

ANÁLISIS DEL PLANO DE FASES DE UN MODELO DISCRETO DE NEURONA BASADO EN LA DETERMINACIÓN DE PERIODICIDADES

PHASE PLANE ANALYSIS OF A NEURON MAP-BASED MODEL BY DETERMINING PERIODICITIES

G. M. RAMÍREZ ÁVILA[†]

Instituto de Investigaciones Físicas, Carrera de Física
Universidad Mayor de San Andrés
c. 27 Cota-Cota, Campus Universitario, Casilla de Correos 8635
La Paz - Bolivia

MARCIA R. GALLAS & JASON A. C. GALLAS[‡]

Departamento de Física
Universidade Federal da Paraíba
58051-970 João Pessoa, Brazil
Instituto de Altos Estudos da Paraíba
Rua Infante Dom Henrique 100-1801
58039-150 João Pessoa, Brazil &
Institute for Multiscale Simulation
Friedrich-Alexander Universität Erlangen-Nürnberg
91052 Erlangen, Germany
(Recibido 10 de noviembre de 2015; aceptado 12 de diciembre de 2015)

RESUMEN

Se estudia el plano de fases del modelo de Rulkov, basado en un mapa bidimensional que describe el comportamiento de una neurona. Fijando un parámetro de control de los tres en juego, se obtienen planos de fase mostrando las periodicidades definidas en ciertas regiones del mismo. Se muestra la importancia del parámetro μ en la determinación de las periodicidades y número de picos por ráfaga, cantidades que además están ligadas por una relación lineal. Las zonas en las que están definidas estas periodicidades muestran en algunos casos, patrones similares a los que se encuentran en los troncos y hojas de ciertas palmeras. La determinación y descripción detallada de estas zonas de periodicidad puede constituirse en la base para un estudio de sincronización de neuronas no idénticas en regiones para las cuales los valores de los parámetros nos garanticen trabajar con la misma periodicidad. Se analiza también la fiabilidad y limitaciones del método.

Código(s) PACS: 05.45.-a, 02.70.-c, 87.19.L-

Descriptores: Dinámica no lineal y caos — Técnicas computacionales; simulaciones — Neurociencia.

ABSTRACT

We study the Rulkov model phase plane, a two-dimensional map-based model that describes the behavior of a neuron. Keeping constant one of the three parameters, we obtain phase planes showing well-defined periodicities. We show the importance of the parameter μ identifying the periodicities and the number of spikes per burst, quantities that are related between them by a linear relationship. The zones in which these periodicities are well-defined exhibit in some cases, shapes similar to those appearing in some palm-tree patterns observed both in trunks and in leaves. The detailed determination and description of these periodicity zones could be the basis for a further study on synchronization of nonidentical neurons in regions in which the domain of the parameter values ensure the fact to work with the same periodicity. We also analyze the reliability and the limitations of this method.

Subject headings: Nonlinear dynamics and chaos — Computational techniques; simulations — Neuroscience.

[†]<http://www.fumsa.edu.bo/docentes/mramirez/>

[‡]<http://www.fisica.ufpb.br/jgallas/>

1. INTRODUCCIÓN

En los últimos años, el estudio del cerebro ha cobrado un notorio interés no solamente en científicos relacionados con ciencias médicas y biológicas, sino también en físicos, matemáticos, químicos e informáticos. El estudio inter, multi y transdisciplinar resultante es lo que se denomina neurociencia que es el estudio de la estructura y función del sistema nervioso como lo señala Purves (2010).

Las neuronas son las células que constituyen los bloques fundamentales para la funcionalidad cerebral. De acuerdo con Longstaff (2011), se estima que en el cerebro humano, se tienen 8.6×10^{10} neuronas, de las cuales 1.6×10^{10} están en la corteza cerebral y 6.9×10^{10} en el cerebelo. Existen diferentes tipos de neuronas en el cerebro humano y una gran variedad en el cerebro de otras especies por lo que referirse a un modelo de neurona es una abstracción que considera los aspectos claves de las neuronas sin pretender que el mismo pueda describir a cualquier neurona de la vasta variedad existentes, tal como lo indica Arbib (2003).

La utilización de ideas de dinámica no lineal en neurobiología radica en el hecho de tratar con sistemas de entrada/salida (input/output). Abarbanel & Rabinovich (2001) indican que los sistemas nerviosos reciben estímulos de su entorno y emplean secuencias de picos para transportar a través de circuitos neuronales la información contenida en los estímulos. En estos circuitos, la información es procesada y distribuida para finalmente producir respuestas conducentes a actividades funcionales. Además, Izhikevich (2007) puntualiza que las neuronas en el cerebro, también se comunican entre si por secuencias de picos eléctricos o potenciales de acción; estos picos representan desde un punto de vista fisiológico, cambios abruptos en el potencial de membrana, el cual se propaga a otras neuronas a través de una larga protuberancia denominada axón. Uno de los desafíos mayores de la neurociencia es el de entender los mecanismos fisiológicos básicos subyacentes a los complejos patrones espacio-temporales de la actividad proveniente de las secuencias de picos durante el funcionamiento normal del cerebro y para determinar los orígenes de estados dinámicos patológicos tales como ataques de epilepsia y temblores parkinsonianos. Un segundo desafío es el de entender cómo estos patrones de actividad proporcionan un sustrato para la codificación y transmisión de la información, esto es, tal como se cuestionan Coombes & Bressloff (2005), ¿cómo se analizan neuronas con picos o potenciales de acción?

