.2.3 TRES PUNTOS DE EQUILIBRIO EN (FH-N) ($\Delta_3 > 0$).

Este es el caso más interesante y representativo. Recordemos que $s > 0$ garantiza que la función Φ tiene los puntos críticos u_m y u_M , en donde alcanza el mínimo y el máximo, para los valores I_m e I_M , respectivamente. Por lo tanto, se determina que para I tal que $I_m < -I < I_M$, hay tres puntos de equilibrio.

La hipótesis de que $\Delta_3 > 0$ garantiza que hay tres soluciones reales distintas a la ecuación (2.8). Explícitamente estas tres raíces las podemos expresar como:

$$u_i = 2\sqrt{\frac{-C}{3}} \cos(\phi + 120k) + \frac{1 + \lambda}{3},$$

donde $i = 0, 1, 2$; $k = 0, 1, 2$; y

$$\phi = \cos^{-1} \pm \left(\sqrt{\frac{D^2}{4} - \frac{-C^3}{27}} \right),$$

con ϕ en grados. Si $D > 0$, el signo es $-$; mientras que si $D < 0$, el signo es $+$,

y

$$\begin{aligned} C &= \frac{1}{3}(3q - p^2) \\ D &= \frac{1}{27}(2p^3 - 9pq + 27r). \end{aligned}$$

Así tenemos los tres equilibrios $E_i = (u_i, \frac{u_i}{a})$, explícitamente en términos de los parámetros I, ε, λ y a . En cuanto a la estabilidad de estos estados, ya hemos dicho que E_1 es siempre un **punto silla** porque $\varepsilon a g'(u_1) > 1$; mientras que E_0 y E_2 pueden ser **estables** o **repulsivos**, dependiendo de que $\varepsilon g'(u_i)$ sea menor o mayor que a , respectivamente, ya que en ambos casos $\varepsilon a g'(u_i) < 1$, para $i = 0, 2$. Es por esto que esperamos se presente la **bifurcación de Hopf** en torno a estos dos equilibrios. En este punto el análisis que hicimos en el caso de un único equilibrio se aplica en la misma forma para los puntos E_0 y E_2 . La dificultad mayor será al hacer cálculos explícitos con las coordenadas de dichos equilibrios. En estos puntos el Jacobiano es

$$A = \begin{pmatrix} \varepsilon g'(u_i) & -1 \\ 1 & -a \end{pmatrix}.$$

Y los eigenvalores vienen dados por

$$\alpha = \frac{(\varepsilon g'(u_i) - a) \pm \sqrt{(\varepsilon g'(u_i) - a)^2 - 4(1 - \varepsilon a g'(u_i))}}{2}.$$

Así que en el rango $|\varepsilon g'(u_i) - a| < 2\sqrt{1 - \varepsilon a g'(u_i)}$, los eigenvalores, en cada caso, son complejos conjugados de la forma $\alpha = c \pm bi$, donde

$$c = \operatorname{Re} \alpha = \frac{\varepsilon g'(u_i) - a}{2},$$

y

$$b = \operatorname{Im} \alpha = \frac{\sqrt{4(1 - \varepsilon a g'(u_i)) - (\varepsilon g'(u_i) - a)^2}}{2}.$$

Mientras que las condiciones de cruce del eje imaginario son

$$\begin{aligned} (i) \quad & \varepsilon g'(u_i) - a = 0 \\ (ii) \quad & 0 < 1 - \varepsilon a g'(u_i). \end{aligned}$$

Al tomar I como cualquier valor positivo tal que $I_m < -I < I_M$, las condiciones (i) y (ii) anteriores garantizan que los eigenvalores cruzan el eje imaginario. A partir de aquí el análisis es como en el caso de un único equilibrio. La diferencia consiste en resolver las ecuaciones para los valores u_i , para $i = 0, 2$, donde se espera se presente la bifurcación de Hopf. Incluso en este caso se concluye lo siguiente: (1) Si $b > 0$, entonces el ciclo límite ocurre para $I > I^*$. (2) Cuando $b < 0$, tenemos que el ciclo ocurre para $I < I^*$.

