

Universitat Politècnica de Catalunya
Facultat de Matemàtiques i Estadística

Degree in Mathematics
Bachelor's Degree Thesis

Modelització de l'activitat neuronal amb adaptació usant models de camp mitjà

David Reyner Parra

Supervised by Gemma Huguet Casades

Juny, 2019

Abstract

Understanding the brain dynamics involves the study of large-scale networks of neurons. An alternative way is to describe the collective dynamics of the network in terms of macroscopic measures of the neuronal population, using the so-called mean-field models, which constitute a significant reduction in dimensionality, and whose paradigmatic example are the Wilson-Cowan equations.

The goal of this project is to study a new mean-field model, which presents an exact description of the macroscopic activity of a large network of all-to-all coupled quadratic integrate-and-fire neurons with adaptation. We first conduct a dynamical study of this model using analytical and numerical tools from dynamical systems, which constitutes a novelty in the field. Finally, we compare the results predicted with the numerical simulations of the whole network, showing good qualitative agreement. The results presented here suggest relevant future research on this topic.

Keywords

Sistemes Dinàmics, teoria de bifurcacions, models de camp mitjà, adaptació, neurociència computacional, freqüència de descàrrega, potencial mitjà de membrana

Índex

| | | |
|----------|--|-----------|
| 1 | Introducció | 3 |
| 2 | Presentació del model | 4 |
| 3 | Estudi dinàmic del sistema | 6 |
| 3.1 | Punts d'equilibri i bifurcacions | 6 |
| 3.2 | Bifurcacions d'Òrbites Periòdiques | 12 |
| 3.3 | Aplicació de Poincaré | 12 |
| 3.4 | Estudi del diagrama de bifurcacions per regions | 15 |
| 3.4.1 | Regió 1, $J = 9$ | 15 |
| 3.4.2 | Regió 2, $J = 15$ | 21 |
| 3.4.3 | Regió 3, $J = 40$ | 26 |
| 3.4.4 | Regió 4, $J = 60$ | 32 |
| 4 | Simulacions Numèriques | 34 |
| 4.1 | Model sense adaptació | 34 |
| 4.2 | Model amb adaptació | 36 |
| 4.3 | Diferències: Model sense adaptació i Model amb adaptació | 37 |
| 5 | Conclusions | 39 |
| 6 | Bibliografia | 40 |
| | Referències | 40 |
| A | Derivació de les corbes de bifurcació | 41 |
| A.1 | Corbes de Sella-Node | 41 |
| A.2 | Corba de Hopf | 43 |
| B | Càlcul del primer coeficient de Lyapunov | 45 |
| C | Càlculs per al diagrama de bifurcació del model sense adaptació | 47 |

1. Introducció

La modelització matemàtica aplicada a l'estudi de fenòmens biològics ha resultat ser extremadament útil i un clar exemple d'això el trobem en la neurociència. Des del pioner estudi sobre la generació i propagació d'estímuls elèctrics a l'axó de neurones del calamar gegant de Hodgkin & Huxley hi ha hagut un vertiginós avenç en el que es coneix avui en dia com la neurociència computacional. La combinació de raonament i desenvolupament matemàtic juntament amb el càlcul computacional ha permès el desenvolupament de models per a descriure el funcionament del nostre cervell, així com el de les cèl·lules que el formen, les neurones. El resultat, un gran ventall de models neuronals tan per explicar l'activitat d'una neurona com d'una població de neurones.

Una neurona, sota estímuls externs, experimenta canvis sobtats en el potencial de membrana, anomenats potencials d'acció o *spikes*. Hi ha estudis que demostren que aquests canvis en el potencial no es poden ocasionar en la neurona ininterrompudament i amb mateixa freqüència, sinó que la neurona experimenta un procés d'adaptació pel qual el període entre spikes s'allarga.

Per tal de descriure la dinàmica de complexes xarxes neuronals amb un gran nombre d'interaccions entre neurones s'usen models de camp mitjà que descriuen l'activitat de la xarxa mitjançant quantitats macroscòpiques, és a dir, mesures estadístiques obtingudes en fer la mitjana d'un aspecte rellevant de la població. Els models de camps mitjà permeten reduir un model amb un gran nombre de variables/graus de llibertat en un model molt més simple, i el seu exemple més paradigmàtic són les equacions de Wilson-Cowan (WC) [2].

Recentment s'han desenvolupat models de camp mitjà, que a diferència del WC proporcionen una descripció exacta de l'activitat macroscòpica de la xarxa (vegi's [5]). Partint del treball desenvolupat a l'article [5] sobre la derivació d'un model de camp mitjà que reproduïx exactament la dinàmica d'una xarxa neuronal amb neurones de tipus quadràtic integrate-and-fire i el seu posterior estudi dinàmic, en aquest projecte plantejem un problema totalment innovador inspirat en aquest l'article: l'estudi dinàmic d'un model de camp mitjà per descriure l'activitat elèctrica d'una població neuronal amb neurones de tipus quadràtic integrate-and-fire i, a diferència de [5], amb adaptació. Aquest model de camp mitjà amb adaptació vindrà definit per tres equacions diferencials i s'analitzarà usant tècniques de sistemes dinàmics i de càlcul numèric.