Hoy en día, los aspectos computacionales han adquirido gran importancia en neurociencia ya sea para el estudio de transmisión sináptica y la consecuente generación de potenciales de acción, de la interacción de neuronas en una red, de los procesos de alto nivel de percepción y memoria. Los modelos computacionales ofrecen nuevas visiones de la maquinaria compleja en la que subyace el comportamiento. Estos modelos permiten aclarar el en-

tendimiento de funciones y procesos en el sistema nervioso, además de otorgar el formalismo para expresar las hipótesis incluyendo todas las suposiciones en un marco conceptual coherente. Además, un modelo matemático por más simple que sea permite hacer predicciones que deben ser validadas por experimentos como lo expresa Cisek et al. (2007). El análisis de las ecuaciones de estos modelos ha resultado en técnicas matemáticas sofisticadas en los campos de las ecuaciones diferenciales en derivadas parciales y en sistemas dinámicos en general; así, como lo expresa Borisjuk et al. (2005), el campo de la neurociencia computacional se considera ya como una disciplina bien establecida y que a veces se la denomina neurociencia teórica y que se integra al trabajo experimental. Tal integración requiere visión clara en los procesos de información realizados por las estructuras del cerebro en los diferentes niveles como se establece en el trabajo de Coward (2013). La neurociencia abarca enfoques que van desde los estudios moleculares y celulares de psicofísica y psicología. La neurociencia teórica favorece el contacto entre estas subdisciplinas mediante la construcción de representaciones compactas de lo que se ha aprendido, construyendo puentes entre diferentes niveles de descripción, y la identificación de los conceptos y principios unificadores tal como Dayan & Abbott (2001) lo indican. Nuevos campos aparecen, como la neurociencia cognitiva basada en modelos; esta se la define por una relación recíproca entre la neurociencia cognitiva con el modelado matemático del comportamiento como lo señalan Forstmann & Wagenmakers (2015).

Como se mencionó más arriba, el modelado de neuronas es esencial para el avance de la neurociencia. El modelo basado en ecuaciones diferenciales debido a Hodgkin & Huxley (1952), constituye el primer intento de describir el funcionamiento de una neurona, en particular, las respuestas de un axón aislado de calamar europeo (*Loligo vulgaris*) caracterizadas por variaciones del potencial de membrana debidas a estímulos eléctricos. Posteriormente, se formulan otros modelos tanto continuos como los debidos a FitzHugh (1961); Plant & Kim (1976); Hindmarsh & Rose (1984), como aquellos basados en mapas tales como los propuestos por Rulkov (2002); Chialvo (1995); Izhikevich & Hoppensteadt (2004); una revisión de los modelos neuronales basados en mapas se puede encontrar en el trabajo de Ibarz et al. (2011).

El estudio de periodicidades en diferentes tipos de sistemas ha cobrado interés recientemente; así, el hallazgo de secuencias periódicas como los árboles de Stern-Brocot en sistemas excitables tales como el de FitzHugh-Nagumo o el de Bonhoeffer-vander Pol descrito por Freire & Gallas (2011b) o en sistemas químicos que describen la paradigmática reacción de Belousov-Zhabotinsky (BZ) estudiados por Freire & Gallas (2011a) (Oporto Almaraz & Ramírez Ávila (2004) describen aspectos básicos de la reacción BZ; posteriormente, Oporto Almaraz &

Ramírez Ávila (2013) estudiaron aspectos no lineales de esta reacción, tales como su estabilidad; y finalmente, su comportamiento síncrono es analizado por Oporto Almaraz & Ramírez Ávila (2014); estos trabajos fueron publicados en esta misma revista). Otros sistemas tales como circuitos electrónicos mostrando oscilaciones antiperiódicas como los descritos por Freire et al. (2014); poblaciones celulares ligadas a la evolución de cáncer analizadas por Gallas et al. (2014); o en reacciones bioquímicas oscilantes tales como las estudiadas por Gallas & Gallas (2015) han sido también objeto de la aplicación de análisis de periodicidades para su estudio. En un número anterior de esta revista, habíamos resaltado el hecho de que los sistemas dinámicos, en particular aquellos representados por mapas eran susceptibles a ser analizados mediante periodicidades: uno de los sistemas escogidos fue el modelo de neurona debido a Rulkov (2002), en el cual encontramos regiones periódicas bien definidas en el espacio de parámetros comúnmente considerados en el análisis de este modelo y mostrado por Ramírez Ávila & Gallas (2011).

Este trabajo tiene como objetivo analizar un modelo de neurona en términos de periodicidades y también el abrir la posibilidad de extender este tipo de análisis a situaciones realistas en las que se puedan estudiar redes neuronales conducentes a la realización de funciones específicas en el cerebro.

El artículo está organizado de la siguiente manera: en §2, se introduce el modelo neuronal de Rulkov que constituye el sistema dinámico objeto de nuestro análisis. Los resultados del análisis de periodicidades para diferentes valores del parámetro del control μ se dan en §3. Finalmente, en §4 se señalan las conclusiones y perspectivas de la presente investigación.

2. MODELO

Como se indicó en §1, el modelo de neurona que utilizamos en este trabajo es el de Rulkov, el cual está formulado como:

$$x_{n+1} = f(x_n, y_n) \quad (1)$$

$$y_{n+1} = y_n - \mu(x_n + 1 - \sigma), \quad (2)$$

donde

$$f(x_n, y_n) = \begin{cases} \alpha/(1-x_n) + y_n, & \text{si } x_n \leq 0, \\ \alpha + y_n, & \text{si } 0 < x_n < \alpha + y_n, \\ -1, & \text{si } x_n \geq \alpha + y_n. \end{cases} \quad (3)$$

Siendo x y y las variables dinámicas rápida y lenta respectivamente y σ , α y μ son parámetros que caracterizan al sistema.

Los estudios correspondientes a este modelo consideran en general un valor pequeño para el parámetro μ lo que garantiza una intensa actividad de secuencias de picos que como se indicó en §1 constituye la forma en la cual se transmite y recibe información conducentes a la realización de una determinada acción. El valor tomado para μ es de 0.001

tal como lo hicieron Rulkov (2002) y Shilnikov & Rulkov (2003). El rol de α es el de identificar el voltaje de reinicialización relativo a las ramas estables e inestables de la nulclina rápida; en tanto, el cambio en σ desplaza la nulclina lenta de manera vertical en el plano de fases tal como lo señalan Ibarz et al. (2011). En todos los trabajos anteriormente citados, se destaca el hecho de escoger un valor pequeño para μ . Sin embargo, en este trabajo, pretendemos analizar qué es lo que ocurre cuando se consideran otros valores para el parámetro μ , tanto menores como mayores. Para nuestro análisis, consideraremos siempre las mismas condiciones iniciales ($x_0 = 0.028$ y $y_0 = -0.05201$) para cada uno de los experimentos numéricos.

