



*Facultad  
de  
Ciencias*

**ESTUDIO DEL CAOS EN LAS ECUACIONES  
MACROSCÓPICAS DE UNA POBLACIÓN  
DE NEURONAS FORZADAS  
PARAMÉTRICAMENTE**  
(Study of chaos in the macroscopic  
equations of a population of neurons  
under parametric forcing)

Trabajo de Fin de Grado  
para acceder al

**GRADO EN FÍSICA**

Autor: Unai Casanellas Escribano

Director: Diego Pazó Bueno

Julio - 2023

## AGRADECIMIENTOS

Primero, agradezco enormemente la labor que mi director, Diego Pazó, ha realizado durante el desarrollo de este trabajo de fin de grado. A pesar de las adversidades, su compromiso ha resultado un apoyo indudable.

Segundo, aita y ama, gracias por estos 23 años a mi lado. Sin vosotros no tendría a nadie a quien aspirar a ser.

Hirugarren hau Izarbe, Mainer eta Antxonentzako da. Wrowawcw hasiera izan da soilik, hoberena orain badator!

Cuarto, gracias a Pablo, Joaquín, Diego y Elena. Aunque estáis lejos, los recuerdos con vosotros siguen cerca.

# Resumen

La neurociencia es un campo multidisciplinar que requiere de la física y de la computación para modelar la actividad cerebral. Los modelos neuronales tratan de describir mediante ecuaciones cómo las neuronas coordinan sus comportamientos cuando están acopladas en red. El presente trabajo se centra en un modelo que describe la dinámica colectiva de una población de neuronas. Este es un sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias, cuyas variables son la tasa de disparo y el potencial de membrana promedio (*firing-rate equations* o FRE). Estas ecuaciones se rigen por una dinámica no lineal y pueden presentar comportamiento caótico cuando se fuerzan paramétricamente.

El principal objetivo es estudiar bajo qué circunstancias un forzamiento temporal en el acoplamiento sináptico  $J$  provoca un comportamiento caótico en las FRE. Para ello, es fundamental introducir primero las bases de la dinámica no lineal y el caos. Se introduce el concepto de exponente de Lyapunov, que sirve para caracterizar el caos en las FRE. Además, el estudio de este sistema dinámico requiere emplear métodos de cálculo numérico, que en este caso se han realizado en MATLAB. En resumen, se constata la existencia de caos determinista para un forzamiento sinusoidal en el acoplamiento sináptico.

**Palabras clave:** dinámica neuronal, dinámica no lineal, caos determinista, exponente de Lyapunov.

# Abstract

Neuroscience is a multidisciplinary science that requires physics and computation to model brain activity. Neuronal models are based in differential equations, in order to describe the dynamical behaviour of coupled neurons in a network. This final degree project focuses on a particular model regarding the description of the collective dynamics of a population of neurons. This model consists in a system of two ordinary differential equations, where the firing rate and the mean membrane potential are the variables (*firing-rate equations* or FRE). Nonlinearity is an essential feature of these equations, which can lead to chaotic behaviour under parametric forcing.

The main goal of this project is to study the chaos arising from a temporal forcing of the synaptic weight  $J$  in the FRE. For that purpose, we introduce first the theoretical basis of nonlinear dynamics and chaos. Additionally, we explain the concept of Lyapunov exponent, which is a crucial mathematical tool to determine the existence of chaos in the FRE. Moreover, the analysis of this dynamical system requires numerical methods that have been carried out with MATLAB. To sum up, we prove that the system exhibits deterministic chaos under a sinusoidal forcing in the synaptic weight.

**Keywords:** neuronal dynamics, nonlinear dynamics, deterministic chaos, Lyapunov exponent.

# Índice

<b>1</b>	<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>1</b>
1.1	Modelización neuronal	1
1.2	Sistemas dinámicos: no linealidad y caos	1
1.3	Organización del trabajo	2
<b>2</b>	<b>DINÁMICA NO LINEAL</b>	<b>3</b>
2.1	Sistemas lineales	3
2.1.1	Clasificación de sistemas lineales	4
2.1.2	Clasificación de puntos fijos	5
2.2	Sistemas no lineales	6
2.2.1	Existencia y unicidad de soluciones	6
2.2.2	Puntos fijos y linealización	7
2.3	Ciclos límite	8
2.4	Bifurcaciones	9
2.4.1	Bifurcación silla-nodo	10
2.4.2	Bifurcación Hopf	11
<b>3</b>	<b>CAOS</b>	<b>14</b>
3.1	Definiendo el caos	14
3.2	Divergencia exponencial de trayectorias cercanas	14
3.3	Exponente de Lyapunov	16
<b>4</b>	<b>MODELOS DE DINÁMICA NEURONAL</b>	<b>17</b>
4.1	Conceptos previos	17
4.2	Modelos para una neurona	18
4.2.1	Modelo Hodgkin-Huxley	18
4.2.2	Modelo <i>linear integrate-and-fire</i> (LIF)	19
4.2.3	Modelo <i>quadratic integrate-and-fire</i> (QIF)	19
4.3	Modelos para poblaciones de neuronas	21
4.3.1	Teoría del campo medio: Modelo Wilson-Cowan	21
4.3.2	Modelo macroscópico para una población de neuronas QIF	22
<b>5</b>	<b>MODELO DE TASA DE DISPARO PARA NEURONAS QIF</b>	<b>23</b>
5.1	Derivación de las ecuaciones de tasa de disparo (FRE)	23
5.1.1	Descripción del modelo	23
5.1.2	Formulación continua	24
5.1.3	Tasa de disparo $r$ y potencial de membrana medio $v$ : ecuaciones macroscópicas.	25
5.2	Diagrama de fase y bifurcaciones	26
<b>6</b>	<b>CAOS COLECTIVO: SIMULACIONES</b>	<b>30</b>
6.1	Cálculo numérico del exponente de Lyapunov	30
6.2	Caos macroscópico en las FRE	32
<b>7</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	<b>37</b>
<b>A</b>	<b>Cálculo numérico del exponente <math>\Lambda</math> en MATLAB</b>	<b>39</b>

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Modelización neuronal

El cerebro es un sistema complejo que despierta un gran interés en diversos ámbitos de la física y la computación. Desde la segunda mitad del siglo XX, se han ido proponiendo numerosos modelos capaces de reducir la complejidad del cerebro a sistemas dinámicos donde son magnitudes macroscópicas las que describen la actividad neuronal. Dichos modelos hacen uso de una variable macroscópica que habitualmente se conoce como *firing rate* o tasa de disparo, que representa el número de neuronas que emiten un impulso eléctrico por unidad de tiempo.

Una de las aspiraciones de los llamados modelos de tasa de disparo es estudiar cómo se relacionan las distintas áreas del cerebro para comprender funciones cerebrales tales como la memoria, la percepción visual, el control motor o la toma de decisiones. Además, también sigue vigente la necesidad de comprender cómo emergen las funciones cerebrales a partir de la interacción colectiva de las neuronas. Por ello, es conveniente desarrollar modelos neuronales que conjuguen tanto variables microscópicas como macroscópicas, de tal manera que la neurobiología detrás de las neuronas individuales se traslade adecuadamente a la dinámica poblacional a gran escala. En este sentido, Montbrió, Pazó y Roxin (2015) [1] han propuesto recientemente la derivación exacta de un modelo de tasa de disparo que se deduce de las ecuaciones diferenciales que rigen la dinámica de un conjunto de neuronas.

## 1.2. Sistemas dinámicos: no linealidad y caos

La física subyacente a una gran variedad de sistemas naturales se describe mediante ecuaciones diferenciales y las poblaciones de neuronas no son una excepción. De hecho, el cerebro puede entenderse como un conjunto de neuronas que interactúan entre ellas de forma no lineal. Por consiguiente, comprender la teoría de los sistemas no lineales en la que se enmarcan las ecuaciones que modelizan las poblaciones de neuronas es fundamental para estudiar la dinámica de dichas poblaciones.

La energía proveniente de fuentes bioquímicas se emplea para producir la actividad neuronal, con una sustancial pérdida de energía. Por ello, las poblaciones de neuronas son sistemas disipativos donde, desde el punto de vista de los sistemas no lineales, las trayectorias en el espacio de fases son atraídas a un atractor. Dichas trayectorias pueden ser atraídas por puntos fijos (correspondientes a estados estacionarios), ciclos límite (asociados a impulsos periódicos) o atractores caóticos [2].

Finalmente, cabe destacar la posible presencia del caos en los sistemas dinámicos en neurociencia. Durante las últimas décadas, se ha observado gran variedad de dinámica irregular e impredecible al estudiar sistemas deterministas (sin ruido) en la modelización neuronal. Es decir, se ha evidenciado la existencia de comportamientos caóticos en sistemas neuronales [3]. Por consiguiente, analizar la dinámica caótica presente en algunos de estos sistemas ha sido objeto de estudio de muchos

investigadores, que han hipotetizado acerca del efecto del caos en fenómenos como la sincronización, la competición, la intermitencia o la resonancia en los sistemas neuronales [2].

### 1.3. Organización del trabajo

A modo de guía, a continuación se hace un resumen de los contenidos que se incluyen en el presente trabajo. En primer lugar, los capítulos 2 y 3 constituyen el grueso del marco teórico relacionado con el estudio de los sistemas no lineales y el caos, puesto que resultan de gran utilidad para el análisis de los sistemas dinámicos en la modelización neuronal. Después, el capítulo 4 pretende contextualizar e introducir las ecuaciones macroscópicas para poblaciones de neuronas, aportando los conceptos previos y antecedentes que conducen a dichas ecuaciones. En el capítulo 5, el objetivo es exponer de manera detallada la derivación del sistema de ecuaciones macroscópicas propuesto en [1], ya que este trabajo de fin de grado pretende estudiar el caos en estas ecuaciones de tasa de disparo (FRE). El capítulo 6 concierne a los resultados obtenidos tras realizar simulaciones de las FRE derivadas en el capítulo 5, para las que se confirma la existencia de caos determinista para un forzamiento periódico en uno de sus parámetros. Por último, en el capítulo 7 se concluye con algunos comentarios finales sugeridos durante la realización de este trabajo.

A lo largo del trabajo se incluyen simulaciones que han sido realizadas empleando el *software* de cálculo numérico MATLAB. En cada figura se indica si ésta ha sido obtenida mediante MATLAB o, por el contrario, si se ha tomado de otras fuentes. Además, dado que una parte fundamental del trabajo consiste en la resolución numérica de sistemas de ecuaciones diferenciales, se recurre al método Runge-Kutta de orden 4.

## 2. DINÁMICA NO LINEAL

Las ecuaciones diferenciales describen la evolución de los sistemas dinámicos en el tiempo; de hecho, estas herramientas matemáticas son ampliamente requeridas en diversas áreas de la ciencia y la ingeniería. Por consiguiente, en este capítulo trataremos de exponer y ejemplificar los fundamentos teóricos en los que se enmarca el estudio de la dinámica no lineal a partir de sistemas de ecuaciones diferenciales. Los contenidos de este capítulo están basados fundamentalmente en el libro *Nonlinear dynamics and chaos* de S. H. Strogatz ([4]).

### 2.1. Sistemas lineales

En el espacio de fases unidimensional las trayectorias están totalmente confinadas; o bien están obligadas a moverse monótonamente, o bien están destinadas a permanecer constantes. Sin embargo, aumentando la dimensión del espacio de fases, los posibles comportamientos dinámicos del sistema adquieren una mayor diversidad en tanto que aparecen nuevos fenómenos como oscilaciones e incluso caos.

Los sistemas lineales de ecuaciones diferenciales en dos dimensiones constituyen la aproximación más sencilla para estudiar los sistemas dinámicos y su clasificación de puntos fijos. Un sistema lineal bidimensional es un sistema que tiene la forma general

$$\begin{aligned}\dot{x} &= ax + by \\ \dot{y} &= cx + dy\end{aligned}$$

donde  $a$ ,  $b$ ,  $c$  y  $d$  son constantes. De ahora en adelante, se emplea la notación  $\dot{x}$  para expresar  $\dot{x} = \dot{x}(t) = dx/dt$ . Análogamente, en su forma matricial tenemos que

$$\dot{\vec{x}} = A\vec{x}$$

donde

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \quad \text{y} \quad \vec{x} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Este sistema es lineal, por lo tanto, si  $\vec{x}_1(t)$  y  $\vec{x}_2(t)$  son soluciones, también lo es cualquier combinación  $c_1\vec{x}_1(t) + c_2\vec{x}_2(t)$  con  $c_1, c_2 \in \mathbb{R}$ . Las soluciones de  $\dot{\vec{x}} = A\vec{x}$  se pueden visualizar como trayectorias en el plano  $(x, y)$ , comúnmente denominado plano de fases.

Se dice que el punto  $(x^*, y^*)$  en el plano de fases es un punto fijo si el sistema en dicho punto cumple que  $(\dot{x}, \dot{y}) = (0, 0)$ . En los sistemas lineales,  $(x^*, y^*) = (0, 0)$  es siempre un punto fijo, debido a que  $\dot{\vec{x}} = 0$  cuando  $\vec{x} = 0$ .

### 2.1.1. Clasificación de sistemas lineales

Con el objetivo de poder clasificar todos los diagramas de fase según sus puntos fijos, resulta conveniente estudiar el caso general cuando se considera una matriz  $A$  de coeficientes reales de dimensión  $n \times n = 2 \times 2$ . En general, las soluciones de estos sistemas lineales tienen la forma

$$\vec{x}(t) = \sum_{k=1}^2 c_k \vec{v}_k e^{\lambda_k t}$$

donde se asume que los autovectores  $\vec{v}_k \neq 0$  son linealmente independientes, y están asociados al los valores propios  $\lambda_k \in \mathbb{C}$ . La línea que se extiende a partir de este autovector  $\vec{v}_k$  denota la dirección en la que evoluciona exponencialmente la solución, que puede crecer o decaer de acuerdo a un ritmo  $\lambda_k$ . Los autovalores son tales que satisfacen la ecuación del valor propio

$$A\vec{v}_k = \lambda_k \vec{v}_k$$

La resolución de la ecuación de valores propios conduce a la ecuación característica de la matriz  $A$ , a través de la cual se hallan los autovalores asociados a  $A$ :

$$|A - \lambda I| = \begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

donde  $I$  es la matriz identidad de tamaño  $2 \times 2$ . Por lo tanto, el desarrollo de este determinante resulta en el polinomio característico de  $A$ , expresado en forma compacta como

$$\lambda^2 - \tau\lambda + \Delta = 0$$

siendo  $\tau = \text{tr}(A) = a + d$  su traza y  $\Delta = \det(A) = ad - bc$  su determinante. En consecuencia, los valores propios de  $A$  son las raíces del polinomio característico, que para este supuesto general son

$$\lambda_1 = \frac{\tau + \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2} \quad \text{y} \quad \lambda_2 = \frac{\tau - \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}$$

Una situación típica se produce cuando  $\lambda_1 \neq \lambda_2$ , en cuyo caso los correspondientes autovectores  $\vec{v}_1$  y  $\vec{v}_2$  son linealmente independientes [5]. Entonces, dada una condición inicial  $\vec{x}_0$ , ésta puede ser expresada como la combinación lineal de autovectores  $\vec{x}_0 = c_1 \vec{v}_1 + c_2 \vec{v}_2$ . Por lo tanto, cualquier solución  $\vec{x}(t)$  del sistema lineal es  $\vec{x}(t) = c_1 e^{\lambda_1 t} \vec{v}_1 + c_2 e^{\lambda_2 t} \vec{v}_2$ .