Primer presentarem, basant-nos en el treball de [5] i les notes [6], la derivació del sistema dinàmic a estudiar així com la interpretació biològica de les variables i paràmetres que el componen. Seguidament es procedirà amb l'estudi dinàmic del sistema: des dels punts d'equilibri del sistema fins a un exhaustiu anàlisi de bifurcacions, el qual ens dividirà l'espai de paràmetres en diferents regions. Usant l'aplicació de Poincaré per a l'estudi de les òrbites periòdiques, ens endinsarem en investigar detingudament cadascuna de les regions, concloent amb els respectius diagrames de bifurcació. Finalment compararem la simulació d'una xarxa neuronal de 10.000 neurones amb adaptació amb el model reduït de camp mitjà amb adaptació. Acabarem comentant les diferències del model sense adaptació estudiat a l'article [5] i el model amb adaptació estudiat en aquest treball.

Aquest projecte suposa un primer estudi en un model de camp mitjà fins ara no analitzat, el qual obre les portes a una extensa i, realment, complexa dinàmica d'un sistema dinàmic 3-dimensional. Aquest treball motiva així futurs estudis sobre aquells aspectes que precisen d'una exploració molt més detallada.

2. Presentació del model

La unitat bàsica del cervell és la neurona i la seva funció principal és rebre estímuls, processar-los i transmetre informació en forma de potencials d'acció (*spikes* en anglés), canvis sobtats en el potencial de membrana. Les neurones es comuniquen entre elles a través de les connexions sinàptiques. Direm que una sinapsis és excitatòria quan promou un increment en el voltatge de la neurona receptora o post-sinàptica i, com a conseqüència, aquesta desencadena un spike. Per contra, direm que una sinapsis és inhibidòria quan disminueix el voltatge de la neurona receptora.

En xarxes de neurones connectades entre sí a través de les sinapsis, les neurones reben i emeten contínuament estímuls elèctrics entre elles, la qual cosa pot ocasionar tant períodes de molta activitat elèctrica, on la freqüència de descàrrega de spikes de la població és elevada, com períodes on el nombre de spikes emesos sigui escàs.

Volem estudiar l'activitat elèctrica macroscòpica, i.e. en termes de quantitats macroscòpiques com són el nombre de spikes per unitat de temps i el potencial de membrana mitjà, d'una xarxa totalment connectada de neurones heterogènies de tipus quadràtic integrate-and-fire amb adaptació. Primer presentarem el model reduït sense adaptació de la mateixa població neuronal i després presentarem el model reduït amb adaptació, que serà objecte d'estudi en aquest projecte.

La idea darrere dels models de tipus integrate-and-fire (*IF*) es imposar que la neurona produeix un potencial d'acció o *spike* tan bon punt el potencial de membrana V assoleix un valor crític. En aquest moment, es diu que la neurona genera un spike i V es reiniciat al valor del voltatge quan la neurona és en repòs. Els models *IF* són una simplificació dels models neuronals de tipus Hodgkin-Huxley, els quals inclouen detalls de la fisiologia neuronal, ja que es regeixen per una única equació diferencial de primer ordre i és per això que són computacionalment eficients en simulacions de xarxes neuronals a gran escala.

El model neuronal quadràtic integrate-and-fire (*QIF*) descriu el voltatge de la neurona mitjançant una equació diferencial amb dependència quadràtica en V (veure (1)). És un dels models més simples que capturen l'essència de la dinàmica de l'activitat elèctrica d'una neurona i, a més a més, és un dels més usats en les simulacions a gran escala. De fet, és el model canònic per a descriure l'activitat de les neurones de classe I, és a dir, aquelles neurones que poden generar spikes amb freqüència arbitràriament petita (veure classificació d'excitabilitat dels models neuronals en el capítol 4 de [2]). Tot model neuronal de classe I es pot reduir mitjançant canvis de variables al model *QIF*.

L'activitat elèctrica d'una xarxa neuronal amb N neurones de tipus quadràtic integrate-and-fire connectades totes amb totes (sense adaptació) es descriu pel potencial de membrana de cadascuna de les neurones, $\{V_j\}_{j=1..N}$. L'activitat elèctrica d'una única neurona tipus *QIF* ve descrita per una equació diferencial no-lineal de primer ordre

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_j, \quad \text{si } V_j \geq V_p, \quad \text{aleshores } V_j \rightarrow V_r. \quad (1)$$

El terme I_j és la corrent d'entrada i és diferent per a cada neurona; la població neuronal és heterogènia. El valor V_p és el valor llindar del model *QIF* pel qual, un cop s'ha assolit, es diu que la neurona j -èsima ha fet un spike i es reinicia el seu voltatge al valor V_r .

L'entrada de corrent consta de tres termes

$$I_j = \eta_j + Js(t) + I(t), \quad (2)$$

on η_j és un paràmetre que descriu un corrent d'entrada constant, que s'escull de forma diferent per a cada

neurona segons una distribució Lorentziana per tal d'introduir heterogeneïtat a la xarxa neuronal. $I(t)$ és la intensitat d'un corrent extern que s'aplica a totes les neurones i que pot dependre del temps. $s(t)$ és una funció que modela les sinapsis, és a dir, descriu el corrent que rep una neurona en funció dels spikes de les neurones de la xarxa a les quals està connectada a través de les sinapsis. J és un paràmetre que descriu la força de l'acoblament entre neurones: si $J > 0$ la xarxa és excitatòria i si $J < 0$ és inhibidòria.