3. RESULTADOS

Para el análisis del modelo de Rulkov, primeramente fijamos el valor de los parámetros $\sigma = -0.459$ y $\alpha = 12.0$; con estos valores establecidos, se procede a variar el valor de μ en el intervalo $[10^{-5}, 0.35]$ (ver Tabla 1). En estas condiciones, se obtienen las series temporales para las variables rápida x y lenta y , las cuales están representadas en la Fig. 1, cuyo análisis permite resaltar los siguientes aspectos a ser profundizados: (i) El estudio detallado en función del parámetro μ de periodicidades y del número de picos en las ráfagas cuando estas se presentan en la variable x (ver §3.1). (ii) La obtención de espacios de parámetros en el plano definido por los parámetros σ y α variando el valor de μ en el mismo intervalo señalado anteriormente y caracterizados por el valor de las periodicidades (ver §3.2). (iii) La evaluación de las ventajas y las limitaciones que presentan los espacios de parámetros basados en el cálculo de las periodicidades y la comparación con otros métodos como por ejemplo el espacio de parámetros caracterizados por los mayores exponentes de Lyapunov (ver §3.3). Es conveniente aclarar que se entiende por periodicidad, el número de pasos de tiempo n que transcurren hasta que la variable en cuestión alcance exactamente el mismo valor.

3.1. Ráfagas de picos y periodicidades

Una inspección más profunda de la Fig. 1 permite observar que la forma de las series temporales de las variables x e y parecen ser bastante diferentes entre sí; así, la variable dinámica rápida x para la mayor parte de los valores de μ presenta ráfagas de picos; en tanto que la variable lenta y presenta señales típicas de una oscilación de relajación que como es bien sabido se caracteriza por no ser senoidal como lo señala Eggleston (2011). A pesar de la gran diferencia en forma de las señales de x e y , la periodicidad para ambas tiende a ser la misma.

Para valores pequeños de μ , se tiene una gran actividad en los potenciales de acción de la neurona, manifestada por el gran número de picos por ráfaga (n_p) y por grandes valores en la periodicidad de las variables x (T_x) e y (T_y) que además coinciden en su valor por lo que podríamos escribir genéricamente $T_x = T_y = T$. Así, en la Fig. 1(a) con $\mu = 10^{-5}$, se