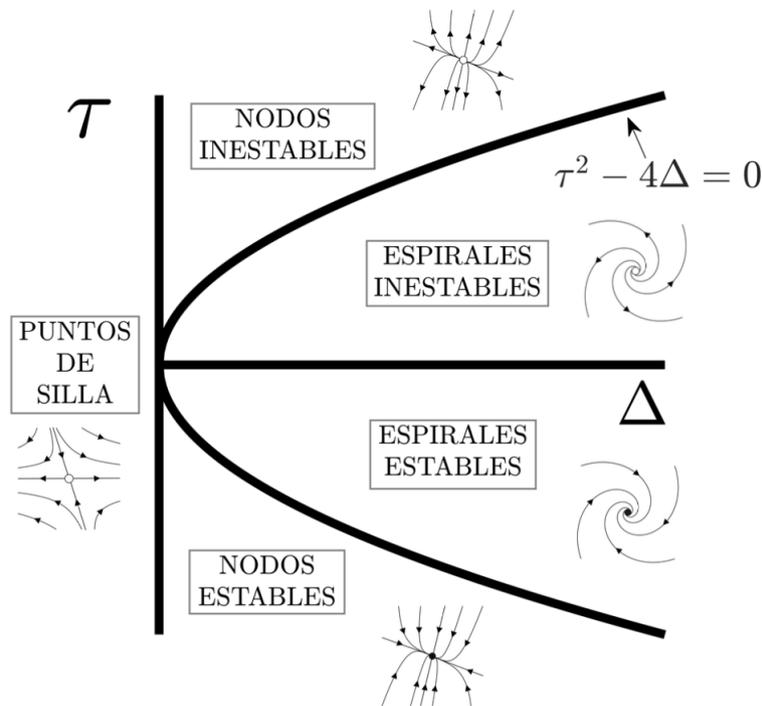
En resumen, los valores propios  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  dependen exclusivamente del valor de la traza y del determinante de la matriz  $A$ . Por tanto, tal y como se muestra en la tabla 2.1, se pueden deducir cualitativamente los autovalores  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$ , mediante los cuales se distinguen varios casos que dan lugar a distintos tipos de puntos fijos.

$\Delta$	$\tau$	$D$	Autovalores $\lambda_1, \lambda_2$	Punto fijo
(-)			$\lambda_1 > 0$ y $\lambda_2 < 0$	PUNTO DE SILLA
(+)	(-)	(+)	$\lambda_2 < \lambda_1 < 0$	NODO ESTABLE
		(-)	$\lambda_{1,2} = \mu \pm i\omega$ , con $\Re(\lambda) = \mu < 0$	ESPIRAL ESTABLE
	(+) )	(+)	$\lambda_2 > \lambda_1 > 0$	NODO INESTABLE
		(-)	$\lambda_{1,2} = \mu \pm i\omega$ , con $\Re(\lambda) = \mu > 0$	ESPIRAL INESTABLE

**Tabla 2.1.** Clasificación de puntos fijos para sistemas lineales. Se distinguen varios casos para diferentes signos que pueden tener  $\Delta$ ,  $\tau$  y  $D = \tau^2 - 4\Delta$ . La notación (-) representa un valor negativo y (+) uno positivo.

### 2.1.2. Clasificación de puntos fijos

El resumen que se muestra en la tabla 2.1 evidencia que los sistemas lineales de dos ecuaciones conducen a una variedad limitada de puntos fijos, ya que los únicos factores que intervienen son los coeficientes de la matriz  $A$ , los cuales se traducen en la traza  $\tau$  y el determinante  $\Delta$ . Afortunadamente, se puede realizar una clasificación general de puntos fijos a través de un diagrama que toma en cuenta solamente  $\tau$  y  $\Delta$ , y que es capaz de condensar toda la casuística de estos sistemas lineales. El esquema en fig. 2.1 representa dicha clasificación, donde los ejes  $\tau$  y  $\Delta$  actúan como líneas divisorias entre los distintos tipos de puntos fijos. Además, la parábola  $\tau^2 - 4\Delta = 0$  constituye también una relevante frontera que divide los nodos de las espirales.



**Figura 2.1.** Clasificación de puntos fijos según  $\tau$  y  $\Delta$ . Se incluyen los diagramas de fase correspondientes a cada caso.

Cabe destacar algunos casos especiales que se sitúan en las fronteras del cambio de estabilidad; en particular, conviene destacar los centros y los puntos fijos no aislados:

- I. **Centros:** Cuando  $\Delta > 0$  y  $\tau = 0$ , los autovalores  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  son un par de imaginarios puros y las trayectorias forman órbitas cerradas alrededor del centro. Estos sistemas se encuentran entre las espirales estables e inestables.
- II. **Puntos fijos no aislados:** Cuando  $\Delta = 0$ , hay al menos un autovalor nulo ( $\lambda_1 = 0$ ), por lo que se tiene un conjunto de puntos fijos no aislados. A un lado de estos sistemas se encuentran los puntos de silla y al otro los nodos totalmente estables o inestables.

## 2.2. Sistemas no lineales

En esta sección, se dejan atrás los sistemas lineales de ecuaciones diferenciales para introducir los sistemas dinámicos no lineales. La forma general del campo vectorial en el plano de fases para un sistema autónomo se describe mediante el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

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

donde  $f_1$  y  $f_2$  representan dos funciones dadas. Considerando una notación vectorial, el sistema se puede reescribir como

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

siendo  $\vec{x} = (x_1, x_2)^\top$  y  $\vec{f}(\vec{x}) = (f_1(\vec{x}), f_2(\vec{x}))^\top$ .

### 2.2.1. Existencia y unicidad de soluciones

A pesar de que en ocasiones es posible hallar soluciones analíticas para estos sistemas dinámicos no lineales, como norma general resulta complicado garantizar una resolución exacta para cualquier sistema  $\dot{\vec{x}} = \vec{f}(\vec{x})$  dado. Por lo tanto, aunque no podamos encontrar una solución analítica para el problema de valores iniciales  $\dot{\vec{x}} = \vec{f}(\vec{x})$ ,  $\vec{x}(0) = \vec{x}_0$ , resulta útil obtener algún indicio de la existencia de una solución y, además, que dicha solución sea única. Para ello, recurrimos al conocido como **teorema de existencia y unicidad**, que para un sistema de  $n$  ecuaciones diferenciales se enuncia a continuación [4]:

*Se considera el problema de valores iniciales  $\dot{\vec{x}} = \vec{f}(\vec{x})$  con  $\vec{x}(0) = \vec{x}_0$ . Sea  $\vec{f}$  una función continua, así como todas sus derivadas parciales  $\partial f_i / \partial x_j$ , donde  $i, j = 1, \dots, n$ , para  $\vec{x}$  en algún conjunto  $D \subset \mathbb{R}^n$ . Entonces, para  $\vec{x}_0 \in D$  el problema de valores iniciales tiene una solución  $\vec{x}(t)$  en algún intervalo de tiempo  $(-T, T)$  en torno a  $t = 0$ , y dicha solución es única.*

El teorema de existencia y unicidad presenta una consecuencia topológica que conduce a un importante resultado: las soluciones forman trayectorias que nunca se

cruzan entre sí. En caso contrario, si las trayectorias pudieran intersectarse, se violaría la parte de la unicidad del teorema, puesto que tendría que haber dos soluciones partiendo del mismo punto. En la sección §2.3 se hace uso de este resultado para deducir el comportamiento de trayectorias confinadas en órbitas cerradas.

### 2.2.2. Puntos fijos y linealización

En los sistemas no lineales, el análisis de estabilidad de los puntos fijos puede deducirse mediante métodos gráficos vía la representación del diagrama de fase. Asimismo, otra forma de aproximarse al plano de fases en el entorno de un punto fijo recae en la linealización del sistema. A través de esta linealización, se obtiene en el entorno de un punto fijo  $(x^*, y^*)$  el diagrama de fase correspondiente a un sistema lineal, mediante el cual se tiene una medida más cuantitativa de la estabilidad.

En primer lugar, tomamos un sistema con la forma general

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y) \\ \dot{y} &= g(x, y)\end{aligned}$$

Suponiendo que  $(x^*, y^*)$  es un punto fijo, se cumple que

$$f(x^*, y^*) = 0 \quad \text{y} \quad g(x^*, y^*) = 0$$

Ahora, provocamos una pequeña perturbación muy cerca del punto fijo, lo que se traduce en las nuevas variables

$$\delta x = x - x^* \quad \text{y} \quad \delta y = y - y^*$$

Con el fin de estudiar el carácter creciente o decreciente de estas perturbaciones, debemos reescribir las ecuaciones diferenciales para  $\delta x$  y  $\delta y$ . Comenzando por la ecuación para  $\delta x$ , debido a que  $x^*$  es constante, se deduce que  $\delta \dot{x} = \dot{x}$ . Por consiguiente, tenemos que

$$\delta \dot{x} = f(x^* + \delta x, y^* + \delta y)$$

Recurriendo a una expansión en serie de Taylor en torno a  $(x^*, y^*)$ , la anterior expresión toma la forma aproximada

$$\delta \dot{x} = f(x^*, y^*) + \delta x \left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_{(x^*, y^*)} + \delta y \left. \frac{\partial f}{\partial y} \right|_{(x^*, y^*)} + O(\delta x^2, \delta y^2, \delta x \delta y)$$

donde  $O(\delta x^2, \delta y^2, \delta x \delta y)$  representa los términos cuadráticos en  $\delta x$  y  $\delta y$ . Estos términos cuadráticos son muy pequeños, puesto que  $\delta x$  y  $\delta y$  denotan perturbaciones de valor muy pequeño con respecto a  $x^*$  e  $y^*$ .

Análogamente, para  $\delta y$  se obtiene la ecuación aproximada

$$\delta \dot{y} = g(x^*, y^*) + \delta x \left. \frac{\partial g}{\partial x} \right|_{(x^*, y^*)} + \delta y \left. \frac{\partial g}{\partial y} \right|_{(x^*, y^*)} + O(\delta x^2, \delta y^2, \delta x \delta y)$$

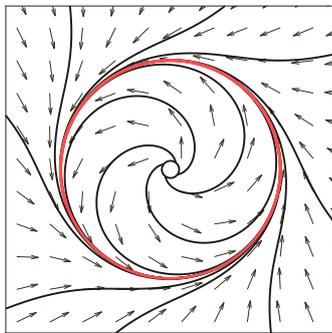
Obviando los términos cuadráticos agrupados mediante  $O(\delta x^2, \delta y^2, \delta x \delta y)$ , podemos resumir el efecto de la perturbación  $(\delta x, \delta y)$  como

$$\begin{pmatrix} \delta \dot{x} \\ \delta \dot{y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \partial f / \partial x & \partial f / \partial y \\ \partial g / \partial x & \partial g / \partial y \end{pmatrix}_{(x^*, y^*)} \begin{pmatrix} \delta x \\ \delta y \end{pmatrix}$$

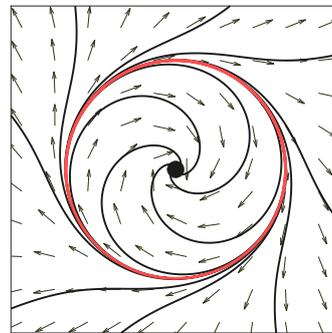
La expresión anterior representa el sistema linealizado, cuya dinámica se rige por los principios descritos en §2.1.1. Cabe destacar que la matriz de coeficientes  $A$  empleada en los sistemas lineales toma ahora la forma matriz jacobiana  $J_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}$  evaluada en el punto fijo  $(x^*, y^*)$ .

### 2.3. Ciclos límite

Continuando con la fenomenología relativa a los sistemas dinámicos no lineales, introducimos ahora el concepto de **ciclo límite**. Un ciclo límite es una trayectoria cerrada y aislada, a saber, las trayectorias vecinas no son cerradas; dichas trayectorias vecinas o bien son atraídas hacia el ciclo límite, o bien se alejan. Si todas las trayectorias vecinas son atraídas, se dice que el ciclo límite es **estable** (fig. 2.2a). En cambio, si dichas trayectorias son repelidas siempre, tenemos uno **inestable** (fig. 2.2b).



(a) *Ciclo límite estable.*



(b) *Ciclo límite inestable.*

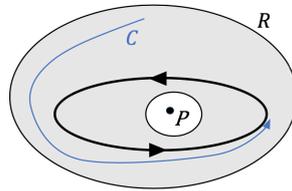
**Figura 2.2.** Representación de los ciclos límite estable (a) e inestable (b). Simulaciones obtenidas con MATLAB.

Antes de plantear una clasificación para los ciclos límite según su naturaleza estable, inestable o semi-estable, ¿cómo se puede determinar que en un sistema existan órbitas cerradas aisladas? Para responder a esta cuestión se recurre al llamado **teorema de Poincaré-Bendixson**, cuyo enunciado es el siguiente [4]:

Suponemos que

- (A)  $R$  es un subconjunto cerrado del plano;
- (B)  $\dot{\vec{x}} = \vec{f}(\vec{x})$  es un campo vectorial continuo y diferenciable en un conjunto abierto contenido en  $R$ ;
- (C)  $R$  no contiene puntos fijos; y que
- (D) Existe una trayectoria  $C$  confinada en  $R$ , es decir, empieza en  $R$  y acaba en  $R$  para todo tiempo futuro.

Entonces, o bien  $C$  es una órbita cerrada, o bien decae en forma de espiral hacia otra órbita cerrada a medida que  $t \rightarrow \infty$ . En cualquier caso,  $R$  contiene al menos una órbita cerrada.



**Figura 2.3.** El punto fijo  $P$  queda fuera de  $R$  y la trayectoria  $C$  está confinada en  $R$ . Existe al menos una órbita cerrada en  $R$ .

El teorema se representa mediante el esquema en fig. 2.3. En conclusión, este teorema arroja un importante resultado concerniente al plano de fases de los sistemas bidimensionales, ya que predice la imposibilidad de que haya trayectorias con comportamiento caótico. Es decir, reduce las posibilidades del comportamiento dinámico en el espacio de fases de dimensión  $\leq 2$  a un conjunto limitado de trayectorias donde, o bien están confinadas en una región que no contiene puntos fijos y eventualmente se aproximan a órbitas cerradas, o bien son atraídas o repelidas por nodos.

## 2.4. Bifurcaciones

Si un sistema presenta dependencia con respecto a un parámetro real, se observa que el cambio en el valor de dicho parámetro puede producir un cambio en los puntos fijos y su estabilidad. Estos cambios en la dinámica del sistema se conocen como **bifurcaciones**, los cuales constituyen transiciones en el plano de fases. A medida que los sistemas no lineales se varían paramétricamente encontramos que los puntos fijos pueden crearse, destruirse o incluso desestabilizarse. Esto también ocurre con las órbitas cerradas; por tanto, podemos describir los mecanismos a través de los que aparecen o desaparecen oscilaciones en los sistemas. Haciendo uso de diversos ejemplos canónicos, a continuación se presentan algunos tipos de bifurcaciones.

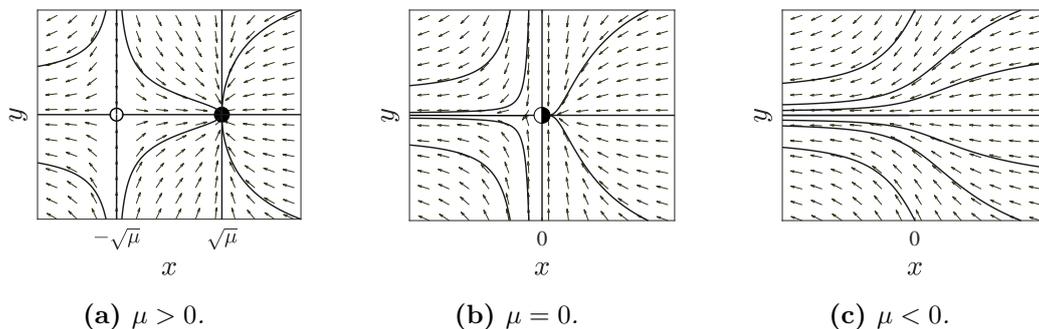
### 2.4.1. Bifurcación silla-nodo

En primer lugar, la **bifurcación silla-nodo** constituye el mecanismo básico por el que se crean y destruyen los puntos fijos. A medida que se varía un parámetro, puede ocurrir que dos puntos fijos se acerquen, choquen y eventualmente se aniquilen mutuamente, tal y como se muestra en el siguiente ejemplo.