El conjunt de les N equacions diferencials descriu microscòpicament la dinàmica de totes les neurones de la població. Ara bé, una manera alternativa d'estudiar la dinàmica d'un gran nombre de neurones és mitjançant mesures estadístiques sobre la població, és a dir, quantitats macroscòpiques que descriguin, en mitjana, una propietat de la població.

Definim, doncs, dues quantitats macroscòpiques: $r(t)$ és la freqüència de descàrrega, o *firing rate*, de la xarxa neuronal, és a dir, una mesura estadística que indica amb quina freqüència les neurones emeten spikes i $v(t)$ és el potencial de membrana mitjà per unitat de temps. Llavors, la dinàmica macroscòpica de la xarxa neuronal amb neurones tipus *QIF* pot ser estudiada en termes de les quantitats macroscòpiques r i v segons el següent model de camp mitjà derivat a l'article [5]:

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \frac{1}{\pi} + 2rv, \\ \dot{v} &= v^2 + \bar{\eta} + Jr - \pi^2 r^2 + I(t), \end{aligned} \quad (3)$$

on $\bar{\eta}$ és un paràmetre que indica el centre de la distribució Lorentziana que segueixen els termes η_j i J és el mateix paràmetre que en (2).

A l'article [5] es mostra que el sistema d'equacions (3) per a les variables macroscòpiques r i v reproduïx exactament la dinàmica macroscòpica de la xarxa neuronal amb neurones tipus *QIF* i, fins i tot, prediu, l'existència de caos.

En aquest treball ens endinsarem en un problema totalment nou i diferent: estudiar la dinàmica macroscòpica d'una xarxa neuronal amb neurones de tipus *QIF*, com la de l'article [5], però amb una nova equació que modelitzi el procés d'adaptació de cada neurona.

Algunes neurones no poden emetre spikes amb la mateixa freqüència indefinidament, sinó que ho fan amb una freqüència cada cop més baixa, és a dir, el temps entre spikes tendeix a incrementar-se. Aquesta auto-inhibició en l'activitat elèctrica es regula per un mecanisme natural propi de la fisiologia de la neurona. El model que volem estudiar considera aquest efecte d'auto-inhibició per a cadascuna de les neurones de la xarxa. La dinàmica microscòpica de la població neuronal ve ara definida per dues equacions diferencials per a cada neurona, una de no-lineal i l'altra de lineal,

$$\begin{cases} \dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + Js(t) - ga_j, & \text{si } V_j \geq V_p, \text{ aleshores } V_j \rightarrow V_r, \\ \tau_a \dot{a}_j = -a_j + s_j(t). \end{cases}$$

La variable a_j modelitza l'adaptació de la neurona j -èsima. La funció depenent del temps $s_j(t)$, mesura la freqüència de descàrrega de la neurona j -èsima, és a dir, el nombre de spikes per unitat de temps. El paràmetre g determina la intensitat de l'adaptació en el potencial de membrana. Fixem-nos que, com més excitades estiguin les neurones de la xarxa, més spikes per unitat de temps es generaran, cosa que comportarà un augment en el valor de s_j i, per tant, un augment en l'adaptació que, al seu torn, farà disminuir el potencial de la neurona. Així doncs, la variable d'adaptació retroalimenta negativament el potencial de membrana ja que com més s'exciti la neurona més fort s'auto-inhibeix.

Les equacions de camp mitjà per a la xarxa neuronal amb adaptació s'obtenen seguint el mateix procediment usat a [5]. Les equacions macroscòpiques, derivades a les notes [6], són

$$\begin{aligned} \dot{r} &= \pi^{-1} + 2rv, \\ \dot{v} &= v^2 + \tilde{\eta} + jr - \pi^2 r^2 - \tilde{g}a, \\ \tau \dot{a} &= -a + r, \end{aligned} \quad (4)$$

on r , v i a són ara variables adimensionalitzades. Els nous paràmetres $\tilde{\eta}$, j , τ i \tilde{g} s'han re-escalat a partir de η , J , τ_a i g , respectivament, segons: $\tilde{\eta} = \frac{\eta}{\Delta}$, $j = \frac{J}{\sqrt{\Delta}}$, $\tau = \sqrt{\Delta}\tau_a$ i $\tilde{g} = \frac{g}{\sqrt{\Delta}}$, on Δ és el factor d'escala (amplada a la meitat de l'alçada) de la distribució Lorentziana (centrada en $\bar{\eta}$) que segueixen les η_j i n'indica el grau d'heterogeneïtat que hi ha a la població. Prenent $\Delta = 1$ els paràmetres $\tilde{\eta}$, j , τ i \tilde{g} equivalen a η , J , τ_a i g , respectivament.

Així doncs, la dinàmica macroscòpica d'una xarxa de neurones heterogènies, connectades totes amb totes, de tipus quadràtic integrate-and-fire i amb adaptació ve establerta pel sistema (4), el qual analitzarem usant eines de sistemes dinàmics.