EJEMPLO 3.3 Fijamos $\varepsilon = 14$, $\lambda = 0.5$ y $a = 0.5$. Empezamos, con $I = 0.7$, cuando hay un solo equilibrio: $E_0 = (0.0992, 0.1985)$ un estado **estable**

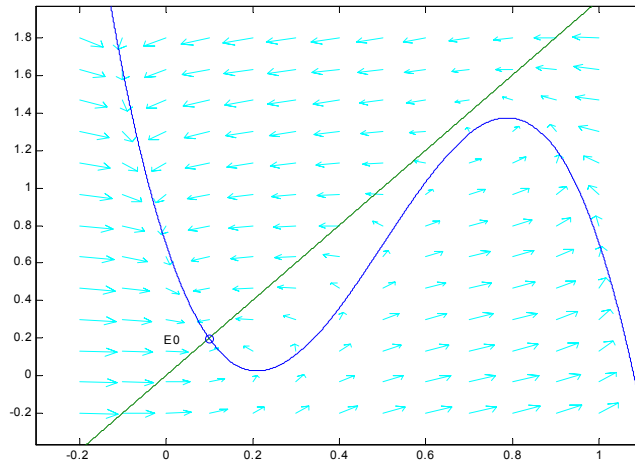


Figura322_a. E_0 Nodo Estable.

mientras que con $I = 0.81101776349539$ hay exactamente dos equilibrios: $E_{sM} = (0.1220, 0.2441)$ un **nodo estable**, y $E_M = (0.6890, 1.3779)$ un **punto silla**

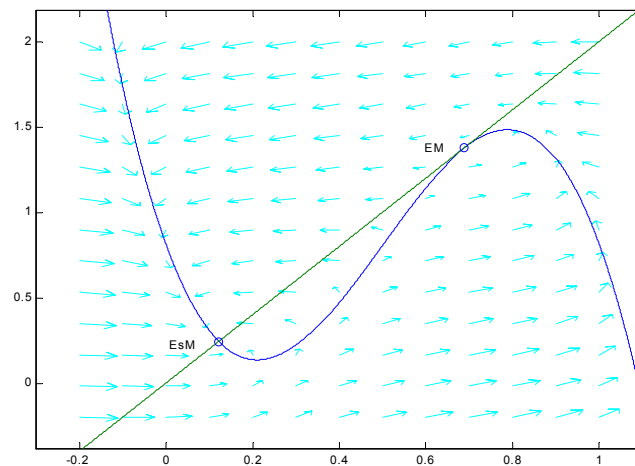


Figura322_b. E_0 estable y E_M inestable.

y con $I = 0.867$ hay tres equilibrios: $E_0 = (0.1351, 0.2701)$ **foco estable**, $E_1 = (0.5973, 1.1945)$ **punto silla**, y $E_2 = (0.7677, 1.5354)$ **estable**

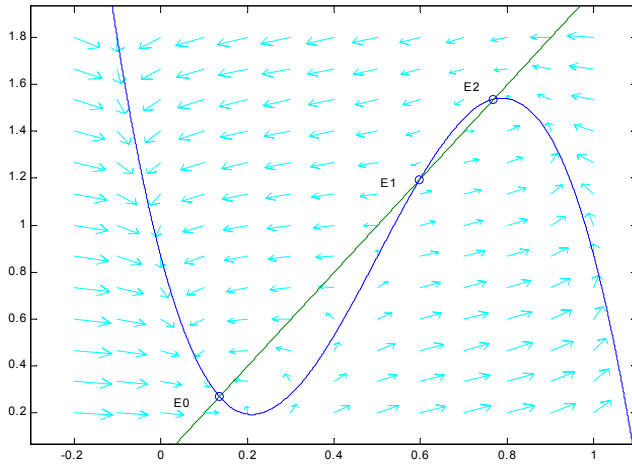


Figura322_c. E_2 Foco Estable.

mientras que con $I = 1.18898223650461$ de nuevo hay exactamente dos equilibrios: $E_m = (0.3110, 0.6220)$ **punto silla**, y $E_{sm} = (0.8780, 1.7559)$ un **nodo estable**