Consideramos el sistema prototípico

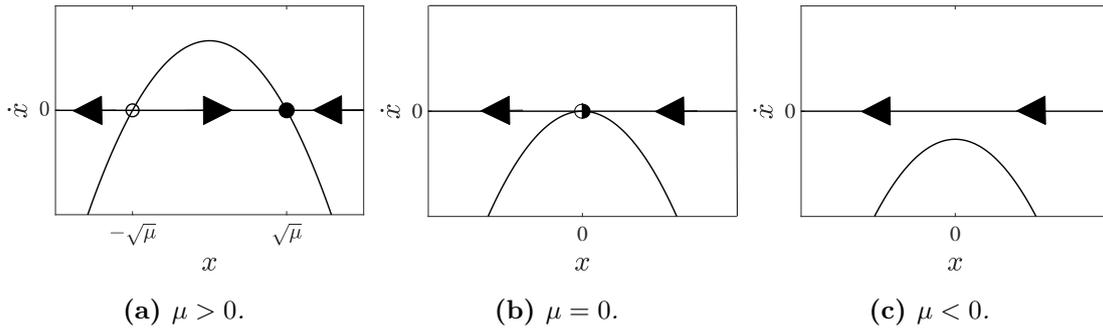
$$\begin{aligned}\dot{x} &= \mu - x^2 \\ \dot{y} &= -y\end{aligned}$$

donde la variación del parámetro  $\mu$  provoca cambios en el retrato de fase (fig. 2.4). Cuando  $\mu > 0$ , según fig. 2.4a, tenemos un nodo estable en  $(\sqrt{\mu}, 0)$  y un punto de silla en  $(-\sqrt{\mu}, 0)$ . A medida que  $\mu$  decrece, los puntos fijos se van acercando hasta que ambos chocan en  $(0, 0)$  cuando  $\mu = 0$  (fig. 2.4b). Si el parámetro sigue decreciendo hasta que  $\mu < 0$ , los puntos fijos del sistema desaparecen (fig. 2.4c). En definitiva, notamos que en el valor crítico  $\mu_c = 0$  tiene lugar una bifurcación silla-nodo, y no un conjunto de puntos fijos no aislados como se deduciría de la linealización.



**Figura 2.4.** Retratos de fase antes (a), durante (b) y después (c) de la bifurcación silla-nodo para el sistema canónico  $\dot{x} = \mu - x^2$ ,  $\dot{y} = -y$ . (MATLAB)

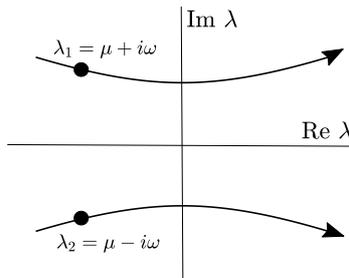
En fig. 2.5 se muestra cómo cambia el campo vectorial unidimensional  $\dot{x} = \mu - x^2$  según el valor de  $\mu$ . Debido al término no lineal  $x^2$ , es posible tener dos puntos fijos ( $\mu > 0$ ) que se van acercando hasta colisionar ( $\mu = 0$ ) y se aniquilan mutuamente ( $\mu < 0$ ). De hecho, es necesario que en el entorno de la bifurcación cualquier ecuación  $\dot{x} = f(\mu, x)$  se aproxime localmente a una parábola.



**Figura 2.5.** Campo vectorial de la forma normal  $\dot{x} = \mu - x^2$  de la bifurcación silla-nodo según el parámetro  $\mu$ . Cuando el parámetro es  $0 < \mu \ll 1$ , la velocidad en  $x = 0$  es tan pequeña que se forma una región de cuello de botella donde se necesita un tiempo  $t_{\text{bottleneck}} \sim \pi/\sqrt{\mu}$  para cruzarlo de un lado hacia el otro.

### 2.4.2. Bifurcación Hopf

Si bien la bifurcación silla-nodo es la responsable de la creación y destrucción de los puntos fijos, la **bifurcación Hopf** consiste en la aparición y desaparición de oscilaciones en el sistema y los cambios que se producen en su estabilidad. Dicha bifurcación tiene lugar cuando los autovalores del sistema linealizado, que son complejos conjugados de la forma  $\lambda = \mu \pm i\omega$ , cruzan el eje imaginario de un lado hacia el otro (fig. 2.6).



**Figura 2.6.** Cuando ocurre la bifurcación Hopf los autovalores cruzan el eje imaginario con velocidad no nula.

Cuando ambos autovalores son complejos conjugados, entonces el sistema tiene un punto fijo que es una espiral estable si  $\Re(\lambda) = \mu < 0$  y una espiral inestable si  $\Re(\lambda) = \mu > 0$ . Partiendo de esta consideración, a continuación se muestran cuáles son las bifurcaciones mediante las que dichas espirales pueden ser estabilizadas o desestabilizadas en los sistemas no lineales.

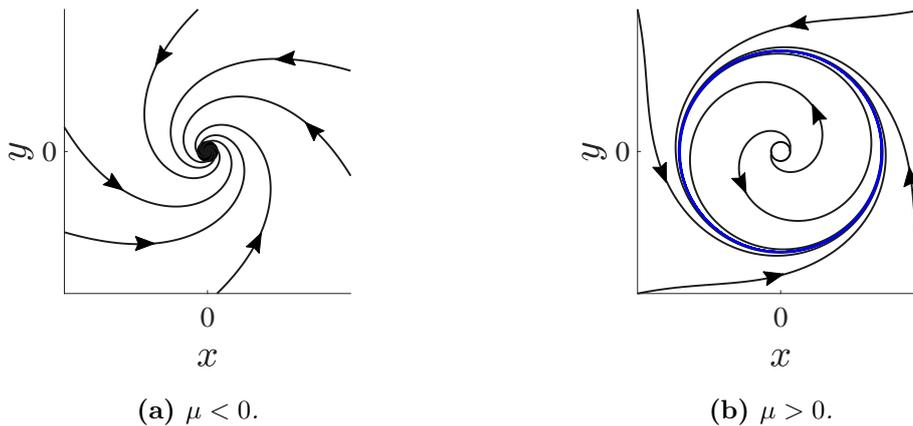
## I. Bifurcación Hopf supercrítica:

Este es el caso en el que una espiral estable se transforma en una espiral inestable rodeada por un pequeño y, en general, ciclo límite elíptico. Por ejemplo, consideramos el sistema típico

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \mu r - r^3 \\ \dot{\theta} &= \omega \end{aligned} ,$$

escrito en coordenadas polares. El valor del parámetro  $\mu$  denota la estabilidad del punto fijo en el origen y  $\omega$  controla la frecuencia de las oscilaciones. Según los diagramas de fase representados en fig. 2.7, notamos un cambio en la estabilidad del punto fijo en el origen que sucede en  $\mu_c = 0$ . Por un lado, cuando  $\mu < 0$ , el origen  $r = 0$  es una espiral estable a la que las trayectorias decaen exponencialmente como  $r(t) \sim e^{-t}$  (fig. 2.7a). Sin embargo, cuando  $\mu > 0$ , en el origen se forma una espiral inestable rodeada por un ciclo límite totalmente estable cuyo radio es  $r = \sqrt{\mu}$  (fig. 2.7b).

Finalmente, en el momento de la bifurcación ( $\mu = 0$ ), de la linealización del sistema se deduce erróneamente un centro en el origen. Sin embargo, según la resolución analítica del problema de valores iniciales  $\dot{r} = -r^3$ ,  $r(0) = r_0$ , el origen sigue siendo una espiral estable donde el decaimiento de las trayectorias no es exponencial, puesto que  $r(t) \sim 1/\sqrt{2t}$ . Entonces, para  $\mu = 0$  la linealización del sistema no es válida debido a la importancia del término no lineal  $-r^3$ .



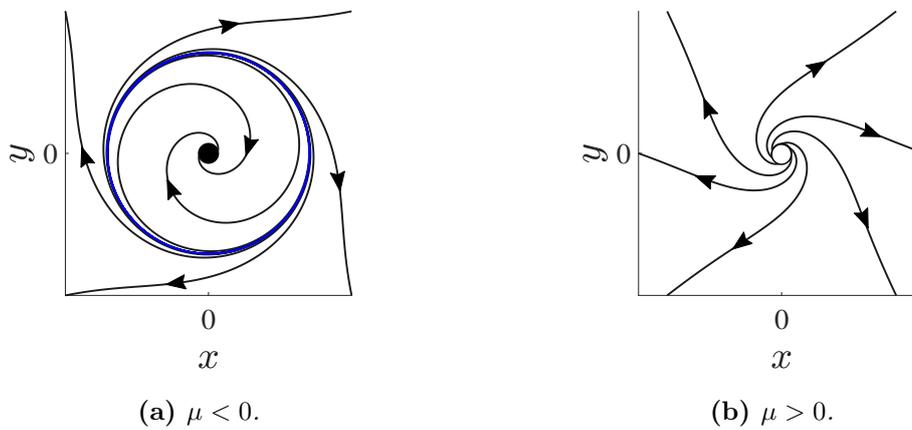
**Figura 2.7.** Retratos de fase en coordenadas cartesianas del sistema  $\dot{r} = \mu r - r^3$ ,  $\dot{\theta} = \omega$ , en función del parámetro  $\mu$ . (MATLAB)

## II. Bifurcación Hopf subcrítica:

La bifurcación Hopf subcrítica, en cambio, se fundamenta en que las trayectorias saltan tras la bifurcación a un atractor lejano, que comúnmente es un punto fijo, otro ciclo límite o el infinito. Con el fin de ejemplificar esta bifurcación, consideramos el sistema

$$\begin{aligned}\dot{r} &= \mu r + r^3 \\ \dot{\theta} &= \omega\end{aligned}$$

Al igual que en el caso supercrítico, la bifurcación ocurre en  $\mu_c = 0$ . En fig. 2.8, se pueden visualizar los retratos de fase antes ( $\mu < 0$ ) y después ( $\mu > 0$ ) de la bifurcación.



**Figura 2.8.** Retratos de fase en coordenadas cartesianas del sistema  $\dot{r} = \mu r + r^3$ ,  $\dot{\theta} = \omega$ , en función del parámetro  $\mu$ . (MATLAB)

## 3. CAOS

### 3.1. Definiendo el caos

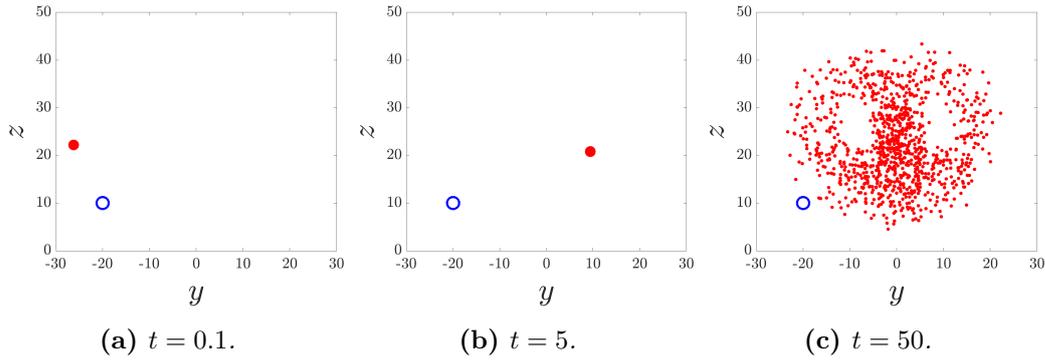
Empezando por la dinámica de las ecuaciones diferenciales unidimensionales, se observa que dada cualquier condición inicial, la trayectoria resultante en el espacio de fases de una dimensión únicamente puede presentar crecimiento, decaimiento o equilibrio. Asimismo, la dinámica de los sistemas de dos ecuaciones ordinarias descritas en el capítulo anterior tampoco aumenta en complejidad con respecto al caso unidimensional, puesto que también surgen siempre trayectorias de carácter predecible, incluyendo las oscilaciones. Sin embargo, a medida que se aumenta la dimensión de los sistemas no lineales, aparece nueva fenomenología que deja atrás la dinámica predecible y se adentra en el caos.

Se dice que son caóticos aquellos sistemas donde diferencias muy pequeñas en las condiciones iniciales provocan trayectorias que divergen exponencialmente. Esta característica del caos se traduce en que la predicción a largo plazo sea imposible. Debido a la dependencia sensible en las condiciones iniciales, los sistemas caóticos exhiben trayectorias aperiódicas que no se aproximan a puntos fijos u órbitas a medida que  $t \rightarrow \infty$ . En cambio, estas trayectorias se aproximan a un conjunto en el espacio de fases que comúnmente se conoce como atractor extraño o atractor caótico.

La dinámica subyacente a algunos sistemas deterministas puede ser caótica, ya que la no linealidad es el origen del caos; los términos no lineales en las ecuaciones diferenciales amplifican exponencialmente pequeñas diferencias en las condiciones iniciales. Es decir, el comportamiento caótico no proviene de aleatoriedad o ruido de los parámetros.

### 3.2. Divergencia exponencial de trayectorias cercanas

La antes mencionada dependencia sensible en las condiciones iniciales se evidencia gráficamente cuando se toma un conjunto de condiciones iniciales vecinas sobre un atractor caótico. Aunque estas condiciones iniciales parecen casi idénticas, cada punto evoluciona de acuerdo con la dinámica del sistema de manera muy dispar a la de sus vecinos; a medida que el tiempo aumenta, los estados finales de las soluciones se dispersan haciendo que podamos encontrar estados finales repartidos por cualquier lugar en torno al atractor. En fig. 3.1 tomamos las conocidas ecuaciones de Lorenz para ilustrar la divergencia que sufren las trayectorias para un conjunto de 50 condiciones iniciales muy próximas entre sí.



**Figura 3.1.** *Divergencia de las trayectorias en un atractor caótico partiendo de 1000 condiciones iniciales vecinas (puntos azules) dispersas en un segmento de tamaño  $10^{-3}$ . Se muestra la posición de los puntos finales de las trayectorias (puntos rojos) según las ecuaciones de Lorenz en los tiempos  $t = 0.1, 5$  y  $50$ . Ecuaciones de Lorenz:  $(\dot{x}, \dot{y}, \dot{z}) = (\sigma y - \sigma x, \rho x - xz - y, xy - \beta z)$  [6]. Parámetros:  $\sigma = 10, \rho = 28$  y  $\beta = 8/3$ . (MATLAB)*

Con el fin de cuantificar la divergencia que sufren las trayectorias vecinas, consideremos primero una trayectoria sobre el atractor, de tal manera que cada punto de la trayectoria  $\vec{x}(t)$  representa un punto sobre el atractor en  $t$ . Consideramos ahora un punto  $\vec{x}(t) + \delta\vec{x}(t)$  muy próximo con una separación infinitesimal inicial  $\delta\vec{x}(0)$ . Entonces, se tiene que la norma de dicha perturbación evoluciona según [4]

$$\|\delta\vec{x}(t)\| \approx \|\delta\vec{x}(0)\|e^{\Lambda t}$$

Es decir, la separación entre trayectorias vecinas o bien crece exponencialmente rápido si  $\Lambda > 0$ , o bien converge a 0 si  $\Lambda < 0$ . Por lo tanto, este valor  $\Lambda$  caracteriza la convergencia o divergencia que sufren dichas trayectorias vecinas, proporcionando una medida cuantitativa de la dinámica del atractor. Esta cantidad  $\Lambda$  se conoce como exponente de Lyapunov, cuya definición se puede encontrar posteriormente en §3.3.