3. Estudi dinàmic del sistema

3.1 Punts d'equilibri i bifurcacions

Considerem el següent sistema d'equacions diferencials

$$\dot{r} = \frac{1}{\pi} + 2rv, \quad (5)$$

$$\dot{v} = v^2 + \eta - \pi^2 r^2 + Jr - ga, \quad (6)$$

$$\dot{a} = \frac{1}{\tau}(-a + r). \quad (7)$$

Ens disposem a estudiar la dinàmica que presenta aquest sistema. Per fer-ho, ens serà de gran ajuda trobar les tres isoclines de nivell 0 del sistema en qüestió, és a dir les tres superfícies on no hi ha variació respecte cadascuna de les variables. Les isoclines del sistema són les tres superfícies descrites implícitament per cadascuna de les següents equacions (vegi's un cas particular a la Fig. 1):

$$0 = \frac{1}{\pi} + 2rv, \quad (8)$$

$$0 = v^2 + \eta - \pi^2 r^2 + Jr - ga, \quad (9)$$

$$0 = \frac{1}{\tau}(-a + r). \quad (10)$$

Un dels objectes més importants a l'hora d'estudiar un sistema dinàmica són els punts d'equilibri. Els punts d'equilibri corresponen a les solucions del sistema que són constants en el temps, i.e. punts de l'espai de fases invariants pel flux del sistema. Un resultat important per determinar els punts d'equilibri d'un sistema és el següent:

Proposició 3.1. *Sigui $F : D \subset \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ un camp vectorial associat a un sistema dinàmic. Denotem $f_t : D \subset \mathbb{R}^n \rightarrow D$ com el flux a temps t del camp F . Aleshores $p \in D$ és un punt d'equilibri del sistema si i només si $F(p) = 0$.*

De la Proposició 3.1 es dedueix que els punts que pertanyin a les tres isoclines (i.e. $F(p) = 0$) seran els punts d'equilibri (vegis's la intersecció de les isoclines a la Fig. 1 d'un cas particular).

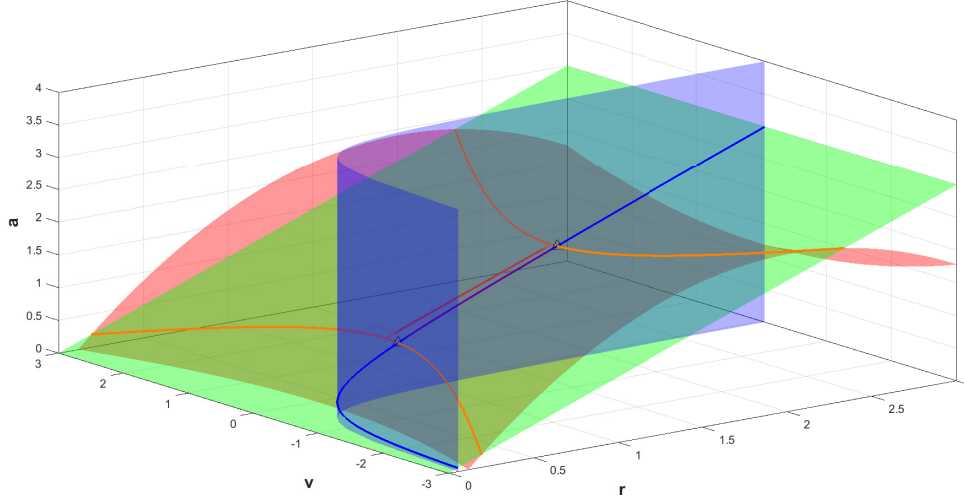


Figura 1: Isoclines associades al sistema (5) – (7) per $\eta = -13.4746$ i $J = 40$. Les isoclines de nivell 0 de r , v i a corresponen a les superfícies blava, vermella i verda, respectivament. Les corbes blava i taronja corresponen a la intersecció de la r - i v -isoclines amb la a -isoclina. Els triangles són dos dels tres punts d'equilibri del sistema per aquests valors dels paràmetres η i J .

Anem a derivar l'equació que han de satisfer els punts d'equilibri. De l'equació (8) podem trobar la següent relació entre r i v : $v = -\frac{1}{2\pi r}$. De l'equació (10) trobem $a = r$. Finalment, substituïm aquestes dues equacions a (9), i arribem a la següent equació de quart grau en r :

$$\begin{aligned} 0 &= v^2 + \eta - \pi^2 r^2 + Jr - ga = \\ &= \frac{1}{4\pi^2 r^2} + \eta - \pi^2 r^2 + Jr - gr = \\ &= 1 + 4\pi^2 r^2 \eta - 4\pi^4 r^4 + 4(J - g)\pi^2 r^3. \end{aligned} \quad (11)$$

L'equació tindrà com a molt quatre solucions per r , i per tant, quatre punts d'equilibri. D'aquestes solucions hem d'eliminar aquelles amb $r < 0$ perquè r descriu la freqüència de descàrrega de la població neuronal en qüestió, és a dir, el nombre de spikes per unitat de temps.