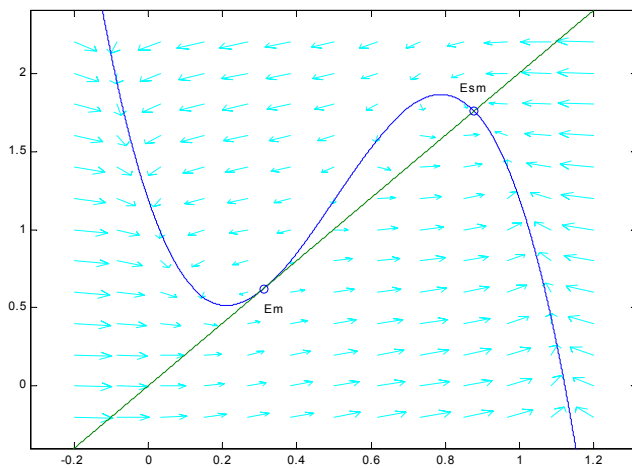


Fig322_d. E_m inestable y E_{sm} estable.

y, finalmente, con $I = 1.4$, terminamos con un solo equilibrio: $E_2 = (0.9188, 1.8375)$ *estable*

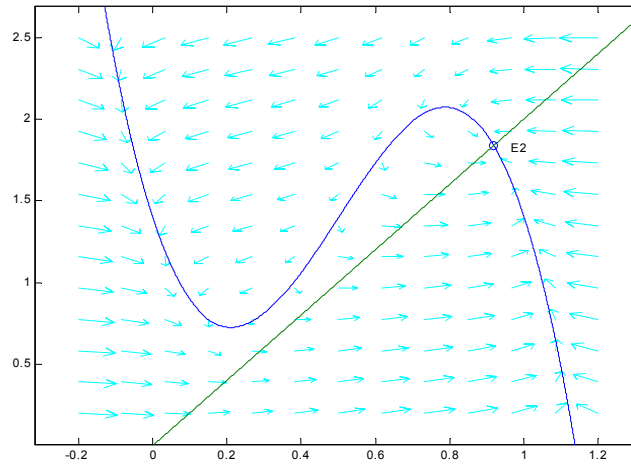


Figura322_e. E_2 nodo estable.

Aquí el cambio de estabilidad de E_2 se acompaña del surgimiento de un **ciclo límite repulsor**. Las órbitas “cercanas” al equilibrio E_2 son atraídas hacia él; mientras que aquellas de la periferia, e incluso cualquier otra, son atraídas por E_0 .▲

Para finalizar, señalemos que la existencia de los ciclos límite se puede hacer utilizando Poincaré-Bendixson. Recordemos que para ello debemos hallar una región anular Ω en el plano uw que no contenga el estado de equilibrio (u_e, w_e) , y para la cual se pueda aplicar el teorema de Poincaré-Bendixson. Supóngase que construimos un círculo grande de radio R en el plano uw . Queremos mostrar que, para R suficientemente grande, el flujo está siempre dirigido hacia dentro. Para esto, póngase

$$\begin{aligned} u &= r \cos \theta \\ w &= r \sin \theta. \end{aligned}$$

Entonces se tiene

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} &= \frac{dr}{dt} \cos \theta - r \sin \theta \frac{d\theta}{dt} \\ &= \varepsilon u (u - \lambda) (1 - u) - w + I \\ \frac{dw}{dt} &= \frac{dr}{dt} \sin \theta + r \cos \theta \frac{d\theta}{dt} \\ &= u - aw. \end{aligned}$$

De aquí, después de hacer algunos cálculos, podemos concluir que

$$\begin{aligned}\frac{dr}{dt} &= \frac{du}{dt}\cos\theta + \frac{dw}{dt}\sen\theta \\ &= -r^3\varepsilon\cos^4\theta + r^2\varepsilon\cos^3\theta(1-\lambda) - r\varepsilon\lambda\cos^2\theta + I\cos\theta - rasen^2\theta.\end{aligned}$$

Y haciendo $r \rightarrow \infty$ tenemos que

$$\frac{dr}{dt} \leq 0,$$

para todo θ . Por tanto, del teorema de Poincaré-Bendixson, afirmamos que habrá un ciclo límite en el plano fase si el punto de equilibrio (u_e, w_e) es un foco inestable, o un nodo inestable.