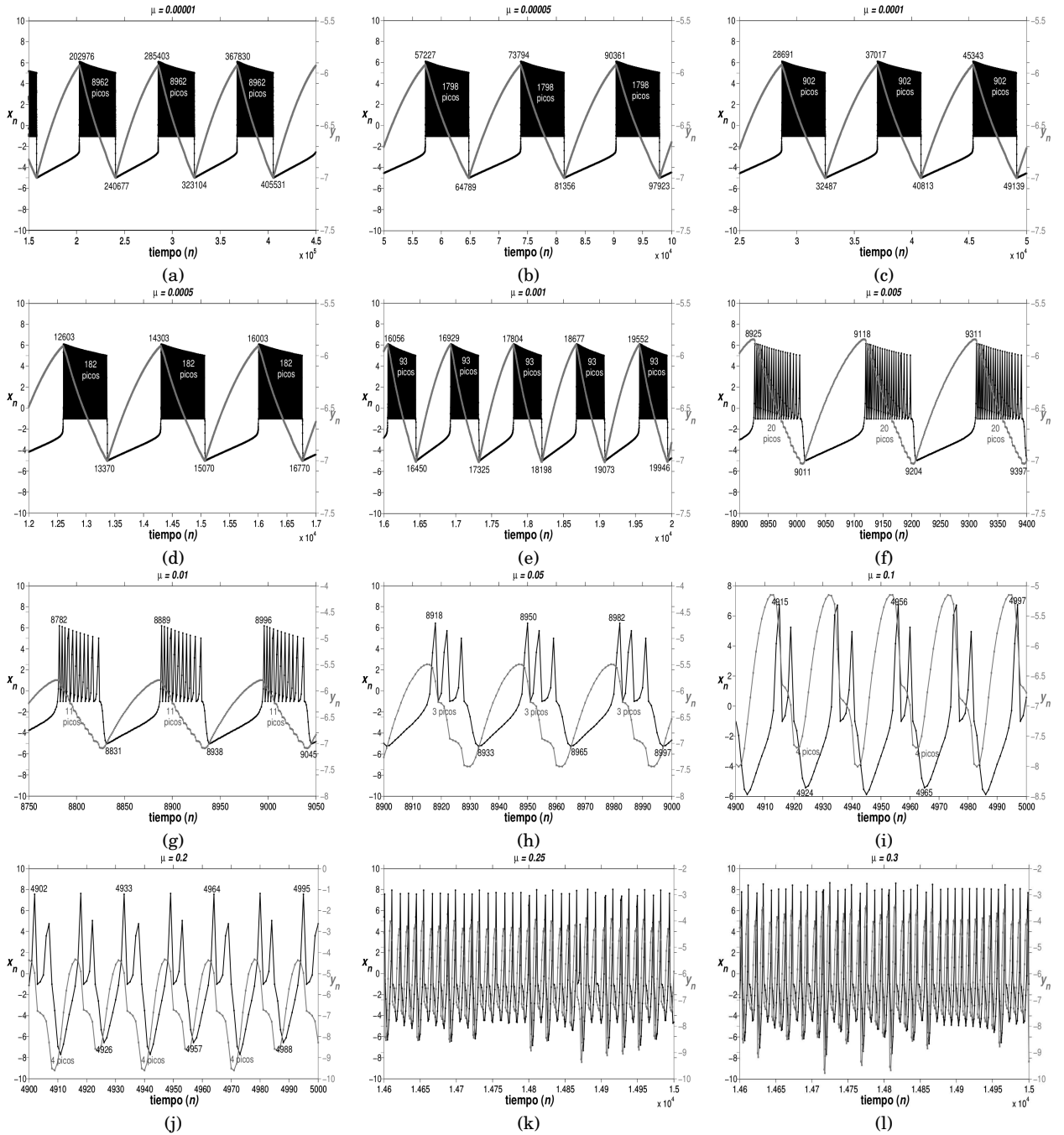


FIG. 1.— Series de tiempo para las variables rápida x (línea negra y eje de las ordenadas izquierdo) y lenta y (línea gris y eje de las ordenadas derecho) para el modelo de Rulkov. En cada gráfico se indican también los valores de n para los máximos y mínimos, lo que permite calcular la periodicidad T ; por otro lado, en la ráfaga de picos se indica el número de disparos por ráfaga n_p . (a) $\mu = 0.00001$, $T = 82427$, $n_p = 8962$. (b) $\mu = 0.00005$, $T = 16567$, $n_p = 1798$. (c) $\mu = 0.0001$, $T = 8326$, $n_p = 902$. (d) $\mu = 0.0005$, $T = 1700$, $n_p = 182$. (e) $\mu = 0.001$, $T = 875$, $n_p = 93$. (f) $\mu = 0.005$, $T = 193$, $n_p = 20$. (g) $\mu = 0.01$, $T = 107$, $n_p = 11$. (h) $\mu = 0.05$, $T = 32$, $n_p = 3$. (i) $\mu = 0.1$, $T = 41$, $n_p = 4$. (j) $\mu = 0.2$, $T = 31$, $n_p = 4$. (k) $\mu = 0.25$. (l) $\mu = 0.35$. En los dos últimos casos, el valor de T no está bien definido y para n_p se asume el valor 1 puesto que ya no existen ráfagas de picos propiamente dichas; estas dos situaciones pueden reflejar un carácter caótico de las variables x y y . En todos los caos, los valores de los parámetros fueron $\sigma = -0.459$ y $\alpha = 12.0$, y las condiciones iniciales $x_0 = 0.028$ y $y_0 = -0.05201$.

tienen 8962 picos por ráfaga y una periodicidad de 82427. A medida que aumenta el valor de μ , tanto T como n_p disminuyen dramáticamente tal como muestran los valores de la Tabla 1. Es interesante ver que la señal de la variable y mantiene completamente su forma de oscilación de relajación (Figs. 1(a)–(e)) hasta el valor aproximado de $\mu = 0.01$ (Fig. 1(g))

donde aparecen pequeñas deformaciones en la señal. Para valores mayores de μ , se nota que la tendencia de la señal de y es a suavizarse perdiendo su carácter de relajación (Fig. 1(h)–(j)). Finalmente, para valores mayores de μ ; a partir de $\mu = 0.21$, en la mayoría de las situaciones que se presentan no se puede determinar el valor de T lo que indica que en estos casos se

tienen comportamientos caóticos para las series temporales asociadas a las variables x e y (Fig. 1(k)–(l)).

TABLA 1
VALORES DE PERIODICIDADES T Y NÚMERO DE PICOS POR DISPARO n_p EN FUNCIÓN DEL PARÁMETRO μ .

μ	T	n_p	μ	T	n_p	μ	T	n_p
0.00001	82427	8962	0.003	308	32	0.14	17	2
0.00002	41280	4486	0.004	235	24	0.15	37	2
0.00003	27562	2994	0.005	193	20	0.16	16	2
0.00004	20686	2246	0.006	165	17	0.17	16	2
0.00005	16567	1798	0.007	146	15	0.18	28	2
0.00006	13819	1500	0.008	128	13	0.19	15	2
0.00007	11856	1285	0.009	117	12	0.20	31	2
0.00008	10386	1126	0.010	107	11	0.21	caos	1
0.00009	9247	1002	0.020	60	6	0.22	caos	1
0.00010	8326	902	0.030	44	4	0.23	14	2
0.00020	4191	453	0.040	34	3	0.24	15	2
0.00030	2812	303	0.050	32	3	0.25	caos	1
0.00040	2118	228	0.060	caos	2	0.26	caos	1
0.00050	1700	182	0.070	23	2	0.27	caos	1
0.00060	1431	153	0.080	21	2	0.28	13	2
0.00070	1235	132	0.090	20	2	0.29	caos	2
0.00080	1077	115	0.100	41	2	0.30	caos	1
0.00090	966	103	0.110	19	2	0.31	caos	1
0.00100	875	93	0.120	18	2	0.33	caos	1
0.00200	459	48	0.130	38	2	0.35	caos	1

Utilizando los datos de la Tabla 1 se hace una representación log-log tanto de T como n_p en función de μ como se muestra en la Fig. 2(a)–(b) donde se nota inmediatamente que se está frente a situaciones que siguen leyes de potencia de la forma:

$$T = a_T \mu^{b_T} + c_T \quad (4)$$

$$n_p = a_n \mu^{b_n} + c_n, \quad (5)$$

donde los coeficientes se calcularon con un umbral de confianza del 95%, siendo sus valores:

$$a_T = 0.8536 \pm 0.0047, a_n = 0.09152 \pm 0.00022$$

$$b_T = -0.9969 \pm 0.0005, b_n = -0.9982 \pm 0.0003$$

$$c_T = 15.99 \pm 4.36, c_n = 1.429 \pm 0.205.$$

No es sorprendente encontrar este tipo de comportamiento puesto que sistemas que obedecen este tipo de leyes están omnipresentes en la naturaleza. Cuando la probabilidad de medir un valor particular de alguna magnitud varía inversamente como una potencia de este valor, se dice que la magnitud sigue una ley de potencia como lo expresa Newman (2005). En términos más simples, una ley de potencia es un modelo matemático que describe una relación dinámica entre dos objetos; habiendo una gran cantidad de ejemplos en sistemas naturales y artificiales; además de estar ligada a fenómenos tales como las transiciones de fase en materiales ferromagnéticos revisadas por Lucano Lucano & Ramírez Ávila (2012) o en numerosos ejemplos que se mencionan en Novak (2002) tales como aquellos relacionados con series de tiempo fisiológicas, con distribuciones de poblaciones, con series temporales fi-

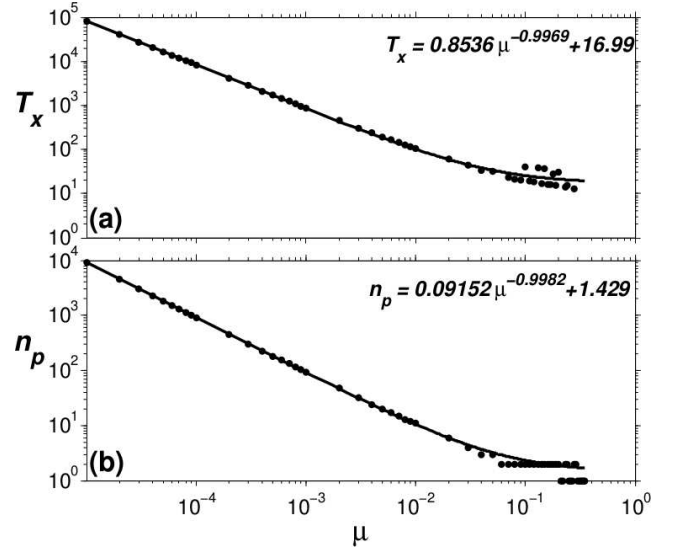


FIG. 2.— Dependencia (a) de la periodicidad de la variable x (T_x) y (b) del número de picos por ráfaga (n_p) con el parámetro μ . Se nota que tanto T_x y n_p siguen una ley de potencias cuyo exponente para ambas es negativo y aproximadamente unitario.