Els punts d'equilibri s'han calculat numèricament buscant el zero d'una funció vectorial formada per les tres condicions de pertànyer a les isoclines (equacions (8), (9) i (10)). Usarem la funció integrada `fsolve` de Matlab per trobar els zeros, agafant un mallat de condicions inicials sobre la corba resultant d'intersecar les superfícies corresponents a la r -isoclina i la a -isoclina (i eliminant les solucions repetides). El motiu principal d'agafar condicions sobre la intersecció de la r - i a -isoclines és perquè aquestes superfícies no depenen dels paràmetres η i J .

Per tal de classificar el caràcter dels punts d'equilibri estudiem les parts reals dels valors propis de la matriu jacobiana avaluada en aquests punts. Direm que el punt d'equilibri és estable si tots els valors propis tenen part real estrictament negativa i inestable si hi ha algun valor propi amb part real estrictament

positiva. La matriu jacobiana associada al sistema (5) – (7) és

$$J = \begin{pmatrix} 2v & 2r & 0 \\ -2\pi^2 r + J & 2v & -g \\ \frac{1}{\tau} & 0 & -\frac{1}{\tau} \end{pmatrix}. \quad (12)$$

Així doncs, el polinomi característic associat és el següent:

$$\begin{aligned} \begin{vmatrix} 2v - \lambda & 2r & 0 \\ -2\pi^2 r + J & 2v - \lambda & -g \\ \frac{1}{\tau} & 0 & -\frac{1}{\tau} - \lambda \end{vmatrix} &= (2v - \lambda)^2 \left(-\frac{1}{\tau} - \lambda\right) - \frac{2}{\tau} rg - 2r(-2\pi^2 r + J) \left(-\frac{1}{\tau} - \lambda\right) = \\ &= -\frac{4}{\tau} v^2 - 4v^2 \lambda + \frac{4}{\tau} v \lambda + 4v \lambda^2 + \frac{\lambda^2}{\tau} - \lambda^3 - \frac{2}{\tau} rg - \frac{4}{\tau} \pi^2 r^2 + \frac{2}{\tau} Jr - 4\pi^2 r^2 \lambda + 2rJ\lambda = \\ &= -\lambda^3 + \left(4v - \frac{1}{\tau}\right) \lambda^2 + \left(-4v^2 + \frac{4}{\tau} v - 4\pi^2 r^2 + 2rJ\right) \lambda + \left(-\frac{4}{\tau} v^2 - \frac{2}{\tau} rg - \frac{4}{\tau} \pi^2 r^2 + \frac{2}{\tau} rJ\right) = \\ &=: -\lambda^3 + b\lambda^2 + c\lambda + d, \end{aligned} \quad (13)$$

on b i d són la traça i el determinant de la jacobiana, respectivament. Trobar analíticament les arrels d'una equació de tercer grau amb tots els coeficients diferents de zero és, en general, força complicat. Tot i això, sí que podem trobar les corbes on certs coeficients es fan zero o satisfan certa relació entre ells.

El locus on el determinant del jacobini s'anul·la ens donarà informació sobre canvis qualitatius en el sistema, és a dir, bifurcacions. Si el determinant d'una matriu és zero aleshores un dels seus valors propis serà necessàriament 0; genèricament es produeix el que es coneix com una bifurcació de sella-node. Les bifurcacions de sella-node descriuen la col·lisió i la posterior desaparició de dos punts d'equilibri, una sella i un node (vegi's [3]). L'esquema de la Figura 2 mostra el canvi qualitatiu que pateix el sistema en una bifurcació de sella-node.

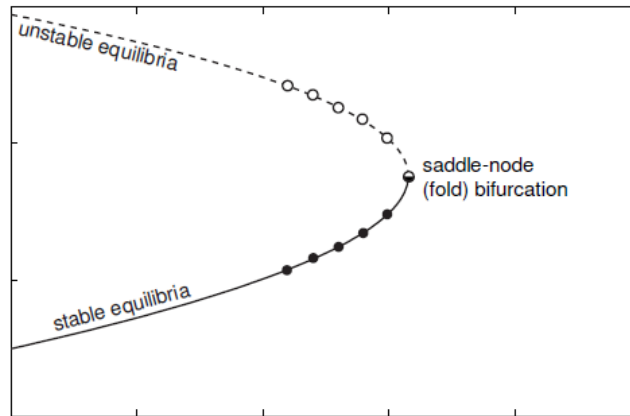


Figura 2: Esquema de la bifurcació de Sella-Node. Dos punts d'equilibri, un estable i l'altre inestable, col·lisionen i desapareixen. Imatge extreta de [4].

L'expressió analítica de les corbes de bifurcació de sella-node, deduïda a l'Apèndix A.1, ve definida per les següents equacions

$$J = \frac{1}{2\pi^2 r^3} + 2\pi^2 r + g, \quad (14)$$

$$\eta = -\frac{3}{4\pi^2 r^2} - \pi^2 r^2. \quad (15)$$

Aquest és l'únic cas que podem posar J explícitament en funció de η (vegi's l'Apèndix A.1 pels detalls). Les dues branques de sella-node es poden escriure, doncs, com

$$J^\pm = \sqrt{2}\pi \left(\frac{1}{(-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3})^{3/2}} + \sqrt{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}} \right) + g. \quad (16)$$

Les corbes definides per la darrera expressió es mostren a la Figura 4.