Para investigar esto en el sistema (FH-N) linealizamos en torno a (u_e, w_e) . Pongamos

$$\begin{aligned}u &= u_e + \xi \\ w &= w_e + \eta,\end{aligned}$$

y expandamos $g(u)$ en serie de Taylor alrededor de (u_e, w_e) :

$$g(u) = g(u_e) + g'(u_e)\xi + O(\xi^2).$$

El sistema linealizado es

$$\begin{pmatrix} \frac{d\xi}{dt} \\ \frac{d\eta}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \varepsilon g'(u_e) - \alpha & -1 \\ 1 & -a - \alpha \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi \\ \eta \end{pmatrix}.$$

Y el polinomio característico es

$$\alpha^2 + (a - \varepsilon g'(u_e))\alpha + 1 - \varepsilon a g'(u_e) = 0.$$

Y para que (u_e, w_e) sea inestable necesitamos

$$a - \varepsilon g'(u_e) < 0 \text{ y } 1 - \varepsilon a g'(u_e) > 0;$$

es decir,

$$a < \varepsilon g'(u_e) < \frac{1}{a}, \quad (3.17)$$

que significa que la pendiente de la ceroclina Z_1 en (u_e, w_e) debe ser menor que la pendiente de Z_2 en ese punto. Finalmente concluimos, de (3.17) y del teorema de Poincaré-Bendixson, que hay un ciclo límite. Esto es, el sistema (FH-N) exhibe pulsos repetitivos tal como lo hace el sistema de Hodgkin y Huxley.

Capítulo 4

CONCLUSIONES

Es difícil de visualizar el comportamiento de las ecuaciones diferenciales no lineales de varias variables, e incluso más difícil el analizarlas. Las ecuaciones diferenciales bidimensionales, sin embargo, se pueden estudiar de manera transparente por medio del análisis del plano fase.

En esta tesis describimos el modelo de cuatro variables de Hodgkin-Huxley (H-H) para la membrana del axon gigante del calamar, aun que nos concentramos en la versión reducida de éste, a dos dimensiones, representada en el modelo de FitzHugh-Nagumo (FH-N). Por lo que se sabe previamente del sistema de Hodgkin y Huxley, su estudio ha sido analizado mayormente desde el punto de vista numérico debido a la dificultad para aplicar un razonamiento analítico que ayude a comprenderlo mejor. Sin embargo, como hemos visto, el sistema de FitzHugh y Nagumo refleja bien las cualidades intrínsecas del modelo original.

Iniciamos el análisis general del sistema (FH-N) empezando por describir las ceroquinas y los puntos de equilibrio de dicho sistema. Dado que es un sistema en dos dimensiones, gran parte del estudio se puede mostrar geométrica o gráficamente. Las ceroquinas son dos curvas: una recta que pasa por el origen y una cúbica. Al variar los parámetros estas dos funciones se pueden intersectar en un único punto, en dos exactamente o en tres puntos, originando así los puntos de equilibrio del sistema (FH-N). Con respecto a la estabilidad de estos estados, contamos con la Proposición 2.1, que nos ayuda a determinar bajo qué condiciones el equilibrio en cuestion es estable o inestable.

Fue conveniente considerar dos casos separadamente, cuando no se suministra corriente en el modelo ($I = 0$), y cuando sí se aplica cierta corriente constante positiva ($I > 0$).

En el primer caso considerado esta a como el parámetro libre. Aquí siempre existe, para cualesquiera valores de los parámetros, al menos un punto de equilibrio (E_{00}), el cual es siempre **estable**. Determinamos explícitamente (expresiones (2.22), (2.23) y (2.25)), en función del parámetro a , los rangos en que se presenta ya sea un único equilibrio, dos o tres puntos de equilibrio. En cada uno de estos casos obtuvimos exactamente (ecuaciones (2.24), (2.26) y (2.27)) dichos equilibrios en términos de los parámetros. Así mismo, logramos ver cuáles de

estos estados presentan un cambio de estabilidad al variar a . Presentamos una “descripción dinámica” de este análisis en los diagramas de flechas, los cuales están complementados por las Figuras 3.5 y 3.6. Vimos que sólo E_{02} puede presentar cambio en su estabilidad, razón por la cual se espera que en torno a él se presente bifurcación de Hopf.