nancieras, o con física de partículas entre otros; o en los tratados por Ghosh (2011), donde se hace énfasis en ejemplos geométricos y mecánicos que tienen como objetivo el explicar y aplicar procesos de miniaturización como lo explican en detalle Ghosh & Corves (2015). Todas estas leyes de potencia tienen como característica principal el denominado exponente crítico que varía de acuerdo a los sistemas considerados. En nuestro caso, se observa que el exponente crítico ligado a la periodicidad b_T es prácticamente igual a aquel relacionado con el número de picos por ráfaga b_n lo que nos muestra que estos fenómenos están estrechamente relacionados entre sí y que se corrobora en la Fig. 3, donde se tiene una dependencia lineal entre n_p y T_x de la forma:

$$n_p = aT_x + b, \quad (6)$$

donde $a = 0.10870 \pm 0.00001$ y $b = -0.7565 \pm 0.4065$, calculados con un umbral de confianza de 95%.

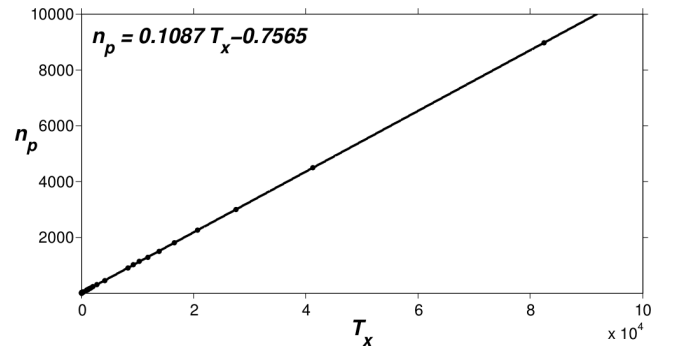


FIG. 3.— Dependencia del número de picos por ráfaga (n_p) con la periodicidad de la variable x (T_x) considerando el mismo valor del parámetro μ para cada par de valores (T_x, n_p).

Para terminar este apartado, resaltamos el hecho de la estrecha relación entre n_p y T lo que, en principio, para el análisis dinámico del modelo podríamos

considerar cualquiera de estas cantidades; sin embargo, como se pudo constatar a partir de lo expuesto anteriormente, n_p sólo se presenta en x por lo que el análisis sólo sería para esta variable. En contraposición, cuando el análisis se lo realiza mediante periodicidades, se nota que es prácticamente indistinto considerar una u otra variable como se verá en §3.2.

3.2. Periodicidades en el espacio de parámetros

Como se indicó al final de §3.1, elegimos las periodicidades para caracterizar el sistema dinámico correspondiente al modelo de Rulkov. Para tal efecto, se procede a obtener los espacios de parámetros α vs. σ en la región comprendida en los intervalos $\sigma = [-4, 4]$ y $\alpha = [-10, 20]$ considerando la periodicidad $p_x = T_x$ como la cantidad que caracteriza a estos espacios de parámetros, siendo $p_x = 5000$ que se elige como valor máximo de periodicidad que se computa en nuestros experimentos numéricos de. Se trabaja con los mismos valores del parámetro μ que se usaron en la Fig. 1 así como las mismas condiciones iniciales señaladas en §2. Estos espacios de parámetros se muestran en la Fig. 4, donde en cada uno de ellos se identifican regiones típicas tales como las representadas en blanco que indican la existencia de puntos fijos (desde la parte central hasta la izquierda en su totalidad), rúbrica de que no se tienen oscilaciones en las variables x e y ; también para valores que van de la parte central hasta la integridad de la parte derecha en, donde las periodicidades son en general pequeñas y con pequeñas regiones caóticas en la parte inferior-central; finalmente, se tiene otra región en forma de triángulo esférico ubicada desde la parte central y extendiéndose a la parte superior, la cual merecerá especial atención para su análisis puesto que es en esta zona en la cual se presentan los comportamientos dinámicos más interesantes, tales como la existencia de ráfagas de picos en la variable x y la formación de interesantes patrones de periodicidad como se verá más adelante; por esta razón, en lo que sigue la denominaremos *region de interés* (RI). Para valores pequeños de μ se nota una predominancia de comportamiento caótico en la RI (Fig. 4(a)–(c)) que como veremos más adelante no es más que una mala interpretación de los resultados que se aclarará en §3.3. Para valores ligeramente mayores de μ en el intervalo $[5, 50] \times 10^{-4}$, se tienen en la RI, zonas predominantes de periodicidades $p_x \geq 33$ intercaladas con zonas caóticas (Fig. 4(d)–(f)). Para valores aun mayores de μ en el intervalo $[0.01, 0.05]$, se nota que en la RI aparecen pequeñas zonas periódicas (Fig. 4(g)–(h)) que se ven consolidadas en la Fig. 4(i) cuyo detalle fino en cuanto a valores de periodicidad se muestra en la Fig. 5(a), donde se notan patrones de periodicidad bien definidos en la parte central de la RI y que son similares a los patrones que se observan en troncos de ciertas especies de palmera (Fig. 5(b)); en tanto que la parte contigua al borde izquierdo de la RI exhibe patrones periódicos que tienen la forma del follaje también de palmeras (Fig. 5(c)); justamente con este valor de parámetro

$\mu = 0.1$ pero para la periodicidad en la variable y (Fig. 5) se explica con mayor claridad el código de colores mostrado en las figuras de los espacios de parámetros basados en la periodicidad. Finalmente, en la Fig. 4(j)–(l), para valores de μ comprendidos entre 0.2 y 0.3, se nota que el patrón tipo follaje de palmera en la RI se torna más evidente. Se puede ver también que existen ciertas regularidades en lo que concierne a la secuencia de periodicidades; así, se nota en la parte central de la RI sucesiones que van de derecha a izquierda para las zonas de mayor área:

$$\begin{aligned} 18, 19, 20, \dots &\rightarrow \dots 28 \dots \\ 20, 21, 22, \dots &\rightarrow \dots 24 \dots \end{aligned}$$