Por último, cabe discutir cómo afecta un valor de  $\Lambda$  positivo a la predicción a largo plazo de dos trayectorias cuyas condiciones iniciales son prácticamente indistinguibles. Por ello, definimos un tiempo de horizonte ( $t_{\text{horizonte}}$ ) a partir del cual se considera que la predictibilidad del sistema se hace imposible. Además, tomamos  $a$  como medida de tolerancia, es decir, suponemos que la predicción se hace intolerable cuando  $\|\delta\vec{x}(t)\| \geq a$ . Entonces, la predicción falla a partir de

$$t_{\text{horizonte}} \sim O\left(\frac{1}{\Lambda} \ln \frac{a}{\|\delta\vec{x}(0)\|}\right)$$

Se observa que la dependencia logarítmica del tamaño de la perturbación  $\|\delta\vec{x}(0)\|$  complica en gran medida un posible intento de aumentar el tiempo de horizonte. Por ejemplo, a pesar de que se reduzca una perturbación inicial de  $\|\delta\vec{x}(0)\| = 10^{-7}$  por un factor  $10^{-6}$ , con una tolerancia de  $a = 10^{-3}$ , se obtiene un tiempo  $t_{\text{horizonte}}$  únicamente 2.5 veces mayor.

### 3.3. Exponente de Lyapunov

Como se ha dicho anteriormente, el exponente de Lyapunov  $\Lambda$  sirve como medida del caos presente en los sistemas dinámicos no lineales. Cuando  $\Lambda > 0$ , la separación entre trayectorias cercanas crece exponencialmente rápido y, por tanto, el sistema muestra comportamiento caótico. Definimos el exponente de Lyapunov tomando el límite

$$\Lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \frac{\|\vec{\delta x}(t)\|}{\|\vec{\delta x}(0)\|} \quad (3.1)$$

donde  $\vec{\delta x}(0)$  representa una perturbación infinitesimal respecto a la condición inicial  $\vec{x}(0) = \vec{x}_0$  y  $\vec{\delta x}(t)$  denota la evolución de dicha perturbación según la dinámica del sistema.

Para un sistema dinámico autónomo de  $n$  dimensiones hay un espectro de  $n$  diferentes exponentes de Lyapunov  $\Lambda_i$ , con  $i = 1, \dots, n$ . El mayor exponente  $\Lambda$  del espectro, cuyo valor se asocia a la dirección más inestable en el espacio de fases, es el que viene dado por la ecuación (3.1). De ahora en adelante, nos referimos a  $\Lambda$  como único valor para caracterizar el caos en los sistemas continuos. En la tabla 3.1, se muestra el signo que tiene el mayor exponente de Lyapunov correspondiente a cada tipo de atractor en el espacio de fases de  $n = 3$ .

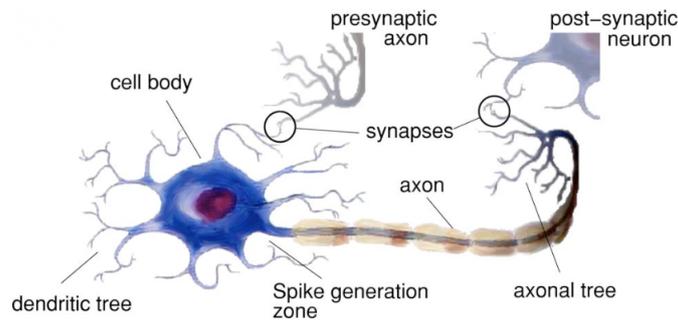
$\Lambda$	Tipo de atractor
(-)	Punto fijo
0	Ciclo límite
(+)	Atractor caótico

**Tabla 3.1.** Según el valor negativo (-), positivo (+) o nulo (0) que tenga el mayor exponente de Lyapunov  $\Lambda$ , se tiene un tipo diferente de atractor en el espacio de fases [7].

## 4. MODELOS DE DINÁMICA NEURONAL

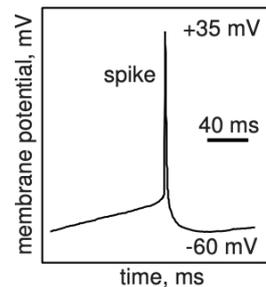
### 4.1. Conceptos previos

Antes de comenzar con la descripción de los modelos neuronales que se incluyen en este capítulo, es necesario introducir brevemente la terminología biológica que se emplea en dichos modelos. En primer lugar, el objeto de estudio son las neuronas, que son las células principales del sistema nervioso. Tal y como se muestra en fig. 4.1, son tres partes las que constituyen las neuronas: el soma o cuerpo celular, las dendritas (receptores de impulsos nerviosos) y el axón (conductor de impulsos hacia otras neuronas). Además, las conexiones entre diferentes neuronas se denominan sinapsis.



**Figura 4.1.** Dibujo esquemático de una neurona identificando sus partes principales y mostrando las conexiones con otras neuronas.[2]

Las neuronas transmiten los impulsos a través de canales de iones en su membrana celular. Debido a diferentes concentraciones de iones como  $\text{Na}^+$  o  $\text{K}^+$  dentro y fuera de la célula, a cada lado de la membrana celular se puede encontrar una diferencia de potencial llamada potencial de membrana o  $v$ . Dado que las neuronas son células excitables, son capaces de generar una sobretensión momentánea en el potencial de membrana que se conoce con el nombre de potencial de acción. Estos potenciales de acción provocan que las neuronas realicen impulsos nerviosos, también denominados disparos o *spikes* (fig. 4.2).



**Figura 4.2.** Disparo típico de una neurona debido a la generación de un potencial de acción. La amplitud del disparo es de  $\sim 100\text{mV}$  y su duración es de  $1 - 2\text{ms}$  [2].

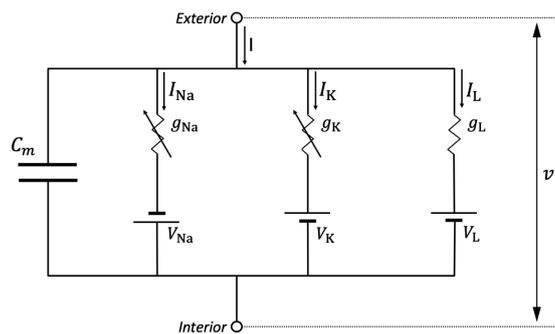
## 4.2. Modelos para una neurona

La modelización de una sola neurona es el punto de partida para entender mediante qué mecanismos se producen los impulsos nerviosos y cómo éstos se coordinan en poblaciones neuronales a gran escala. Por ello, a continuación se describen tres importantes modelos para neuronas individuales, a saber, el modelo Hodgkin-Huxley (§4.2.1), el modelo *linear integrate-and-fire* (§4.2.2) y el modelo *quadratic integrate-and-fire* (§4.2.3).

### 4.2.1. Modelo Hodgkin-Huxley

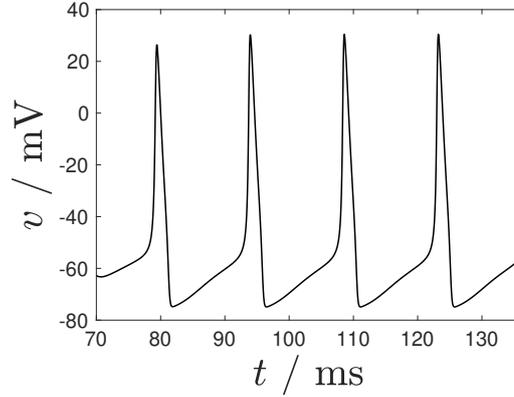
El modelo publicado por Alan Hodgkin y Andrew Huxley en 1952 es considerado como uno de los mayores hitos en la neurociencia matemática. Valiéndose del axón gigante del calamar, el llamado modelo de Hodgkin-Huxley (H-H) sirvió para explicar la generación de potenciales de acción mediante la dinámica de los iones transmisores de corriente.

Desde un punto de vista físico, cada neurona es equivalente a un circuito eléctrico, donde iones como  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  y  $\text{Cl}^-$  disueltos en el medio son los portadores de carga (ver fig. 4.3). Dichos iones entran y salen de sus respectivos canales según sus conductancias, generando así un cambio en el potencial de membrana  $v$ . Por lo tanto, la diferencia en la concentración de los iones dentro y fuera de la célula nerviosa es la causa de la diferencia de potencial  $v$ . Además, debido a que las conductancias dependen de  $v$  de forma no lineal, las neuronas son células excitables desde su estado en reposo, pudiendo generar potenciales de acción según la activación o desactivación de los canales [9]. El modelo H-H consiste en un sistema de cuatro ecuaciones diferenciales ordinarias, cuya resolución numérica da como resultado el potencial  $v(t)$  en fig. 4.4.



**Figura 4.3.** Descripción del circuito equivalente para una neurona según el modelo H-H. La membrana celular actúa como un condensador  $C_m$  capaz de generar potenciales de acción. Cada canal iónico está representado por una resistencia donde las conductancias  $g_{\text{Na}}$  y  $g_{\text{K}}$  no son constantes. La corriente ohmica  $I_L$  corresponde principalmente a  $\text{Cl}^-$  y otros iones, y su conductancia asociada  $g_L$  es constante.

Cuando una neurona está en un equilibrio de Nernst (en reposo), el potencial de membrana suele tener un valor típico de  $v = v_{\text{in}} - v_{\text{ex}} \sim -70\text{mV}$  [9]. El estado en reposo de la neurona puede ser excitado cuando la corriente externa  $I(t)$  que recibe la célula es capaz de abrir canales iónicos de tal manera que el potencial  $v$  aumenta y sobrepasa un cierto umbral a partir del cual se genera un disparo (fig. 4.4).



**Figura 4.4.** Simulación numérica del modelo Hodgkin-Huxley donde el estímulo es una corriente externa de  $I_0 = 10\text{mA}$ . Obtenido con MATLAB mediante el código en [11].

#### 4.2.2. Modelo *linear integrate-and-fire* (LIF)

Antes de la publicación del modelo H-H, Louis Édouard Lapicque propuso en 1907 un modelo para describir la dinámica de neuronas individuales. Dicho modelo se conoce como *linear integrate-and-fire* (LIF), e introdujo una formulación matemática sencilla basada en la asignación de valores al umbral de disparo. Asumiendo que las conductancias  $g_{\text{Na}}$ ,  $g_{\text{K}}$  y  $g_{\text{L}}$  son constantes, este modelo se basa en que el disparo ocurre si  $v$  alcanza un valor crítico para el que se genera un potencial de acción. A diferencia de la propuesta de Hodgkin y Huxley, el potencial de membrana alcanza el umbral de disparo si la corriente externa  $I(t)$  es lo suficientemente grande, independientemente de las conductancias iónicas. Este modelo se describe mediante el sistema

$$\dot{v} = -v + b + I(t); \text{ si } v = v_{th}, \text{ entonces } v \leftarrow v_{res}. \quad (4.1)$$

donde el estado en reposo es  $v = b$ , el valor umbral se sitúa en  $v_{th}$  y el valor de reseteo es  $v_{res}$  [8]. Cuando  $v$  llega al valor umbral  $v_{th}$  y desencadena un potencial de acción, el potencial de membrana se restablece inmediatamente a un valor de reseteo  $v_{res}$  antes de integrar de nuevo el sistema.

#### 4.2.3. Modelo *quadratic integrate-and-fire* (QIF)

A pesar de su simplicidad matemática, las neuronas LIF constituyen una buena descripción para modelar algunos aspectos sencillos de la dinámica neuronal. Sin embargo, poseen ciertas limitaciones que pueden conducir a conclusiones erróneas; el modelo LIF carece de un punto de inflexión en  $v(t)$  por debajo del umbral, a

diferencia de lo que ocurre en los modelos tipo H-H derivados de las neuronas en algunos mamíferos [9]. Para solventar este inconveniente, se debe de hacer una modificación en la ecuación (4.1), de tal manera que se sustituye el término lineal  $-v$  por el cuadrático  $v^2$ . Este cambio resulta en el modelo llamado *quadratic integrate-and-fire* (QIF) descrito por el siguiente sistema [8]:

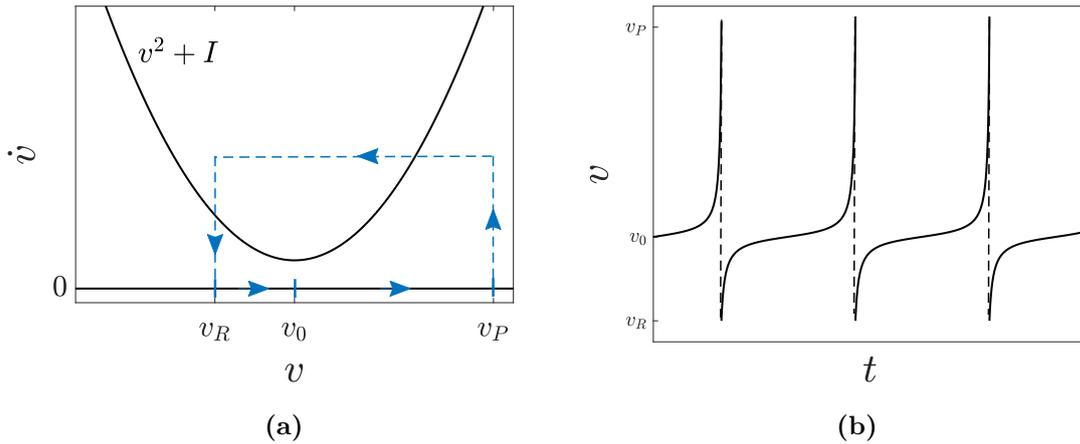
$$\dot{v} = v^2 + I; \text{ si } v = v_P, \text{ entonces } v \leftarrow v_R \quad (4.2)$$

donde  $v_P$  no es el umbral, sino el valor pico del disparo. Ahora, se considera el voltaje de reseteo  $v_R$ . Recordando la sección §2.4.1, se observa que la ecuación (4.2) representa la forma normal de la bifurcación silla-nodo.

La dinámica de la ecuación (4.2) es diversa, ya que dependiendo del valor de  $I$  los equilibrios del sistema varían de manera análoga a la forma normal de la bifurcación silla-nodo (fig. 2.5). Además, la dinámica de la neurona QIF muestra comportamientos diferentes según los valores del voltaje inicial  $v_0$  y el voltaje de reseteo  $v_R$ . Cuando  $I < 0$ ,  $\dot{v} = 0$  tiene dos raíces reales, una correspondiente al nodo estable  $-\sqrt{|I|}$  y otra al nodo inestable  $\sqrt{|I|}$ . Si  $I$  alcanza el valor  $I = 0$ , ambos puntos fijos colisionan generando una bifurcación silla-nodo. Tras la bifurcación, cuando  $I > 0$ , el sistema deja de tener puntos fijos y produce disparos con periodo

$$T = \int_{v_R}^{v_P} \frac{dv}{v^2 + I} = \frac{1}{\sqrt{I}} \arctan \left( \frac{v}{\sqrt{I}} \right) \Big|_{v_R}^{v_P} = \frac{1}{\sqrt{I}} \arctan \left[ \frac{\sqrt{I}(v_P - v_R)}{I + v_P v_R} \right] \leq \frac{\pi}{\sqrt{I}} \quad (4.3)$$

Una muestra de la generación de disparos periódicos puede encontrarse en fig. 4.5, donde se ha realizado la integración numérica de la ecuación (4.2) con  $I = 0.1$ . Nótese la semejanza entre la generación de disparos en fig. 4.4 (H-H) y en fig. 4.5b.