Por otra parte, siendo $I > 0$, analizamos el sistema (FH-N), aunque entonces el parámetro libre es la corriente aplicada I . En esta situación, al variar el parámetro I , la ceroclina cúbica Z_1 (ecuación (2.5)) se desplaza por encima del eje u . El caso interesante se presenta cuando $\Delta_3 < 0$. Esbozamos las situaciones en las que se presenta un único equilibrio, dos o tres puntos de equilibrio. Aquí son varias condiciones que conducen a un único equilibrio: Si $s \leq 0$, existe un único equilibrio, para cada valor de I dado; mientras que si $s > 0$, para que halla un único punto debe tenerse: $I_M < -I$ o $-I < I_m$. Análogamente, para que haya tres equilibrios debe verificarse que $I_m < -I < I_M$. Y, para determinar explícitamente los equilibrios se ha de resolver, en cada caso, una ecuación (ver (2.30)) del tipo $\Phi(u) = I_0$, donde I_0 es un valor particular de la corriente. Analizamos la estabilidad de dichos estados y determinamos cuáles de ellos presentan cambio al variar los parámetros. El parámetro I nos delimita el número de equilibrios; mientras que ε , λ y a determinan la estabilidad o inestabilidad de dichos estados. Presentamos el diagrama de flechas que resume la dinámica del sistema, el cual se complementa con los diagramas, y su explicación, en el apéndice 2. Notamos que los estados susceptibles de presentar cambio en su estabilidad son E_0 y E_2 .

El analizar el sistema (FH-N) discutiendo cada situación ante la que se presentan los distintos equilibrios, nos ha ayudado a comprender la evolución de dicho sistema conforme variamos los parámetros allí involucrados. Por una parte, recordemos que fue necesario estudiar por separado el caso $I = 0$, pues en esas circunstancias fue posible hallar explícitamente, en términos de los parámetros, tanto los equilibrios como las condiciones para la existencia de dichos estados estacionarios. Y, por otro lado, fue necesario estudiar por separado el caso $I > 0$ pues no sólo es un poco más complicado sino además en esa situación se presentan fenómenos cualitativamente diferentes que, según hemos visto, merecen ser considerados por separado con el fin de comprenderlos mejor.

Es de particular interés estudiar la bifurcación de Hopf en las ecuaciones (FH-N), y saber cuándo, bajo qué circunstancias y cómo se presenta pues el hecho de presentarse en la dinámica del sistema conduce a pensar que se han presentado cambios en la estabilidad de los equilibrios, los que a su vez se acompañan (siempre) de la presencia de ciclos límite (u órbitas periódicas) ya sea atractores o repulsores, que a su vez se relacionan con cambios en el voltaje o en el potencial de la membrana, lo que resulta en pulsos de voltaje similares a un tren de potenciales de acción.

En el caso donde no se aplica corriente ($I = 0$), observamos que: (i) Si $a > \frac{4}{\varepsilon(1-\lambda)^2}$, entonces hay tres equilibrios, de los cuales sólo en un entorno de E_{02} se presenta la **bifurcación de Hopf**. Además, si $b > 0$ se tiene una **bifurcación supercrítica**; mientras que si $b < 0$ se trata de una **bifurcación subcrítica**.

Se han mostrado las fórmulas ((2.19), (2.20)), que permiten obtener las ramas de los diagramas de bifurcación para este caso. Notamos, como lo muestra el diagrama de la figura 3.6, que puede presentarse la **bifurcación nodo-silla**, de la cual no hablamos más. Por último resaltamos que, aún sin corriente se puede presentar una bifurcación de Hopf en el sistema (FH-N), lo cual, biológicamente, podría tener alguna interpretación interesante pues los experimentos conocidos se basan en la aplicación de cierta corriente a la membrana del axon.