El punt d'intersecció de les dues corbes de sella-node és, de fet, un punt de bifurcació de codimensió 2 (nombre de paràmetres que s'han de variar per a què es produeixi la bifurcació) anomenada bifurcació de cúspide (*cusp* en anglès). El punt de bifurcació de cúspide CB (cercle lila a la Fig. 4) s'obté quan les expressions de les corbes J^+ i J^- siguin iguals, és a dir, quan $\eta = -\sqrt{3}$. Imposant $\eta = -\sqrt{3}$ a l'equació (16) obtenim

$$(\eta_C, J_C) = \left(-\sqrt{3}, \sqrt{2}\pi \left(\frac{1}{(\sqrt{3})^{3/2}} + (\sqrt{3})^{1/2} \right) + g \right). \quad (17)$$

Ara ens centrarem en trobar el locus de la bifurcació de Hopf. Una bifurcació de Hopf és un tipus de bifurcació local del sistema on un punt d'equilibri de tipus focus pateix un canvi d'estabilitat i s'hi produeix el naixement o la desaparició d'una òrbita periòdica. La bifurcació en qüestió, sense entrar en la teoria de formes normals, es pot detectar genèricament per un canvi de signe en la part real d'un parell de valors propis complexos conjugats. Recordem que el polinomi característic (13) és de tercer grau, d'on es dedueix que, o bé les tres arrels són reals, o bé hi ha una arrel real i un parell d'arrels complexes conjugades. Quan aquest darrer cas s'escau i, a més a més, les arrels complexes creuen l'eix imaginari, aleshores podem afirmar que s'ha produït una bifurcació de Hopf.

Voldríem, doncs, trobar una relació entre els dos paràmetres η i J del sistema (5) – (7) on la jacobiana tingui un parell de valors propis complexos conjugats amb part real zero. Usant una versió del criteri d'estabilitat de Routh-Hurwitz, s'ha pogut determinar analíticament una expressió per al locus de la bifurcació de Hopf (vegi's Apèndix A.2), definida per les següents equacions

$$J = \frac{1}{2\tau^2 r} + \frac{1}{\tau\pi r^2} + 2\pi^2 r + \frac{1}{2\pi^2 r^3} - \frac{\pi}{2\tau} rg, \quad (18)$$

$$\eta = -\frac{3}{4\pi^2 r^2} - \pi^2 r^2 + gr - \frac{1}{2\tau^2} + \frac{\pi}{2\tau} r^2 g - \frac{1}{\tau\pi r}. \quad (19)$$

A la Figura 4 es mostra la corba de bifurcació de Hopf, definida per les darreres expressions, per dos valors de τ diferents.

L'òrbita periòdica involucrada en una bifurcació de Hopf pot ser estable o inestable. Si en el punt de bifurcació hi neix (o desapareix) una òrbita inestable direm que la bifurcació és subcrítica mentre que si hi neix (o desapareix) una òrbita estable direm que la bifurcació és supercrítica.

Per determinar el tipus de bifurcació cal calcular l'anomenat primer coeficient de Lyapunov (vegi's l'Apèndix B per al càlcul), el signe del qual determina el tipus de bifurcació. Si aquest és negatiu aleshores la bifurcació és supercrítica i neix (o desapareix) un cicle límit estable (observi's les figures del costat esquerre de la Figura 3). De manera similar, si el coeficient de Lyapunov és positiu, la bifurcació de Hopf serà subcrítica i desapareix (o neix) un cicle límit inestable (figures del costat dret de la Figura 3).

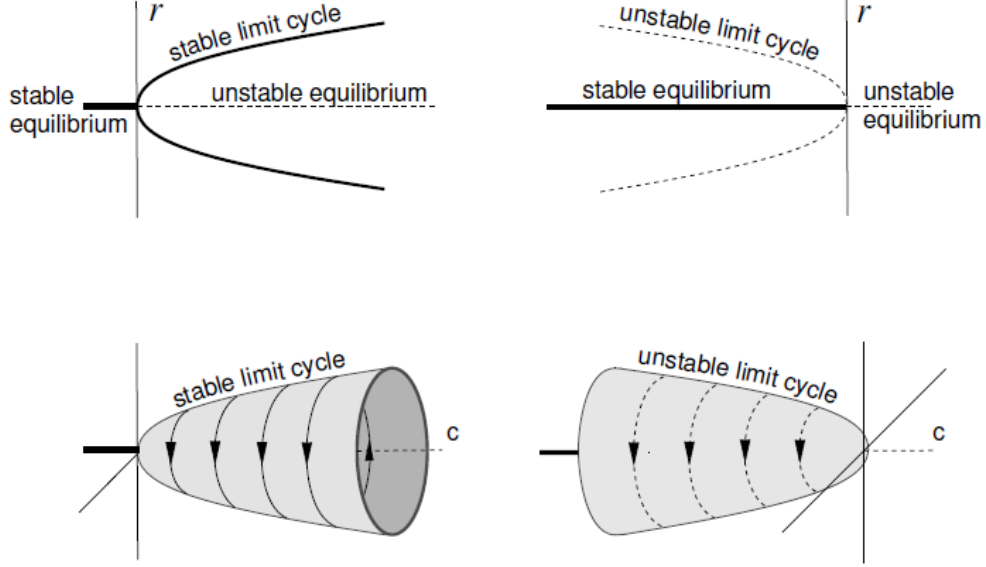


Figura 3: Esquema de la bifurcació de Hopf. Costat esquerre: bifurcació de Hopf supercrítica. Costat dret: bifurcació de Hopf subcrítica. Imatge extreta de [4].