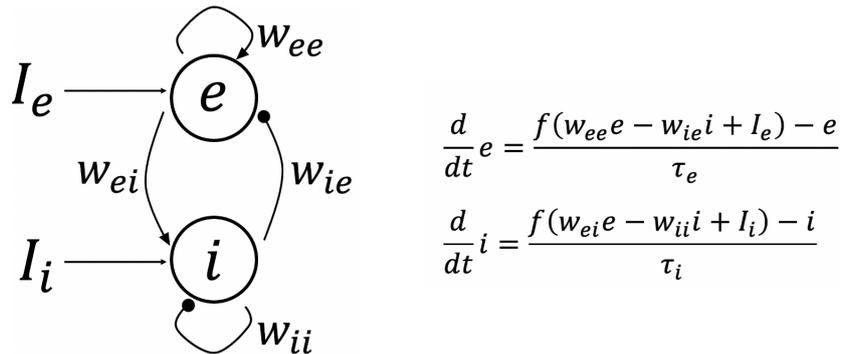
**Figura 4.5.** (a) Dinámica del modelo QIF (4.2) cuando  $I > 0$ ; la integración de  $\dot{v} = f(v)$  comienza en  $v_0$ , y cuando el potencial de membrana alcanza el pico  $v_P$ , éste se resetea a  $v_R$ . (b) Evolución temporal del potencial de membrana  $v$  donde se generan disparos periódicos. (MATLAB)

### 4.3. Modelos para poblaciones de neuronas

El cerebro es un sistema donde sus partes (células nerviosas) están acopladas de forma intrincada, por lo que resulta complicado saber qué información es relevante sustraer para modelar la dinámica a gran escala. Una descripción microscópica para neuronas individuales no es adecuada para explicar funciones cerebrales a gran escala, tales como el procesamiento sensorial, la memoria o el aprendizaje [10]. Por lo tanto, es necesaria una perspectiva holística que tome en consideración la interacción de las neuronas cuando están acopladas en red, dejando a un lado la neurobiología detrás de cada célula individual. Para ello, se emplea la teoría del campo medio, ya que es una buena aproximación macroscópica que hace uso de herramientas estadísticas para construir un modelo dinámico para poblaciones neuronales. A continuación, se presentan dos modelos que recurren al campo medio para describir los disparos colectivos de las neuronas: el modelo Wilson-Cowan (§4.3.1) y un modelo macroscópico para una población de neuronas QIF (§4.3.2).

#### 4.3.1. Teoría del campo medio: Modelo Wilson-Cowan

En 1972, Wilson y Cowan publicaron unas de las ecuaciones más relevantes en la modelización de la actividad neuronal hasta la fecha. Wilson y Cowan desarrollaron un modelo para una población de neuronas donde se diferencian explícitamente las células excitatorias ( $e$ ) de las inhibitorias ( $i$ ), en términos de sus correspondientes tasas medias de disparo ( $e(t)$  e  $i(t)$  en fig. 4.6). Las células  $e$  son aquellas que se excitan a sí mismas y a las células  $i$ , y las células  $i$  inhiben su propia actividad y la del resto. Además, cada población  $e$  e  $i$  recibe una corriente externa ( $I_e$  e  $I_i$  en fig. 4.6). La tasa media de disparo, a su vez, se define como el promedio del número de disparos por intervalo de tiempo sobre todas las neuronas.



**Figura 4.6.** En el lado izquierdo, esquema de una red de neuronas  $e$ - $i$  mostrando sus interacciones mediante los acoplamientos  $w$ . En el lado derecho, la forma general de las ecuaciones de Wilson-Cowan [9].

En conclusión, el presente modelo es el precursor de la modelización neuronal a gran escala, puesto que introdujo por primera vez unas ecuaciones de campo medio para evitar el ruido relativo a la dinámica de las neuronas individuales [2].

### 4.3.2. Modelo macroscópico para una población de neuronas QIF

Modelos poblacionales como el de Wilson-Cowan han sido de utilidad para dar a entender cómo las neuronas activas producen dinámica colectiva a escala macroscópica, siguiendo ciertas ecuaciones diferenciales denominadas ecuaciones de tasa de disparo o *firing-rate equations* (FRE). Sin embargo, este tipo de modelos de campo medio no describen el efecto que tienen los estados microscópicos de las neuronas en la tasa de disparo.

Recientemente, Montbrió, Pazó y Roxin (2015) [1] propusieron la derivación de un sistema de ecuaciones macroscópicas para una población de neuronas QIF acopladas todas ellas entre sí. Los potenciales de membrana microscópicos de dichas neuronas, por lo tanto, están descritas por la ecuación (4.2). Las ecuaciones resultantes describen la relación existente entre la tasa de disparo  $r(t)$  y el potencial de membrana  $v(t)$  promedios para una población grande de  $N$  neuronas. Estas ecuaciones forman un sistema  $(\dot{r}, \dot{v})$  no lineal de dos ecuaciones diferenciales ordinarias y autónomas.

El siguiente capítulo se centra en explicar la derivación del sistema FRE publicado en [1], desde la descripción de la población de neuronas QIF hasta llegar a las ecuaciones macroscópicas para  $r(t)$  y  $v(t)$  (ec. 5.18).

## 5. MODELO DE TASA DE DISPARO PARA NEURONAS QIF

### 5.1. Derivación de las ecuaciones de tasa de disparo (FRE)

El modelo para una población de neuronas QIF introducido en §4.3.2 se basa en la descripción de su dinámica en torno al umbral de disparo, mediante las ecuaciones de tasa de disparo o FRE (*firing rate equations*) que se derivan a continuación.

#### 5.1.1. Descripción del modelo

Consideramos, en primer lugar, una población de  $N \gg 1$  neuronas QIF sinápticamente acopladas todas ellas entre sí. La descripción microscópica del estado de una población de neuronas QIF se obtiene a través de sus potenciales de membrana individuales  $\{V_j\}_{j=1,\dots,N}$ , regidos por la siguiente ecuación diferencial ordinaria:

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_j, \quad \text{si } V_j \geq V_P, \quad \text{entonces } V_j \leftarrow V_R \quad (5.1)$$

Cada vez que el potencial de membrana  $V_j$  alcanza el valor pico  $V_P$ , la neurona emite un disparo y su voltaje se restaura al valor de reinicio  $V_R$ . En nuestro modelo consideramos el límite  $V_P = -V_R \rightarrow \infty$ . El término  $I_j$  en la ecuación (5.1) denota una corriente aplicada cuya forma es

$$I_j = \eta_j + Jr(t) + I(t) \quad (5.2)$$

donde  $\eta_j$  es un parámetro intrínseco que, junto a la componente  $I(t)$ , conforma el aporte de corriente externa. Dicho parámetro  $\eta$  se distribuye de acuerdo a una función de distribución que llamamos  $g(\eta)$ . A partir de ahora tomamos  $I(t) = 0$ , omitiendo el estímulo externo dependiente del tiempo. Por su parte, el producto del acoplamiento sináptico  $J$  por la activación sináptica media  $r(t)$  representan un *input* recurrente. La activación sináptica media  $r(t)$  se define mediante

$$r(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{k \setminus t_j^k < t} \int_{-\infty}^t a_\tau(t-t') \delta(t' - t_j^k) dt' \quad (5.3)$$

En esta expresión,  $t_j^k$  simboliza el tiempo asociado al  $k$ -ésimo disparo de la  $j$ -ésima neurona. Por su parte,  $\delta(t)$  es la función delta de Dirac y  $a_\tau(t)$  es la activación sináptica normalizada por causa de un solo disparo presináptico con escala temporal  $\tau$ . Por ejemplo, si tomamos  $a_\tau(t) = \Theta(\tau - t)/\tau$  (función escalón de Heaviside), la ecuación (5.3) se transforma en

$$r(t) = \frac{1}{\tau N} \sum_{j=1}^N \sum_{k \setminus t_j^k < t} \int_{t-\tau}^t \delta(t' - t_j^k) dt' \quad (5.4)$$

que representa la suma de los disparos en el sistema desde  $t - \tau$  hasta  $t$ , dividido por  $\tau N$  para obtener el promedio.

### 5.1.2. Formulaci3n continua

En el l3mite termodinámico  $N \rightarrow \infty$ , las ecuaciones (5.1) y (5.2) pierden el índice que denota la  $j$ -ésima neurona. Tomamos una densidad  $\rho$  tal que  $\rho(V|\eta, t)dV$  es la fracci3n de neuronas con potenciales de membrana entre  $V$  y  $V + dV$  y parámetro  $\eta$ , en el instante  $t$ . Adem3s, el parámetro  $\eta$  representa una variable aleatoria continua debido a la nueva formulaci3n continua del modelo. La densidad total de voltaje en el tiempo  $t$  es, entonces,  $\int_{-\infty}^{\infty} \rho(V|\eta, t)g(\eta)d\eta$ . De forma an3loga a lo que se esperaría de la mecánica de un fluido, la densidad de neuronas  $\rho$  debe satisfacer la ecuaci3n de continuidad que conlleva la conservaci3n del n3mero de neuronas:

$$\partial_t \rho + \nabla \cdot (\rho \vec{v}) = 0 \quad (5.5)$$

En la ecuaci3n (5.5) se considera que  $\vec{v}$  representa la velocidad, que en este caso se corresponde a la derivada temporal del potencial de membrana,  $\dot{V}$ , expresada en la ecuaci3n (5.1). Entonces, podemos reescribir

$$\partial_t \rho + \partial_V [\rho(V^2 + \eta + Jr)] = 0 \quad (5.6)$$

La ecuaci3n de continuidad (5.6) tiene una soluci3n estacionaria  $\rho_0$  que adquiere la forma de una funci3n lorentziana, ya que para cada valor de  $\eta$  la densidad es inversamente proporcional a la velocidad. La soluci3n estacionaria puede escribirse como

$$\rho_0 = \frac{c(\eta)}{V^2 + \eta + Jr_0} \quad (5.7)$$

donde  $c(\eta)$  es la constante de normalizaci3n. Esta densidad lorentziana sugiere que las neuronas activas con el mismo valor de  $\eta > -Jr_0$  se distribuyen de acuerdo a una densidad  $\rho_0(V|\eta)$  inversamente proporcional a su velocidad  $\dot{V}$ , y con una constante de normalizaci3n  $c(\eta) = \sqrt{\eta + Jr_0}/\pi$ . En cambio, aquellos valores de  $\eta < -Jr_0$  donde las neuronas no presentan actividad, conducen a una densidad  $\rho_0$  que colapsa en el estado de reposo como una funci3n delta de Dirac.

Asumiendo que, independientemente de la condici3n inicial, las soluciones de la ecuaci3n (5.6) convergen a una funci3n de tipo lorentziano, la densidad condicionada  $\rho(V|\eta, t)$  puede ser expresada mediante el siguiente ansatz lorentziano (LA):

$$\rho(V|\eta, t) = \frac{1}{\pi} \frac{x(\eta, t)}{[V - y(\eta, t)]^2 + x(\eta, t)^2} \quad (5.8)$$

que representa una funci3n lorentziana con una anchura a media altura de  $x(\eta, t)$  y centrada en  $y(\eta, t)$ . La justificaci3n matemática que prueba la validez de este LA para describir completamente la dinámica macrosc3pica de la red de neuronas QIF puede encontrarse en [1].

### 5.1.3. Tasa de disparo $r$ y potencial de membrana medio $v$ : ecuaciones macroscópicas.

Notamos que existe una simple relación entre la anchura  $x(\eta, t)$  de la ecuación (5.8) y la tasa de disparo  $r(\eta, t)$  en su formulación continua. Entendiendo la tasa de disparo como el número de disparos por unidad de tiempo que se dan para cada valor de  $\eta$  en un instante  $t$ ,  $r(\eta, t)$  se puede traducir en  $r(\eta, t) = \rho(V \rightarrow \infty | \eta, t) \dot{V}(V \rightarrow \infty | \eta, t)$ , ya que toma la tasa a la que las neuronas producen disparos de acuerdo con el flujo de la probabilidad en el infinito. De manera más sencilla, se deduce que

$$r(\eta, t) = x(\eta, t)/\pi \quad (5.9)$$

Entonces, la tasa de disparo promedio se corresponde a

$$r(t) = \frac{1}{\pi} \int_{-\infty}^{\infty} x(\eta, t)g(\eta)d\eta \quad (5.10)$$

Cabe destacar que la activación sináptica media descrita en la ecuación (5.4) es equivalente a la tasa de disparo de esta ecuación (5.10), siempre y cuando se tome  $N \rightarrow \infty$  primero, y  $\tau \rightarrow 0$  después. En cuanto a la antes mencionada cantidad  $y(\eta, t)$ , ésta se puede definir como la media del potencial de membrana para cada valor dado de  $\eta$ :

$$y(\eta, t) = \text{p.v.} \int_{-\infty}^{\infty} \rho(V | \eta, t) V dV \quad (5.11)$$

Dado que la integral impropia de la anterior expresión resulta indefinida, se toma el conocido como valor principal de Cauchy, cuyo objetivo es asignar un valor a esta integral. Es decir, se toma  $\text{p.v.} \int_{-\infty}^{\infty} f(x)dx = \lim_{R \rightarrow \infty} \int_{-R}^R f(x)dx$ . Por lo tanto, el potencial de membrana medio se define mediante

$$v(t) = \int_{-\infty}^{\infty} y(\eta, t)g(\eta)d\eta \quad (5.12)$$

Sustituyendo el ansatz lorentziano (5.8) en la ecuación de continuidad (5.6), se obtiene un sistema de dos ecuaciones acopladas para  $x(\eta, t)$  e  $y(\eta, t)$ . Para cada valor de  $\eta$  tenemos que

$$\begin{aligned} \partial_t x &= 2xy \\ \partial_t y &= y^2 - x^2 + Jr + \eta \end{aligned} \quad (5.13)$$

De forma más compacta, el sistema de ecuaciones (5.13) se puede reescribir en forma compleja como

$$\partial_t w(\eta, t) = i[\eta + Jr(t) - w(\eta, t)^2] \quad (5.14)$$

que representa una ecuación integro-diferencial donde definimos  $w(\eta, t) \equiv x(\eta, t) + iy(\eta, t)$ . A pesar de que la ecuación (5.14) es válida para diversas distribuciones  $g(\eta)$  típicas, tomamos una distribución lorentziana con anchura a media altura  $\Delta$  y centrada en  $\bar{\eta}$ :

$$g(\eta) = \frac{\Delta/\pi}{(\eta - \bar{\eta})^2 + \Delta} \quad (5.15)$$

Dicha distribución lorentziana puede escribirse en el plano  $\eta$  complejo como

$$g(\eta) = \frac{1}{2\pi i} \left( \frac{1}{\eta - \bar{\eta} - i\Delta} - \frac{1}{\eta - \bar{\eta} + i\Delta} \right) \quad (5.16)$$

La resolución de las integrales en las ecuaciones (5.10) y (5.12) pasa por cerrar el contorno de la integral en el plano complejo  $\eta$  y recurrir al teorema del residuo. En la mitad inferior del plano  $\eta$  encontramos un polo en  $\eta = \bar{\eta} - i\Delta$ , por lo que

$$\pi r(t) + iv(t) = \int_{-\infty}^{\infty} w(\eta, t)g(\eta)d\eta = w(\bar{\eta} - i\Delta, t) \quad (5.17)$$

Por lo tanto, la tasa de disparo  $r(t)$  y el potencial de membrana medio  $v(t)$  dependen exclusivamente del valor de  $w$  en el polo de  $g(\eta)$  en la mitad inferior del plano  $\eta$ . Entonces, únicamente se necesita evaluar la ecuación (5.14) en dicho polo. A partir de la ecuación anterior se acaba obteniendo el siguiente sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias que representa las ecuaciones de tasa de disparo (FRE) [1]:

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv \\ \dot{v} &= v^2 + \bar{\eta} + Jr - \pi^2 r^2 \end{aligned} \quad (5.18)$$

En conclusión, se obtiene un sistema dinámico en términos de la tasa de disparo  $r$  y el potencial de membrana  $v$  promedios (colectivos). La tasa de disparo total es una magnitud real con valores  $r > 0$ . Además, cabe destacar el potencial de membrana  $v$  presente en este modelo de campo medio, ya que se rige por una expresión semejante a la de una neurona QIF individual pero sin sufrir un reseteo tras el disparo; la divergencia se evita debido al término  $-\pi^2 r^2$ . El parámetro  $J$  del acoplamiento sináptico y la media de la corriente intrínseca  $\bar{\eta}$  son los parámetros que determinan el estado macroscópico de la población neuronal, tal y como se estudia en §5.2.