Cuando se aplica una corriente constante positiva ($I > 0$), y se tiene $s < 0$ (ver (2.32)), mostramos que en un entorno de este único equilibrio E_0 se presenta la bifurcación de Hopf. En este caso, si $b > 0$ se trata de una **bifurcación supercrítica**; mientras que si $b < 0$, se tiene una **bifurcación subcrítica**. Análogamente, cuando hay tres equilibrios, esperamos que, en una vecindad de los puntos E_0 y E_2 , se presente también la **bifurcación de Hopf**, y con las mismas características que en el caso anterior de un único equilibrio.

Consideramos que hemos hecho un análisis completo; y se ha recurrido a los ejemplos con la finalidad de mostrar explícitamente que sucede lo que esperamos que pase en cada situación. Para esto hemos usado principalmente **MatLab** [®], y otro programa (**pplane**) que corre bajo este último.

Apéndice 1: Resultados Conocidos

LEMA .1 *Supóngase que la matriz real A tiene un par de eigenvalores complejos conjugados $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\omega$, con $\alpha, \omega \in \mathbb{R}$ y $\omega \neq 0$. Entonces hay una transformación que lleva a A a la forma canónica*

$$A \simeq \begin{pmatrix} \alpha & -\omega \\ \omega & \alpha \end{pmatrix}.$$

LEMA .2 *Sea $G \in C^\infty(\mathbb{R}^2, \mathbb{R})$. Entonces*

$$G(x, y) - G(0, 0) = \int_0^1 (G_x(tx, ty)x + G_y(tx, ty)y) dt,$$

y para las funciones definidas por

$$\begin{aligned} G_1(x, y) &= \int_0^1 G_x(tx, ty) dt \\ G_2(x, y) &= \int_0^1 G_y(tx, ty) dt, \end{aligned}$$

se tiene

$$\begin{aligned} G_1(0, 0) &= G_x(0, 0) \\ G_2(0, 0) &= G_y(0, 0), \end{aligned}$$

y $G_1, G_2 \in C^\infty$.

LEMA .3 *Para la función de desplazamiento V definida por*

$$V(x_1, \mu) = \varphi_1(T(x_1, \mu), x_1, 0, \mu) - x_1,$$

se tiene

$$V(0, 0) = V_{x_1}(0, 0) = V_\mu(0, 0) = 0,$$

$$V_{x_1\mu}(0,0) = \frac{2\pi\alpha'(0)}{\omega(0)} > 0,$$

$$V_{x_1x_1}(0,0) = 0.$$

LEMA .4 *El segundo coeficiente de Poincaré-Liapunov del sistema*

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

para $\mu = 0$, esta dado por

$$G_4 = \frac{\omega(0)}{6\pi} V_{x_1x_1x_1}(0,0).$$

TEOREMA .1 (Poincaré-Bendixson) *Supóngase que una solución $x = x(t)$, $y = y(t)$ de un sistema de ecuaciones diferenciales*

$$\frac{dx}{dt} = f(x, y), \quad \frac{dy}{dt} = g(x, y) \tag{A}$$

permanece en una región acotada del plano que no contiene puntos de equilibrio del sistema A. Entonces sus órbitas deben enrollarse en torno a una curva cerrada simple, la cual es, ella misma, la órbita de una solución periódica de A.

Apéndice 2: Diagramas de bifurcación para el sistema FH-N

Los 9 escenarios enlistados al final del capítulo 2 corresponden a 9 diagramas de bifurcación (ver figura anexa, y su explicación), los cuales esbozan todos los casos y comportamientos posibles del sistema (FH-N), de acuerdo con el análisis que hemos hecho a lo largo del presente trabajo. Ya que cada uno de los 9 escenarios involucra 2 cambios de estabilidad (uno en E_0 , y otro en E_2), que pueden deberse a bifurcaciones de Hopf ya sea **subcríticas** o **supercríticas**, se sigue que el número potencial de sucesiones de eventos cualitativamente distintos es, por lo menos, 36.

72 APÉNDICE 2: DIAGRAMAS DE BIFURCACIÓN PARA EL SISTEMA FH-N

Apéndice 3: Figuras que exhiben ciclos límite

Hemos agregado otras figuras que muestran la presencia de los ciclos límite en los ejemplos que analizamos en el capítulo de Bifurcación. Estas últimas han sido elaboradas con la ayuda del Software educativo (y comercial) **Phaser** [®].