Sabem, doncs, que el sistema pateix tant bifurcacions de Hopf (equacions (18) i (19)) com bifurcacions de sella-node de punts d'equilibri (equacions (14) i (15)) i, a més a més, s'ha pogut determinar analíticament el lloc geomètric on tenen lloc aquestes bifurcacions (veure Apèndixs A.1 i A.2). A la Figura 4 es mostren aquestes corbes a l'espai de paràmetres (η, J) .

Per a la bifurcació de Hopf no només tenim calculat el primer coeficient de Lyapunov, el signe del qual estableix si la bifurcació de Hopf és sub- o supercrítica, sinó que a més a més s'han pogut determinar (numèricament) les bifurcacions generalitzades de Hopf (o també anomenades bifurcacions de Bautin).

Una bifurcació generalitzada de Hopf (*GH*) es produeix quan hi ha un canvi en el tipus de bifurcació de Hopf, és a dir, quan el sistema passa de tenir una bifurcació de Hopf subcrítica a tenir-ne una de supercrítica (o viceversa). Aquesta bifurcació es produeix quan hi ha un parell de valors propis complexos amb part real zero (condició d'estar sobre la corba de Hopf) i, a més a més, el primer coeficient de Lyapunov es fa zero (veure cercles vermells de la Fig. 4). Es tracta, doncs, d'una bifurcació de codimensió 2.

Les bifurcacions generalitzades de Hopf s'han calculat numèricament buscant el zero d'una funció. Els punts de bifurcació han de satisfer cinc condicions: les tres condicions de ser punt d'equilibri (i.e. pertànyer a les 3 isoclines), la condició de Hopf (i.e. $cb + d = 0$) i, per últim, que el primer coeficient de Lyapunov sigui zero. Aquestes cinc condicions, juntament amb les incògnites r , v , a , η i J , defineixen una funció vectorial de la qual hem de calcular els zeros. Per resoldre-ho usarem la funció integrada `fsolve` de Matlab. Per trobar la llavor inicial s'ha calculat el coeficient de Lyapunov per un nombre elevat de punts sobre la corba de Hopf (donat que tenim la seva expressió analítica) i s'ha escollit el punt posterior al canvi de signe. Els punts de bifurcació obtinguts són:

| | r | v | a | J | η |
|--------------|---------|---------|--------|---------|----------|
| gral_hopf1 = | [0.1776 | -0.8964 | 0.1776 | 13.8505 | -0.2882] |
| gral_hopf2 = | [3.2507 | -0.0490 | 3.2507 | 48.8609 | -5.7823] |