3.3. Ventajas y limitaciones del uso de periodicidades

Así mismo, se puede señalar que el método utilizado de análisis de periodicidades en el espacio de parámetros, tiene muchas ventajas, entre las cuales se pueden mencionar: (i) Permite conocer la dinámica del sistema de manera completa; es decir, no solo distinguir el comportamiento regular del caótico como se lo puede hacer utilizando el máximo exponente de Lyapunov sino también caracterizar el comportamiento regular diferenciando los puntos fijos de las periodicidades de diferente orden. (ii) Permite la identificación de patrones en las estructuras que denotan periodicidades. (iii) Permite estudiar los tipos de bifurcaciones que se presentan en el sistema dinámico. (iv) Desde el punto de vista computacional, es menos costoso en tiempo obtener periodicidades que exponentes de Lyapunov. Empero, este método también presenta algunas limitaciones que se manifiestan especialmente, en el caso concreto que estudiamos, cuando los valores de μ son pequeños. Por ejemplo, consideremos el espacio de parámetros para el valor de $\mu = 0.0001$ (Fig. 4(c)), donde se ve claramente que la RI parece ser caótica casi en su totalidad. Sin embargo, si se consideran las series de tiempo de x y y mostradas en la (Fig. 1(c)) se ve que la periodicidad es de 8326, lo que contradice a lo que se muestra en el plano de fases con base en la periodicidad; por otra parte, el plano de fases construido a partir del máximo exponente de Lyapunov (Fig. 6) muestra que en efecto, la RI es predominantemente periódica. Lo anterior muestra que para la obtención de los planos de fase se debe tener mucho cuidado al calcular las periodicidades. En general, es inusual tener periodicidades relevantes mayores a 5000, es por eso que para los espacios de parámetros de la Fig. 4 se había considerado este valor de 5000 como máximo, aunque, como se acaba de mencionar no es suficiente este criterio y para la obtención adecuada de los espacios de parámetros con base en las periodicidades, se tendrá que explorar previamente el sistema para así poder trabajar con los valores adecuados para el cálculo de dichas periodicidades.

4. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

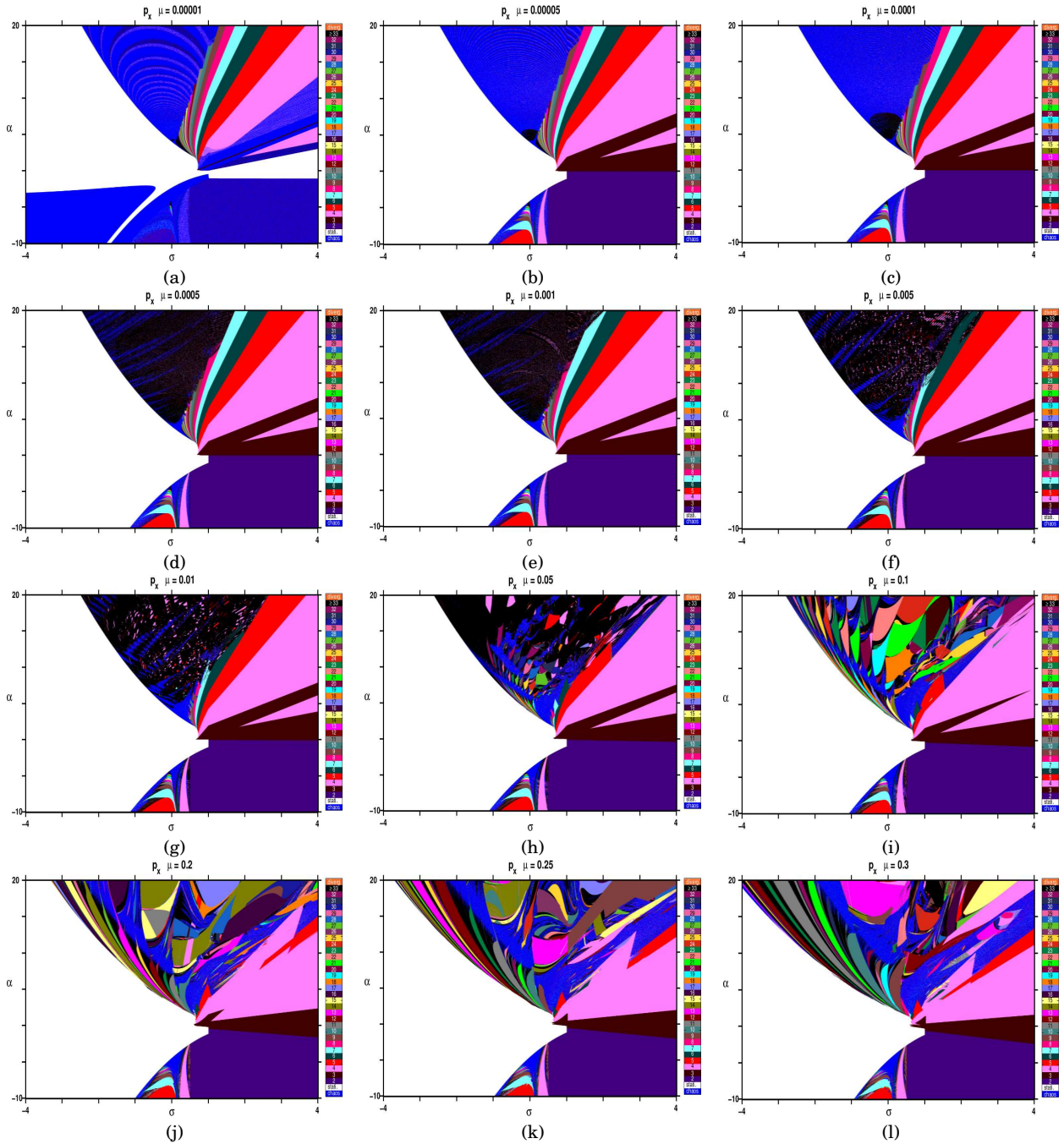
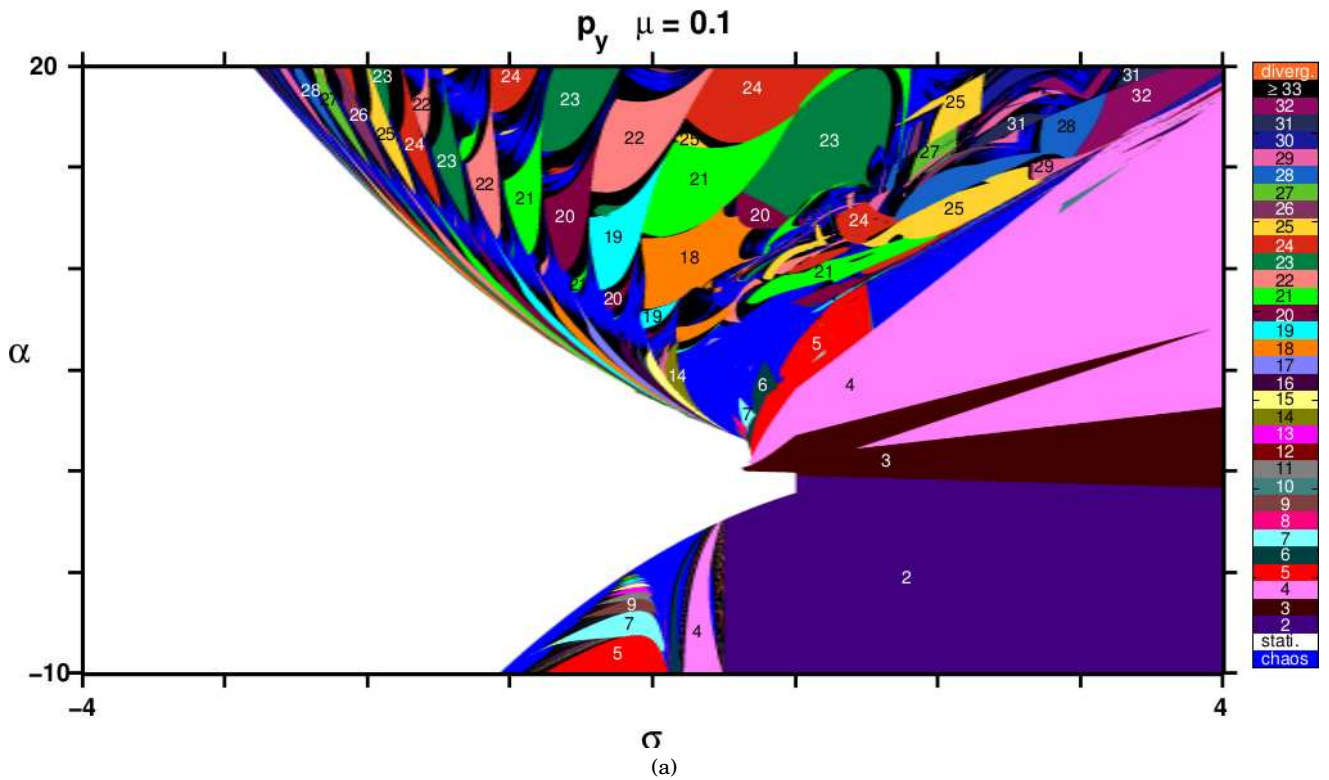