## 5.2. Diagrama de fase y bifurcaciones

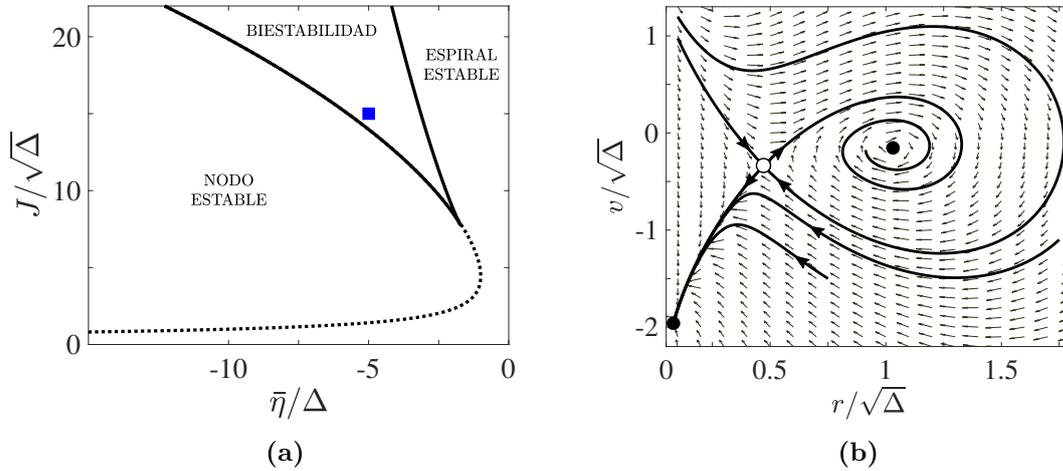
En la sección anterior se ha derivado detalladamente un sistema de dos ecuaciones que describe la dinámica macroscópica de una población de neuronas QIF. Se trata de un sistema de dos ecuaciones diferenciales ordinarias y autónomas; debido al teorema de Poincaré-Bendixon (§2.3), sabemos que las trayectorias no pueden comportarse caóticamente. El objetivo de esta sección es describir la dinámica del sistema (5.18) desde la perspectiva de su diagrama de fase y los diagramas de bifurcación.

Para cada par de valores  $(\bar{\eta}, J)$  obtenemos un sistema dinámico con un determinado número de puntos fijos  $(r^*, v^*)$  cuya estabilidad se discute a través del sistema linealizado:

$$\begin{pmatrix} \delta\dot{r} \\ \delta\dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2v^* & 2r^* \\ J - 2\pi^2 r^* & 2v^* \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \delta r \\ \delta v \end{pmatrix} \quad (5.19)$$

Observando el diagrama de fase en fig. 5.1a, se identifican tres regiones distintas según la naturaleza del atractor (punto fijo) en cada caso:

- I. **NODO ESTABLE:** Corresponde al estado de baja actividad. Las trayectorias se aproximan a un nodo que es estable, puesto que la traza  $\tau$  y el determinante  $\Delta$  de la matriz jacobiana asociada al sistema linealizado satisfacen  $\tau^2 - 4\Delta > 0$ , con  $\tau < 0$  y  $\Delta > 0$  (ver tabla 2.1).
- II. **ESPIRAL ESTABLE:** Corresponde al estado de alta actividad donde el sistema sufre oscilaciones amortiguadas hacia el punto fijo, que es una espiral estable ( $\tau^2 - 4\Delta < 0$ , con  $\tau < 0$  y  $\Delta > 0$ ).
- III. **BIESTABILIDAD:** Por último, entre los estados de baja y alta actividad se encuentra la región de biestabilidad, donde coexisten dos atractores (un nodo y una espiral) separados por un punto de silla ( $\Delta < 0$ ). El retrato de fase en fig. 5.1b muestra un ejemplo de la dinámica de las trayectorias en la región biestable. En la frontera de la región de biestabilidad tiene lugar una bifurcación silla-nodo, obtenida paraméricamente como  $(\bar{\eta}, J)_{\text{SN}} = [-\pi^2(r^*)^2 - 3\Delta^2/(2\pi r^*)^2, 2\pi^2 r^* + \Delta^2/(2\pi^2(r^*)^3)]$ .

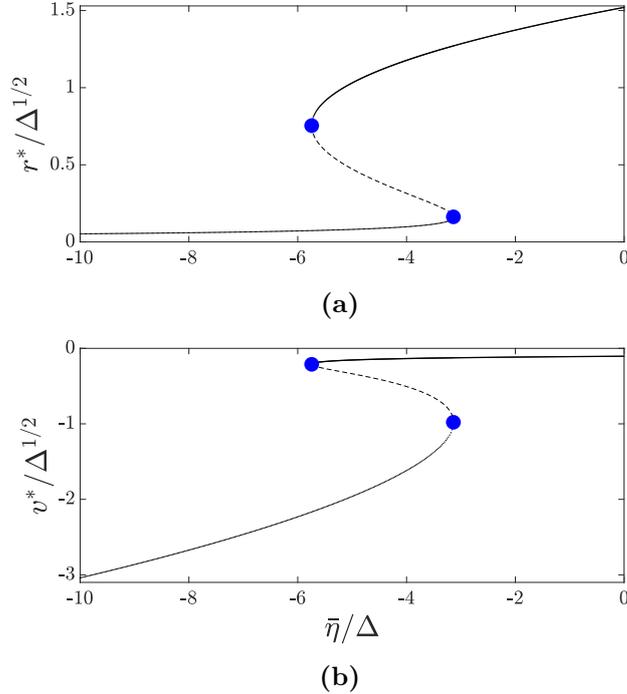


**Figura 5.1.** (a) Diagrama de fase correspondiente a las ecuaciones de tasa de disparo (5.18). (b) Retrato de fase del sistema en la región de biestabilidad, tomando los parámetros  $\bar{\eta}/\Delta = -5$  y  $J/\sqrt{\Delta} = 15$  (cuadrado azul en (a)). (MATLAB)

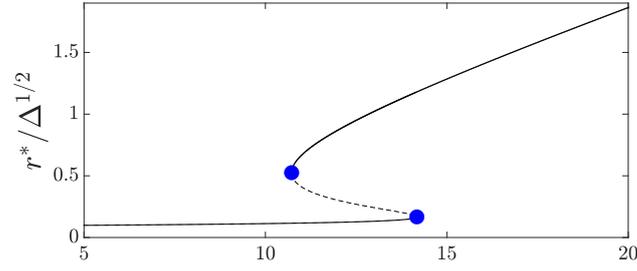
En fig. 5.2 se muestran los diagramas de bifurcación  $r^* - \bar{\eta}$  y  $v^* - \bar{\eta}$  para  $J/\sqrt{\Delta} = 15$ , donde se observa la posición de los puntos fijos según varía  $\bar{\eta}$ . El sistema sufre dos bifurcaciones silla-nodo (puntos azules) donde el nodo estable y el punto de silla pueden surgir o aniquilarse. Estas bifurcaciones ocurren cuando se cruza la frontera de biestabilidad  $(\bar{\eta}, J)_{\text{SN}}$ . Tomando  $\bar{\eta}/\Delta = -3$ , también se representan en fig. 5.3 los diagramas de bifurcación  $r^* - J$  y  $v^* - J$ . De nuevo, se aprecian dos bifurcaciones silla-nodo.

Cuando tratamos de resolver el sistema (5.18) para obtener sus puntos fijos, dado que  $r^* > 0$ , entonces se deduce que  $v^* = -\Delta/(2\pi r^*) < 0$  para todos los valores de los parámetros. Por lo tanto, la traza de la matriz jacobiana en (5.19) es  $\tau = 4v^* < 0$  siempre. Recordando la tabla 2.1, sabemos que con  $\tau < 0$  los autovalores asociados a la matriz jacobiana del sistema linealizado no pueden ser imaginarios puros. Como la bifurcación Hopf requiere que en algún momento los autovalores sean un par de imaginarios puros, se descarta la posibilidad de que en las ecuaciones FRE suceda una bifurcación Hopf.

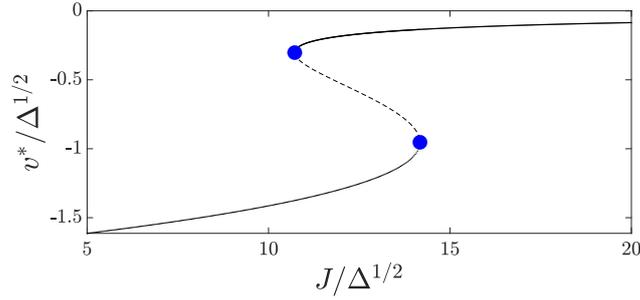
Finalmente, estudiamos cuándo se forman oscilaciones amortiguadas en el sistema. Fijando el parámetro  $\bar{\eta}/\Delta = -3$ , en fig. 5.4 se muestra la frecuencia  $\text{Im}(\lambda) = \omega$  de las oscilaciones en función de  $J$ . Aquí,  $\lambda$  se refiere al autovalor con parte real más grande asociado al sistema linealizado en cada punto fijo, por lo que si su parte imaginaria  $\text{Im}(\lambda) = \omega \neq 0$ , entonces el punto fijo es un foco o punto espiral (ver la tabla 2.1).



**Figura 5.2.** Diagramas de bifurcación  $r^* - \bar{\eta}$  (a) y  $v^* - \bar{\eta}$  (b) donde se destaca que ocurre una bifurcación silla-nodo en los puntos azules ( $\bar{\eta}_{\text{SN},1} \approx -5.74$  y  $\bar{\eta}_{\text{SN},2} \approx -3.14$  con  $\Delta = 1$ ). La línea discontinua representa la posición del punto de silla, que separa al foco estable del nodo estable.  $J/\Delta^{1/2} = 15$ . (MATLAB)

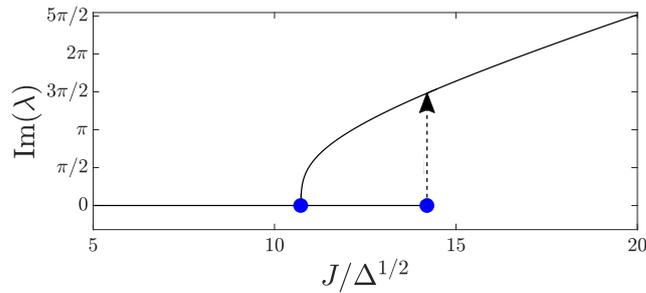


(a)



(b)

**Figura 5.3.** Diagramas de bifurcación  $r^* - J$  (a) y  $v^* - J$  (b).  $\bar{\eta}/\Delta = -3$ . En los puntos azules ocurre una bifurcación silla-nodo ( $J_{\text{SN},1} \approx 10.72$  y  $J_{\text{SN},2} \approx 14.17$  con  $\Delta = 1$ ). (MATLAB)



**Figura 5.4.** Representación de la parte imaginaria  $\text{Im}(\lambda)$  del autovalor que representa la frecuencia de las oscilaciones al decaer al punto fijo, en función del parámetro  $J$ . De izquierda a derecha, el sistema comienza en  $J/\sqrt{\Delta} = 5$  en el estado de baja actividad con  $\text{Im}(\lambda) = 0$ , y continúa así hasta que en  $J_{\text{SN},2} \approx 14.17$  salta al foco estable (flecha discontinua). De derecha a izquierda, el sistema comienza en  $J/\sqrt{\Delta} = 20$  en el estado de alta actividad con cierta frecuencia  $\omega$  que va decreciendo hasta que se hace cero justo antes de la bifurcación silla-nodo en  $J_{\text{SN},1} \approx 10.72$ . Entonces, las oscilaciones desaparecen y las trayectorias se aproximan al nodo.  $\bar{\eta}/\Delta = -3$ . (MATLAB)

## 6. CAOS COLECTIVO: SIMULACIONES

De entre todas las posibilidades dinámicas que ofrecen las FRE derivadas en §5, en este capítulo se pretende detectar el caos cuando se someten las ecuaciones (5.18) a un forzamiento temporal de alguno de sus parámetros. En particular, se considera un acoplamiento sináptico  $J(t)$  forzado sinusoidalmente, de forma que

$$J(t) = J_0 + A \sin(\Omega t) \quad (6.1)$$

donde las oscilaciones centradas en  $J_0$  tienen una amplitud  $A$  y una frecuencia  $\Omega$  constantes. Este parámetro forzado provoca cambios en la fuerza de las conexiones sinápticas y, por tanto, modifica la transmisión de los impulsos eléctricos entre las neuronas de la población.

Tal y como se ha descrito anteriormente, las FRE están compuestas por dos ecuaciones diferenciales ordinarias y autónomas, por lo que constituyen un sistema cuya dinámica es predecible. Sin embargo, en [1] se ha visto que introduciendo un forzamiento temporal en  $\bar{\eta}$  hay situaciones en las que hay caos.

Cabe destacar que las ecuaciones FRE sin forzamiento paramétrico constituyen un sistema bidimensional de ecuaciones autónomas, por lo que no pueden surgir trayectorias caóticas. Sin embargo, al introducir el forzamiento  $J(t)$ , en el sistema se puede hacer un cambio de variables  $\Omega t \rightarrow \phi$  de tal modo que se tiene

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv \\ \dot{v} &= v^2 + \bar{\eta} + (J_0 + A \sin \phi)r - \pi^2 r^2 \\ \dot{\phi} &= \Omega \end{aligned}$$

Por lo tanto, en el sistema forzado es posible tener comportamiento caótico, debido a que es un sistema de dimensión 3.

A continuación, se hace un estudio del caos mediante las simulaciones numéricas obtenidas de las FRE con forzamiento (6.1). Comenzamos por mostrar el cálculo numérico empleado para estimar el exponente de Lyapunov.

### 6.1. Cálculo numérico del exponente de Lyapunov

El mayor exponente de Lyapunov  $\Lambda$  característico de un sistema no lineal es la prueba de la existencia del caos si  $\Lambda > 0$ . Además, el valor de  $\Lambda$  sirve como cuantificación del caos determinista en estos sistemas, debido a que mide la tasa de divergencia o convergencia de las trayectorias que parten de condiciones iniciales cercanas.

La ecuación (3.1) es la definición del mayor exponente de Lyapunov. Considerando dicha definición, se puede recurrir a un algoritmo que, mediante métodos numéricos, estime el valor de  $\Lambda$  para el sistema FRE. Por ello, hemos realizado un algoritmo basado en el siguiente procedimiento:

1. En primer lugar, se toma una condición inicial  $(r_0, v_0)$  y se inicializan las ecuaciones (5.18) para un tiempo  $t = 100$  hasta observar que la trayectoria se aproxima al atractor.
2. Después, se procede a la elección de una perturbación inicial  $(\delta r_0, \delta v_0)$ . En nuestro caso, se opta por tomar una perturbación aleatoria cuya norma sea  $\|(\delta r_0, \delta v_0)\| = 1$ .
3. A continuación, se reanuda la integración de las ecuaciones (5.18) incluyendo ahora la evolución de la perturbación inicial  $(\delta r_0, \delta v_0)$ . Se considera el sistema

$$\begin{aligned}
\dot{r} &= \Delta/\pi + 2rv \\
\dot{v} &= v^2 + \bar{\eta} + J(t)r - \pi^2 r^2 \\
\delta\dot{r} &= 2v\delta r + 2r\delta v \\
\delta\dot{v} &= [J(t) - 2\pi^2 r]\delta r + 2v\delta v
\end{aligned} \tag{6.2}$$

Estas ecuaciones (6.2) se integran el tiempo  $t' = 60$  suficiente para que la perturbación se alinee con la “dirección más inestable” del atractor.