Bibliografía

- [1] Richard FitzHugh. “**Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane**”. Biophysics Journal. **1**. pp445-466. 1961.
- [2] Tanya Kostova, Renuka Ravindran and Maria Schonbek. “**FitzHugh-Nagumo Revisited: Types of Bifurcation, Periodical Forcing and Stability Regions by a Lyapunov Functional**”. February 6, 2003.
- [3] Carolina Barriga Montoya, Humberto Carrillo Calvet y Antonio Carrillo Ledesma. “**Análisis y Simulación con INTEGRA del Modelo de FitzHugh-Nagumo para una Neurona**”.
- [4] Bernabé Linares-Barranco, Edgar Sánchez-Sinencio, Ángel Rodríguez-Vazquez & José L. Huertas. “**A CMOS Implementation of FitzHugh-Nagumo Neuron Model**”. IEEE Journal of Solid-State Circuits, Vol. 26, No. 7, Julio de 1991.
- [5] B. D. Hassard, N. D. Kazarinoff & Y-H. Wan. **Theory and Applications of Hopf Bifurcation**. Cambridge University Press. 1981. (QA371H37)
- [6] John Guckenheimer & Philip Holmes. **Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems and Bifurcations of Vector Fields**. Springer-Verlag. 1983. (QA867.5G8)
- [7] Martin Golubitsky & Ian Stewart. **The Symmetry Perspective. From Equilibrium to Chaos in Phase Space and Physical Space**. Birkhäuser Verlag. 2002. (QA380G629)
- [8] Martin Golubitsky & David G. Schaeffer. **Singularities and Groups in Bifurcation Theory**. Vol.1. Springer-Verlag. 1985. (QA374G59)
- [9] D. Brown & P. Rothery. **Models in Biology: Mathematics Statistics and Computing**. John Wiley & Sons, 1993. (QH323.5B756)
- [10] J. D. Murray. **Mathematical Biology**. Vol. I. Springer-Verlag, 2002. (QH323.5M981)
- [11] G. J. Tortora & S.R. Grabowski. **Principios de Anatomía y Fisiología**. 9ed. Oxford University Press, 2002.

- [12] S. A. Levin. *Studies in Mathematical Biology*. Vol. 15. Part I. “**Integration and Propagation of Neuroelectric Signals**”. John Rinzel. MAA, 1978. (*QH323.5L48V.1*)
- [13] Y. A. Kuznetsov. **Elements of Applied Bifurcation Theory**. Springer-Verlag, 1995. (*QA380K89*)
- [14] J. K. Hale & H. Koçak. **Dynamics and Bifurcations**. Springer-Verlag, 1991.
- [15] D. S. Jones & B. D. Sleeman. **Differential Equations and Mathematical Biology**. Chapman & Hall/CRC, 2003. (*QH323.5J762*)
- [16] F. C. Hoppensteadt & C. S. Peskin. **Mathematics in Medicine and The Life Sciences**. (*QH323.5H666*)
- [17] L. Edelstein-Keshet. **Mathematical Models in Biology**. SIAM, 2005. (*QH323.5E34*)
- [18] G. Iooss & D. D. Joseph. **Elementary Stability and Bifurcation Theory**. 2a ed. Springer-Verlag, 1990. (*QA*)
- [19] M. W. Hirsch & S. Smale. **Differential Equations, Dynamical Systems, and Linear Algebra**. Academic Press, 1974. (*QA*)
- [20] J. Rinzel. “**Models in Neurobiology**”. En R. H. Ems, B. L. Jones, R. M. Miura & S. S. Rangnekar, “**Nonlinear Phenomena in Physics and Biology**”, pp 345-367. Plenum Press, 1981. (IIMAS)
- [21] J. D. Murray. **Mathematical Biology**. Vol. II. 3a ed., 2003. (*QA*)
- [22] M. Farkas. **Periodic Motions**. Springer-Verlag, 1994. (*QA371F37*)
- [23] J. E. Marsden & M. McCracken. **The Hopf Bifurcation and Its Applications**. Springer-Verlag, 1976. (*QA371M37*)
- [24] Gerstner & Kistler. *Spiking Neuron Models. Single Neurons, Populations, Plasticity*. Cambridge University Press. 2002.