FIG. 4.— (Color online) Espacios de parámetros α vs. σ caracterizados por la periodicidad en la variable x ($p_x = T_x$) para una misma región y las mismas condiciones iniciales para cada situación ($x_0 = 0.028$ y $y_0 = -0.05201$) y variando el valor del otro parámetro: (a) $\mu = 10^{-5}$, (b) $\mu = 5 \times 10^{-5}$, (c) $\mu = 10^{-4}$, (d) $\mu = 5 \times 10^{-4}$, (e) $\mu = 10^{-3}$, (f) $\mu = 5 \times 10^{-3}$, (g) $\mu = 0.01$, (h) $\mu = 0.05$, (i) $\mu = 0.1$, (j) $\mu = 0.2$, (k) $\mu = 0.25$, (l) $\mu = 0.3$. La barra de colores, leída de abajo hacia arriba, indica la situación de caos, de estacionariedad (punto fijo), de periodicidades de orden 2 a 32, de periodicidades mayores o iguales a 33 y finalmente, posibles situaciones en las que puede presentarse divergencia. Se hace notar que para todos los espacios de parámetros obtenidos, se consideró una periodicidad máxima de 5000.

El análisis detallado del modelo de neurona de Rulkov nos muestra interesantes aspectos tales como el hecho de que el parámetro μ juega un rol muy importante en la determinación de la periodicidad y del número de picos por ráfaga. Como se vio, el aumento del valor de μ hace que las periodicidades puedan variar desde cantidades del orden de cientos de miles hasta valores tan pequeños como 2 (ciclo de orden 2); similarmente, el número de picos

por ráfaga para la variable rápida x varía también con este aumento entre un número del orden de decena de miles hasta 2. Desde el punto de vista de la neurociencia, este número es quizás uno de los aspectos más importantes del modelo puesto que tiene una relación directa con los aspectos fisiológicos de la neurona y la funcionalidad de la misma. No obstante, desde una perspectiva de sistemas dinámicos, la periodicidad se presenta como una característica más



(b)



(c)

FIG. 5.— (Color online) (a) Espacio de parámetros α vs. σ caracterizado por la periodicidad en la variable y (p_y). Se especifican los valores de periodicidad dentro de algunas de las zonas. Se hace notar que los patrones observados tienen formas similares a los que se presentan en (b) los troncos y (c) el follaje de algunas especies de palmera.

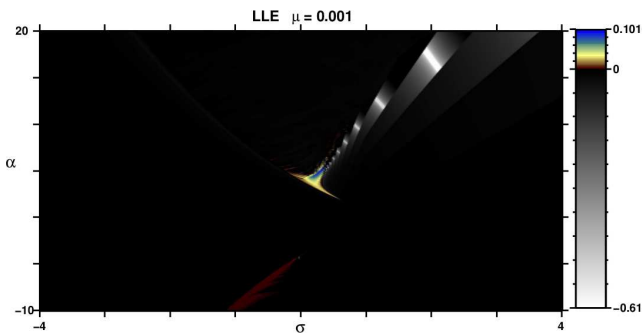


FIG. 6.— (Color online) Espacio de parámetros α vs. σ caracterizado por el máximo exponente de Lyapunov del sistema. El código de colores indica que las regiones en blanco y negro corresponden a comportamientos regulares, en tanto que las coloreadas a caóticos.