4. Del paso anterior, se obtienen los vectores  $\vec{x}(t') = (r(t'), v(t'))$  y  $\delta\vec{x}(t') = (\delta r(t'), \delta v(t'))$ . El vector  $\delta\vec{x}(t')$  se normaliza para que su norma vuelva a ser  $\|\delta\vec{x}(t')\| = 1$ . En este punto, se comienza a resolver el sistema (6.2) durante un cierto intervalo de tiempo  $T_1$  con el fin de poder calcular el mayor exponente de Lyapunov  $\Lambda_1 = (1/T_1) \ln(\|\delta\vec{x}(t' + T_1)\|)$  de tiempo finito. En nuestro caso, se toma  $T_1 = 20$ .
5. Una vez transcurrido el tiempo  $T_1$ , debido al esperado crecimiento exponencial de la perturbación, se normaliza  $\delta\vec{x}(t' + T_1)$ . Con este valor inicial y junto a  $\vec{x}(t' + T_1)$  se repite el paso 4 tomando un nuevo intervalo de tiempo  $T_2 = 20$  para el que se estima otro valor  $\Lambda_2 = (1/T_2) \ln(\|\delta\vec{x}(t' + T_1 + T_2)\|)$ .
6. Se estiman tantos valores del exponente  $\{\Lambda_i\}_{i=1,\dots,n}$  como  $n$  iteraciones del paso 5 se consideren. Para concluir, se toma el promedio  $\Lambda = (1/n) \sum_{i=1}^n \Lambda_i$  como valor estimado para el mayor exponente de Lyapunov.

El algoritmo expuesto anteriormente se puede encontrar escrito en un código para MATLAB en Apéndice A. La implementación de este código requiere la entrada de las constantes  $\Delta$ ,  $\bar{\eta}$ ,  $J_0$ ,  $A$  y  $\Omega$ , además del número de renormalizaciones  $n$  considerado, en la función

```
[Lambda] = expLyapunov(Delta, eta, J0, A, Omega, n)
```

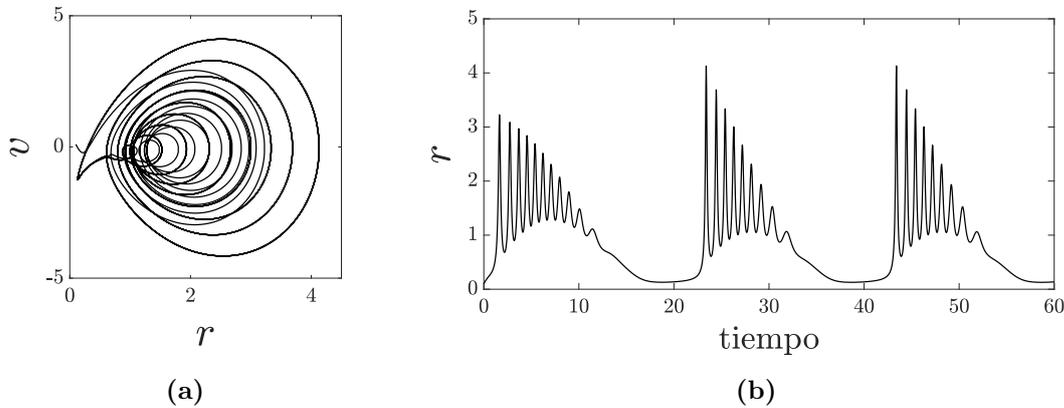
que proporciona la estimación del mayor exponente de Lyapunov. Las soluciones numéricas a los problemas de valores iniciales planteados durante la estimación de  $\Lambda$  están dadas por el método de Runge-Kutta de orden 4, cuya implementación en el código se puede encontrar también en Apéndice A.

## 6.2. Caos macroscópico en las FRE

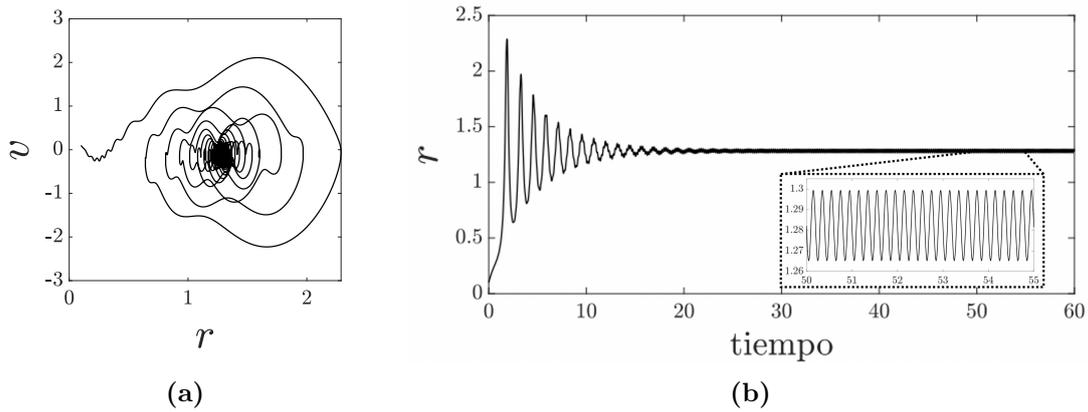
El principal objetivo de este trabajo es estudiar bajo qué circunstancias las ecuaciones macroscópicas FRE (5.18) conducen a un comportamiento caótico. Por ello, se propone introducir un acoplamiento sináptico  $J(t)$  periódico de la forma (6.1).

El forzamiento sinusoidal  $J(t)$ , que sustituye a la constante  $J$  en las ecuaciones (5.18), está caracterizado por las nuevas constantes  $J_0$ ,  $A$  y  $\Omega$ . Dichas constantes ofrecen una gran variedad de posibilidades dinámicas a las FRE, tal y como se puede observar en las simulaciones representadas en las figuras 6.1, 6.3 y 6.2. A través de estos ejemplos, se intuye que la tarea de estudiar la existencia del caos para todos los posibles valores de los parámetros resulta ardua en términos computacionales. Por lo tanto, debemos focalizar la detección del caos para un conjunto de parámetros que sea tanto asumible como relevante. De ahora en adelante, consideraremos que  $\Delta = 1$ .

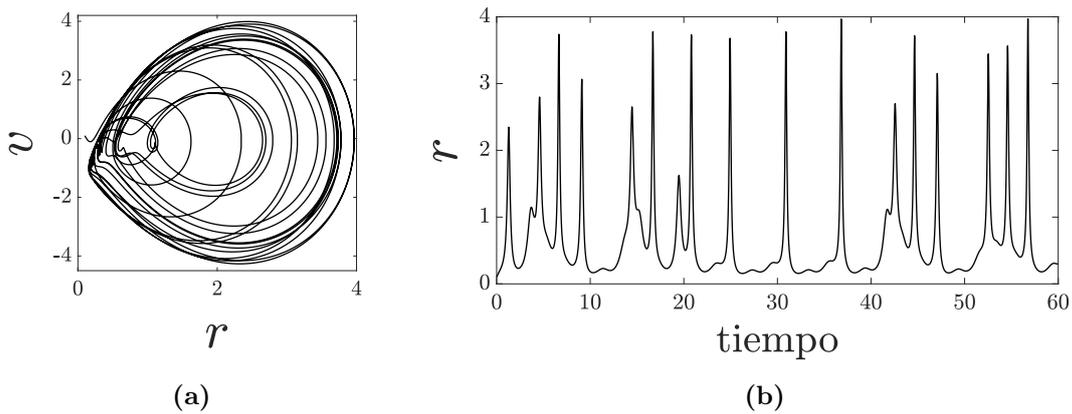
En primer lugar, notamos que para frecuencias  $\Omega$  muy pequeñas (fig. 6.1) o muy grandes (fig. 6.2) el sistema no presenta caos, puesto que la estimación del exponente de Lyapunov en ambos casos resulta ser  $\Lambda < 0$ . A pesar de que se ha obligado al sistema visitar ambos lados de la región de biestabilidad tomando una amplitud  $A = 5$ , las trayectorias no se aproximan a un atractor caótico, por lo que son capaces de seguir la dinámica de los puntos fijos. En cambio, en fig. 6.3 se muestra cómo con  $\Omega = \pi$  la trayectoria se aproxima a un atractor caótico.



**Figura 6.1.** Simulación numérica del sistema FRE con forzamiento paramétrico  $J(t)$ , donde  $J_0 = 15$ ,  $A = 5$  y  $\Omega = \pi/10$ . Se muestra la trayectoria en torno al atractor (a) y la serie temporal de la tasa de disparo  $r$  (b). En (b) se observa el fenómeno de 'bursting' periódico cuando el sistema visita la región del foco estable. El exponente de Lyapunov estimado es  $\Lambda = -0.102\dots$ . Se toma  $\bar{\eta} = -3$ . (MATLAB)

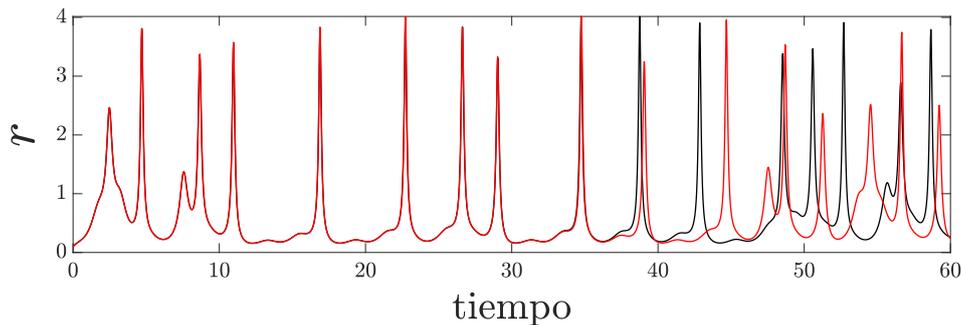


**Figura 6.2.** Simulación de las FRE con forzamiento paramétrico  $J(t)$ , donde  $J_0 = 15$ ,  $A = 5$  y  $\Omega = 10\pi$ . La figura (b) muestra una ampliación de la gráfica en el intervalo  $t \in [50, 55]$ , donde se observa que la tasa de disparo  $r$  sufre oscilaciones periódicas. El exponente de Lyapunov estimado es  $\Lambda = -0.235 \dots$   $\bar{\eta} = -3$ . (MATLAB)



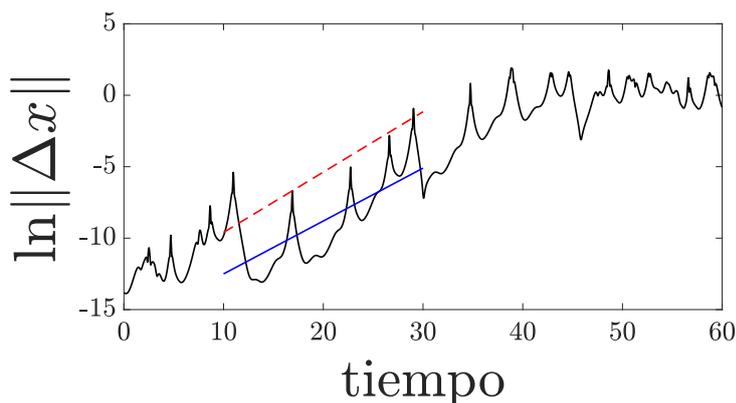
**Figura 6.3.** Simulación de las FRE con forzamiento  $J(t)$ . Se toman los valores  $\bar{\eta} = -3$ ,  $J_0 = 15$ ,  $A = 5$  y  $\Omega = \pi$ . Se estima que el exponente de Lyapunov es  $\Lambda = 0.422 \dots > 0$ , por lo que la trayectoria en (a) se aproxima a un atractor caótico. La figura (b) muestra que la tasa de disparo  $r$  tiene un comportamiento aperiódico e impredecible. (MATLAB)

Partiendo de la solución caótica obtenida en fig. 6.3, ahora nos fijamos en cómo evolucionan dos condiciones iniciales muy próximas cuando se toman los mismos parámetros. Para ello, tomamos dos condiciones iniciales  $(r_0, v_0)$  y  $(r_1, v_1)$ , cuya separación inicial  $\|\Delta x(0)\|$  corresponde a la distancia euclídea  $\sqrt{(r_0 - r_1)^2 + (v_0 - v_1)^2}$ . En fig. 6.4 se ha simulado la tasa de disparo  $r(t)$  asociada a cada condición inicial. Se observa que, a partir de cierto tiempo, ambas tasas de disparo divergen y no vuelven a coincidir, evidenciando el carácter caótico del sistema.



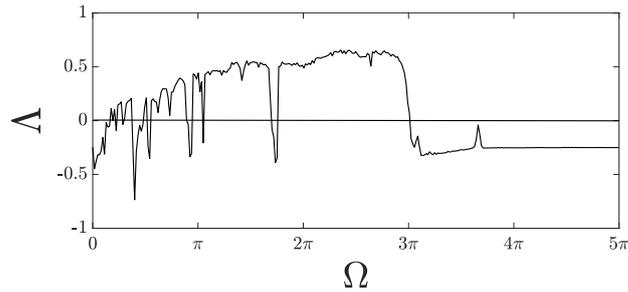
**Figura 6.4.** Evolución de la tasa de disparo  $r$  partiendo de dos condiciones iniciales muy próximas. Se toman las condiciones iniciales  $(r_0, v_0) = (0.1, -0.2)$  y  $(r_1, v_1) = (0.1, -0.2 - 10^{-6})$ , que evolucionan según la línea negra y línea roja, respectivamente. Su separación inicial es  $\|\Delta x(0)\| = 10^{-6}$ . Parámetros:  $\bar{\eta} = -3$ ,  $J_0 = 15$ ,  $A = 5$  y  $\Omega = \pi$ . (MATLAB)

Considerando las dos soluciones representadas en fig. 6.4, a continuación analizamos la evolución de la norma de la separación  $\Delta x$  en el tiempo. En fig. 6.5 se muestra la cantidad  $\ln \|\Delta x\|$  en función del tiempo, empleando los valores numéricos obtenidos en fig. 6.4. Se observa cómo  $\ln \|\Delta x\|$  crece hasta que la norma de la separación entre ambas trayectorias se satura. Dado que en un sistema caótico las trayectorias cercanas divergen exponencialmente rápido, se espera que  $\ln \|\Delta x\|$  crezca linealmente siguiendo una recta de la forma  $\ln \|\Delta x(t)\| = \ln \|\Delta x(0)\| + \Lambda t$  (ver sección §3.2). Los puntos tales que  $t \in [10, 30]$  en fig. 6.5 se ajustan a una recta cuya pendiente resulta ser  $\Lambda = 0.36 \pm 0.12$ . Por lo tanto, la estimación del exponente de Lyapunov en fig. 6.3 ( $\Lambda = 0.422$ ) es consistente con la medición de la tasa de divergencia de dos trayectorias cercanas en fig. 6.5.



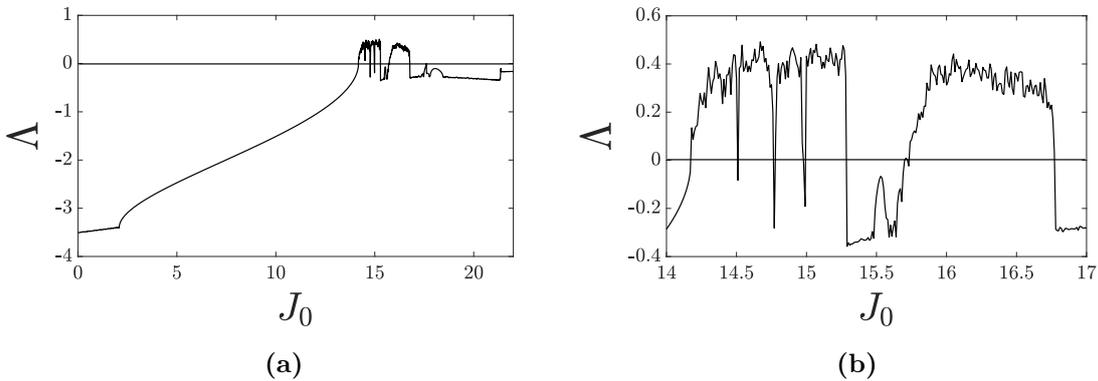
**Figura 6.5.** Representación de  $\ln \|\Delta x\|$  frente al tiempo (línea negra), para las dos trayectorias consideradas en fig. 6.4.  $\ln \|\Delta x\|$  crece linealmente antes de saturar en  $t \approx 30$ . El conjunto de puntos en  $t \in [10, 30]$  se ajustan a la recta  $\ln \|\Delta x(t)\| = (-16.2 \pm 1.8) + (0.36 \pm 0.12)t$  (línea azul). A modo de comparación, se incluye una recta, roja a trazos, con pendiente igual al exponente de Lyapunov:  $\ln \|\Delta x(t)\| = c + \Lambda t$  con  $\Lambda = 0.422$ . (MATLAB)

Con el fin de visualizar para qué valores de la frecuencia angular  $\Omega$  del forzamiento periódico puede haber caos, en fig. 6.6 se ha estimado el exponente  $\Lambda$  del sistema FRE con los parámetros  $\bar{\eta} = -3$ ,  $J_0 = 15$  y  $A = 5$ . Se observa que desde  $\Omega \sim \pi/6$  hasta  $\Omega \sim 3\pi$ , salvo algunos descensos del exponente  $\Lambda$  por debajo de 0, el sistema exhibe comportamiento caótico. Recordando la figura 5.4, donde se muestra la frecuencia de las oscilaciones asociadas a los puntos fijos en función de  $J$ , se aprecia que en la región de biestabilidad el foco hace que las trayectorias decaigan oscilando con una frecuencia en torno a  $\text{Im}(\lambda) = \pi$ . Estas oscilaciones son parecidas en magnitud a las frecuencias  $\Omega$  para las que hay caos en fig. 6.6.



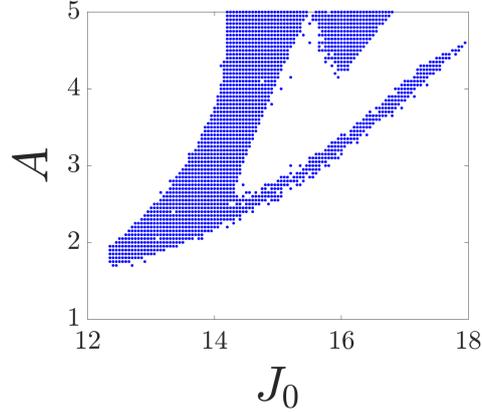
**Figura 6.6.** Estimación del exponente de Lyapunov  $\Lambda$  en función de la frecuencia  $\Omega$  del forzamiento sinusoidal  $J(t)$ . El número de renormalizaciones empleado para estimar  $\Lambda$  es  $n = 1000$  y se ha barrido  $\Omega$  en pasos de 0.05. Parámetros:  $\bar{\eta} = -3$ ,  $J_0 = 15$  y  $A = 5$ . (MATLAB)

Hemos comprobado que, para valores pequeños ( $\Omega \sim \pi/10$ ) de la frecuencia del forzamiento, el sistema no presenta soluciones caóticas, puesto que según fig. 6.6  $\Lambda < 0$  para esos casos. Sin embargo, al aumentar la frecuencia vemos que  $\Lambda > 0$ , ya que el sistema no puede seguir trivialmente el foco estable a cada ciclo del forzamiento sinusoidal. Por ello, a partir de ahora fijamos el parámetro  $\Omega = \pi$  para estudiar cómo surge el caos cuando se varía  $J_0$ . Según fig. 6.7, el sistema FRE transiciona hacia el caos en  $J_0 \approx 14.15$ .



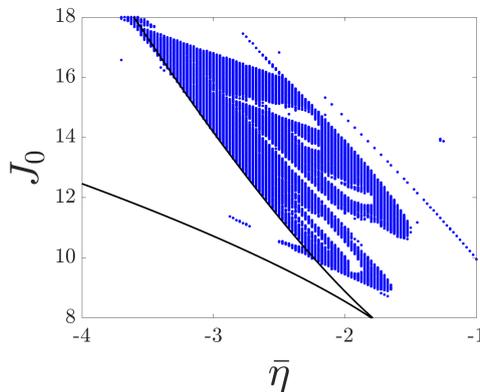
**Figura 6.7.** (a) Estimación del exponente de Lyapunov  $\Lambda$  en función de  $J_0$ . Con un paso de 0.01, se ha calculado para cada  $J_0$  el exponente de Lyapunov con  $n = 100$ . Parámetros:  $\bar{\eta} = -3$ ,  $A = 5$  y  $\Omega = \pi$ . (b) Misma simulación que en (a), pero para  $J_0 \in [14, 17]$ . (MATLAB).

En fig. 6.7, se muestran los valores de la amplitud  $A$  para los que hay caos en función de  $J_0$ . En este caso, se ha considerado que el sistema es caótico cuando la estimación del exponente de Lyapunov da como resultado un valor que supera el umbral  $\Lambda_{th} = 0.01$ . Fijando el parámetro  $A$ , se ha barrido de izquierda a derecha el parámetro  $J_0$  tomando la condición inicial correspondiente a  $J_0 = 12$  para estimar  $\Lambda$  en cada paso.



**Figura 6.8.** El diagrama muestra en azul la región donde los parámetros  $(J_0, A)$  conducen a un sistema caótico. El exponente de Lyapunov en cada punto se ha estimado con  $n = 100$  renormalizaciones, y se representa si  $\Lambda > \Lambda_{th} = 0.01$ . Parámetros:  $\bar{\eta} = -3$  y  $\Omega = \pi$ . (MATLAB)

Por último, en fig. 6.9 se ha construido un diagrama de fase mostrando las zonas de caos en función de  $J_0$  y  $\bar{\eta}$ . Además, se ha incluido la frontera de la región de biestabilidad correspondiente al diagrama de fase en fig. 5.1a. Fijando el parámetro  $J_0$ , se ha barrido de izquierda a derecha el parámetro  $\bar{\eta}$  tomando la condición inicial correspondiente a  $\bar{\eta} = -4$ . Se observa que la región donde hay caos no es compacta, sino que contiene zonas donde no se detecta caos. Este hecho se ve reflejado en los valles que deja  $\Lambda$  a medida que el forzamiento varía en  $J_0$  (ver fig. 6.7).



**Figura 6.9.** Diagrama de fase donde la región azul representa la zona asociada al caos para las FRE. La estimación del exponente de Lyapunov en cada punto  $(J_0, A)$  con  $n = 100$  renormalizaciones, y se ha tomado un umbral  $\Lambda_{th} = 0.01$ . (MATLAB)

## 7. CONCLUSIONES

A continuación, presentamos algunos comentarios finales sugeridos durante la realización del presente trabajo. Además, se aporta una sugerencia para un estudio futuro.

En primer lugar, se han introducido los conceptos básicos de la dinámica no lineal en los sistemas bidimensionales. A través de ellos, se han podido mostrar dos tipos de bifurcación importantes que son responsables de cambios en los diagramas de fase según se varían parámetros en las ecuaciones.

A continuación, se ha expuesto una aproximación sencilla al concepto de caos en los sistemas deterministas (sin ruido). En particular, se ha puesto el foco en el exponente de Lyapunov dando una definición del mismo. Se ha resaltado su utilidad para medir la tasa de divergencia entre trayectorias cercanas y, por tanto, para determinar la existencia de caos en un sistema.

Después, se ha hecho una breve contextualización de los modelos neuronales más relevantes, ya que son los antecedentes que conducen al modelo en el que se centra este trabajo. Se han derivado las ecuaciones de tasa de disparo (5.18) correspondientes a una población de neuronas *quadratic integrate-and-fire*. Destaca la semejanza entre la dinámica del potencial de membrana de acuerdo al modelo QIF de una neurona y el potencial  $v(t)$  en las ecuaciones de tasa de disparo. Además, se ha estudiado su dinámica y las bifurcaciones presentes en función de sus parámetros en este sistema.

Finalmente, se ha comprobado que las ecuaciones de tasa de disparo muestran un comportamiento caótico cuando éstas se someten a un forzamiento sinusoidal del acoplamiento sináptico. En particular, se ha podido observar caos para ciertos valores de las constantes que caracterizan al forzamiento 6.1, gracias a la estimación del exponente de Lyapunov realizada en MATLAB. Dicha estimación se ha puesto a prueba comparándola con un caso particular donde se toman dos condiciones iniciales muy próximas y midiendo su tasa de divergencia. En resumen, se comprueba que el sistema caótico muestra una clara divergencia de las trayectorias cercanas y, por tanto, tiene una gran dependencia en las condiciones iniciales.

Como parte de un futuro trabajo, sería conveniente comparar las simulaciones obtenidas de las FRE con otras simulaciones realizadas tomando una población de  $N$  neuronas QIF cuya dinámica se rige por las ecuaciones (5.1), (5.2) y (5.4).

## Referencias

- [1] E. MONTBRIÓ, D. PAZÓ, A. ROXIN, *Macroscopic description for networks of spiking neurons*, Phys. Rev. X 5, 021028 (2015).
- [2] M. I. RABINOVICH, P. VARONA, A. I. SELVERSTON, H. D. I. ABARBANEL, *Dynamical Principles in neuroscience*, Reviews of Modern Physics 78, 1213 (2006).
- [3] M. I. RABINOVICH, H. D. I. ABARBANEL, *The role of chaos in neural systems*, Neuroscience Vol. 87, No. 1, pp. 5–14, 1998.
- [4] S. H. STROGATZ, *Nonlinear dynamics and chaos*, Perseus Books, 1994.
- [5] S. I. GROSSMAN, *Álgebra lineal con aplicaciones*, Ed. McGraw-Hill, 1996.
- [6] E. N. LORENZ, *Deterministic nonperiodic flow*, Journal of Atmospheric Sciences, 1963.
- [7] M. SANDRI, *Numerical calculation of Lyapunov exponents*, The Mathematica Journal, 1996.
- [8] E. M. IZHIKEVICH, *Dynamical systems in neuroscience*, MIT Press, 2007.
- [9] C. BÖRGERS, *An introduction to modelling neuronal dynamics*, Springer, 2017.
- [10] C. CHOW, Y. KARIMIPANAH, *Before and beyond the Wilson-Cowan equations*, J Neurophysiol 123: 1645-1656 (2020).
- [11] Rohit Chandra (2023). hhrun.m - Hodgkin Huxley model simulation for user defined input current (<https://www.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/46740-hhrun-hodgkin-huxley-model-simulation-for-user-defined-input-current>), MATLAB Central File Exchange. Recuperado 27 de junio, 2023.

## A. Cálculo numérico del exponente $\Lambda$ en MATLAB

```
%Calculamos el mayor exponente de Lyapunov Lambda
%asociado al sistema FRE con forzamiento parametrico.
%Se toma un parametro forzado sinusoidalmente:
%J(t)=J0+Asin(omega*t).

function [Lambda] = expLyapunov(Delta,eta,J0,A,Omega,n)

%%% PASO 1 %%%
%En primer lugar vemos como evoluciona la condicion
%inicial (r0,v0)=(0.1,0.1) de acuerdo con las FRE
%durante t=100 con pasos de h=0.01
[r0,v0] = simulacionFRE_forzamiento_J(Delta,eta,J0,A,
    Omega);

%%% PASO 2 %%%
%Tomamos primero una perturbacion inicial deltax0
%aleatoria tal que norm(deltar0,deltav0)=1
deltax0 = rand(2,1);
deltax0(:,1) = deltax0./norm(deltax0);
deltar0 = deltax0(1,1); deltav0 = deltax0(2,1);

%%% PASO 3 %%%
%Definimos el sistema de ecuaciones
%diferenciales perturbativo (ec. 6.1).
%r = w(1), v = w(2), delta r = w(3) y delta v = w(4)
f = @(t,w) [Delta/pi+2.*w(1).*w(2);
    (w(2)).^2+eta+(J0+A.*sin(Omega.*t)).*w(1)-pi
    ^2.*(w(1)).^2;
    2.*w(2).*w(3)+2.*w(1).*w(4);
    ((J0+A.*sin(Omega.*t))-2.*pi^2.*w(1)).*w(3)
    +2.*w(2).*w(4)];

%Durante un tiempo t'=60 y con pasos de h=0.01,
%resolvemos numericamente el sistema
%recurriendo a la funcion [t,w] = rungeKutta4()
a = 0; b = 60; h = 0.01; N = (b-a)/h;
[t,w] = rungeKutta4(a,b,h,f,[r0 v0 deltar0 deltav0]);

%%% PASO 4 %%%
%Del paso anterior obtenemos unos valores finales
%x(t')=(r(t'),v(t')) y deltax(t')=(deltar(t'),deltav(t'))
%Se toman estos vectores como condiciones iniciales
%para integrar el sistema FRE perturbativo en
%intervalos de tiempo T
```

```

r0 = w(1,N); v0 = w(2,N);
deltax_tprima = [w(3,N) w(4,N)]/norm([w(3,N) w(4,N)]);
deltar0 = deltax_tprima(1); deltav0 = deltax_tprima(2);

T = 20; %Intevalo de integracion antes de renormalizacion
%Para cada intervalo de renormalizacion i = 1,...,n
%se calcula el correspondiente mayor
%exponente de Lyapunov L(i)
for i =1:n
    a = T*(i-1); b = T*i; h = 0.01; N = (b-a)/h;
    [t,w] = rungeKutta4((n-1)*T,n*T,h,f,[r0 v0 deltar0
        deltav0]);

    L(i) = (1/T).*log(norm([w(3,N) w(4,N)])./norm([
        deltar0 deltav0]));

    %%% PASO 5 %%%
    %Renormalizamos la perturbacion
    deltaxT = [w(3,N) w(4,N)]./norm([w(3,N) w(4,N)]);
    deltar0 = deltaxT(1); deltav0 = deltaxT(2);

    r0 = w(1,N); v0 = w(2,N);
end

%% PASO 6 %%
%Calculamos el promedio de todos los L(i)
%para obtener la estimacion del mayor exponente
%de Lyapunov Lambda.
Lambda = mean(L);

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%

%Esta funcion recurre al metodo Runge-Kutta
%de orden 4 para simular las ecuaciones FRE
%con forzamiento sinusoidal en J.
function [r0,v0] = simulacionFRE_forzamiento_J(Delta,eta,
    J0,A,Omega)

    x0 = [0.1 0.1]; %Es la condicion inicial (r0,v0)
    a = 0; b = 100;
    h = 0.01;
    pasos = (b-a)/h;

    %Hacemos que (r,v) evolucione segun las FRE
    %originales durante t=100 y con (r(0),v(0))=(0.1,0.1)
    .
    %Recurrimos a la funcion [t,w] = rungeKutta4()

```

```

f = @(t,w) [Delta/pi+2.*w(1).*w(2);
            (w(2)).^2+eta+(J0+A.*sin(Omega.*t)).*w(1)-
            pi^2.*w(1).^2];
[t,w] = rungeKutta4(a,b,h,f,x0);

%El ultimo punto (r,v) que tomaremos para inicializar
%el calculo del exponente de Lyapunov es
r0 = w(1,length(w(1,:)));
v0 = w(2,length(w(2,:)));

%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%%

%Funcion que emplea el metodo Runge-Kutta de orden 4
%para resolver numericamente un problema de valores
%iniciales y'=f(y), con y(a)=y0, desde t=a hasta t=b
%en pasos de h. El error por paso es del orden de O(h^4)
function [t,w] = rungeKutta4(a,b,h,f,y0)

    N = (b-a)/h;
    t(1) = a;
    w(:,1) = y0;

    for i = 1:N-1
        k1 = f(t(i),w(:,i));
        k2 = f(t(i)+h/2,w(:,i)+h*k1/2);
        k3 = f(t(i)+h/2,w(:,i)+h*k2/2);
        k4 = f(t(i)+h,w(:,i)+h*k3);

        w(:,i+1) = w(:,i)+h*(k1+2*k2+2*k3+k4)/6;
        t(i+1)=a+i*h;
    end

```