interesante para el sistema, por lo que cualquiera

de las dos variables x o y puede ser utilizada para la descripción del mismo; siendo incluso la variable lenta y más apropiada para determinar periodicidades. Hacemos notar que en general, los valores de periodicidad calculados utilizando cualesquiera de las variables coincide. Se observa también que para valores grandes de μ , los comportamientos caóticos del sistema son más probables. Es interesante notar que para los valores escogidos de los parámetros, la periodicidad y el número de picos por ráfaga están relacionados linealmente. El análisis de los espacios de parámetros basados en la periodicidad nuestra que los mismos son muy dependientes del valor de μ , especialmente en la región que denominamos RI. Para valores crecientes de μ aparecen zonas de periodicidad que en algunos casos muestran estructuras tales como los patrones que se observan en

troncos y follaje de palmeras. Destacamos el hecho que el análisis basado en periodicidades comparado a aquel basado en exponentes de Lyapunov presenta varias ventajas, tales como la de brindar mayor información desde el punto de vista dinámico, y la de ser menos costoso computacionalmente hablando; sin embargo, también tiene limitaciones y requiere de ciertas precauciones en su uso, tales como el hecho de explorar previamente el sistema en cuestión para así poder determinar los valores adecuados para los que se considerará el máximo de periodicidad; caso contrario, se corre el riesgo de obtener resultados falsos. La complementariedad de periodicidades y exponentes de Lyapunov puede ser muy útil para el análisis de sistemas dinámicos dadas las virtudes y limitaciones que ofrecen ambos métodos.

Los resultados obtenidos, nos muestran la gran riqueza dinámica del modelo de Rulkov, en el cual

existen muchos aspectos que todavía pueden ser explorados tales como el estudio de las bifurcaciones, las dependencias entre periodicidades y número de picos por ráfaga para otros valores de los parámetros, el estudio de los patrones que presentan las zonas de periodicidad, entre otros.

AGRADECIMIENTOS

G.M.R.A. agradece al Prof. Juergen Kurths del Potsdam Institute for Climate Impact (PIK-Potsdam) por la invitación científica a su institución, tiempo en el cual parte de este trabajo fue desarrollado. Agradecemos también a la Dra. Mónica Moraes del Herbario Nacional de Bolivia por su colaboración en lo concerniente a los detalles de palmeras y por permitirnos utilizar sus imágenes de estos vegetales.

REFERENCIAS

- Abarbanel H. D. I. & Rabinovich M. I. (2001), *Current Opinion in Neurobiology* **11**, 423.
- Arbib M. A. (2003), *The handbook of brain theory and neural networks*, 2nd edn. (Massachusetts: MIT Press).
- Borisjuk A., Friedman A., Ermentrout B. & Terman D. (2005), *Mathematical neuroscience* (Berlin: Springer-Verlag).
- Chialvo D. R. (1995), *Chaos, Solitons & Fractals* **5**, 461.
- Cisek P., Drew T. & Kalaska J. F. (2007), *Computational neuroscience: theoretical insights into brain functions* (Amsterdam: Elsevier).
- Coombes S. & Bressloff P. C. (2005), *Bursting: The Genesis of Rhythm in the Nervous System* (Singapore: World Scientific Publishing).
- Coward L. A. (2013), *Towards a Theoretical Neuroscience: from Cell Chemistry to Cognition* (Dordrecht: Springer), 443.
- Dayan P. & Abbott L. (2001), *Theoretical Neuroscience* (London: MIT Press), 460.
- Eggleston D. L. (2011), *Basic Electronics for Scientists and Engineers* (New York: Cambridge University Press), 251.
- FitzHugh R. (1961), *Biophysical Journal* **1**, 445.
- Forstmann B. U. & Wagenmakers E. J. (2015), *An introduction to model-based cognitive* (New York: Springer).
- Freire J. G., Cabeza C., Marti A. C., Pöschel T. & Gallas J. A. C. (2014), *European Physical Journal: Special Topics* **223**, 2857.
- Freire J. G. & Gallas J. A. C. (2011) a, *Physical Chemistry Chemical Physics* **13**, 12191.
- (2011)b, *Physics Letters A* **375**, 1097.
- Gallas M. R., Gallas M. R. & Gallas J. A. C. (2015), *European Physical Journal: Special Topics* **223**, 2131.
- Gallas M. R. & Gallas J. A. C. (2015), *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* **25**, 064603.
- Ghosh A. (2011), *Scaling Laws, in Chakraborty, S. Ed., Mechanics Over Micro and Nano Scales* (New York: Springer), 61.
- Ghosh A. & Corves B. (2015), *Introduction to Micromechanisms and Microactuators* (New Delhi: Springer India), 161.
- Hindmarsh J. L. & Rose R. M. (1984), *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **221**, 87.
- Hodgkin A. L. & Huxley A. F. (1952), *Journal of Physiology* **117**, 500.
- Ibarz B., Casado J. M. & Sanjuán M. A. F. (2011), *Physics Reports* **501**, 1.
- Izhikevich E. (2007), *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting* (Cambridge: MIT Press), 505.
- Izhikevich E. M. & Hoppensteadt F. (2004), *International Journal of Bifurcation and Chaos* **14**, 3847.
- Longstaff A. (2011), *Instant Notes in Neuroscience* (New York: Garland Science), 379.
- Lucano Lucano M. J. & Ramírez Ávila G. M. (2012), *Copérnico* **1**, 3.
- Newman M. E. J. (2005), *Contemporary Physics* **46**, 323.
- Novak M. M. Ed. (2007), *Emergent Nature: Pattern, Growth and Scaling in the Sciences* (World Scientific Publishing Company), 44.
- Oporto Almaraz S. A. & Ramírez Ávila G. M. (2004), *Revista Boliviana de Física* **10**, 45.
- (2013), *Revista Boliviana de Física* **23**, 16.
- (2014), *Revista Boliviana de Física* **25**, 7.
- Plant R. E. & Kim M. (1976), *Biophysical Journal* **16**, 227.
- Purves D. (2010), *Brains. How they seem to work* (Pearson Education, Inc.), 294.
- Ramírez Ávila G. M. & Gallas J. A. C. (2011), *Revista Boliviana de Física* **19**, 1.
- Rulkov N. F. (2002), *Physical Review E* **65**, 041922.
- Shilnikov A. L. & Rulkov N. F. (2003), *International Journal of Bifurcation and Chaos* **13**, 3325.