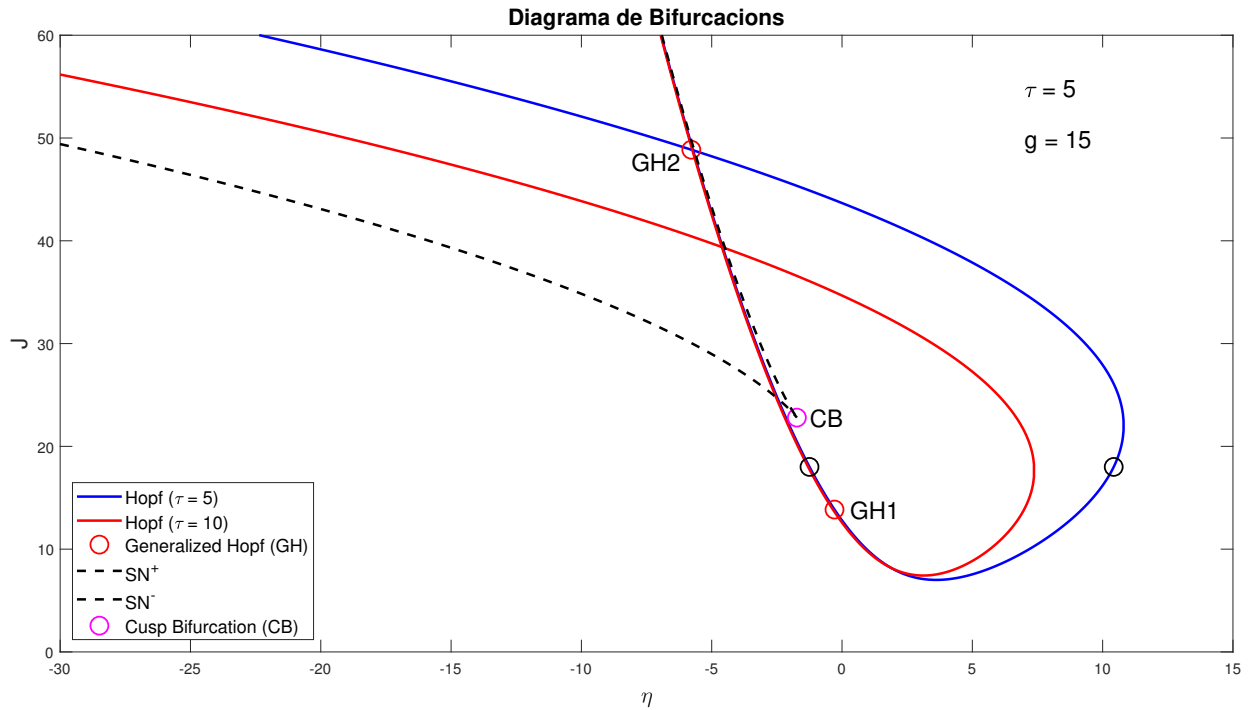


Figura 4: Diagrama de bifurcacions: La corba blava contínua representa el locus de la bifurcació de Hopf per $\tau = 5$ mentre que la corba vermella contínua representa el locus de la mateixa bifurcació però per $\tau = 10$. Les línies discontinúes negres representen el locus de la bifurcació de sella-node de punts fixos. Els cercles negres són els punts de bifurcació de Hopf (calculats numèricament) per $J = 18$. Els cercles vermells senyalen els punts de bifurcació on succeeixen les bifurcacions generalitzades de Hopf (Bautin). El cercle lila senyala el punt de bifurcació on té lloc la bifurcació de cúspide (*cusp*). $\tau = 5$, $g = 15$.

La Figura 5, a diferència de la Figura 4, mostra quines branques són subcrítiques i supercrítiques de la corba de Hopf, a més de les bifurcacions generalitzades de Hopf.

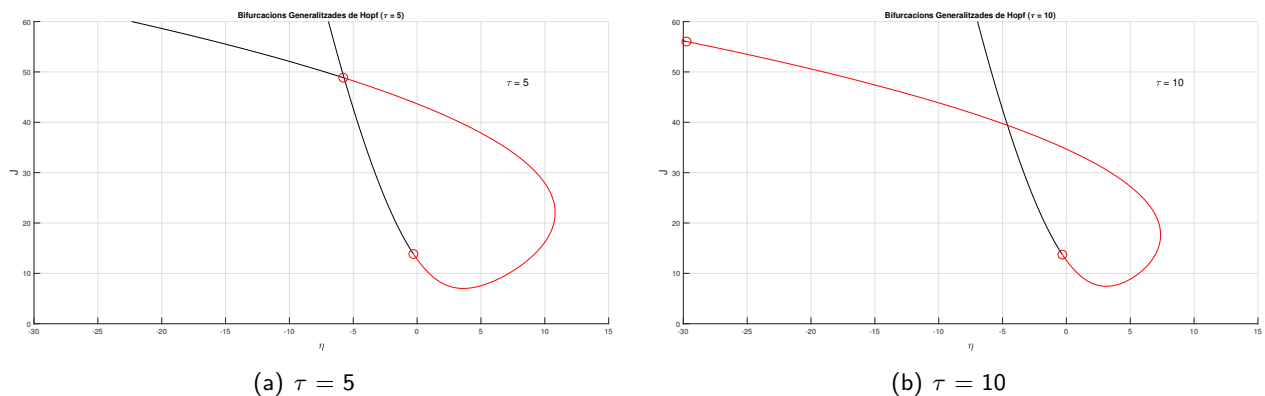


Figura 5: Locus de Bifurcació de Hopf: En negre es representen les branques subcrítiques de la corba de bifurcació de Hopf mentre que en vermell es representen les branques supercrítiques. Els punts de canvi corresponen a les dues bifurcacions generalitzades de Hopf (cercles en vermell).

Relacionat amb la bifurcació generalitzada de Hopf tenim el següent resultat teòric de sistemes dinàmics: tot punt de bifurcació (η_{GH}, J_{GH}) d'una bifurcació generalitzada de Hopf dóna lloc a dues branques, sub- i supercrítica, de la corba de bifurcació de Hopf (exemples de la Fig. 5) i, a més a més, a una corba de bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques, on dos òrbites periòdiques, una estable i l'altra inestable, col·lisionen i desapareixen. Típicament, les òrbites involucrades en algunes bifurcacions de Hopf neixen (o desapareixen) en aquest tipus de bifurcacions.

3.2 Bifurcacions d'Òrbites Periòdiques

En aquesta secció volem donar les principals característiques de les bifurcacions més generals que donen lloc a òrbites periòdiques i com es poden distingir quines òrbites neixen d'una bifurcació i no d'una altra (adaptat de [2]).

En general, les òrbites periòdiques d'un sistema es poden originar mitjançant quatre tipus de bifurcacions: bifurcació de Hopf, bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques, bifurcació de sella-node en una corba invariant i bifurcació homoclínica.

1. La bifurcació de Hopf és el mecanisme més conegut pel qual un sistema pot exhibir oscil·lacions. Les òrbites periòdiques nascudes de tal bifurcació neixen amb una amplitud petita i freqüència finita. El punt d'equilibri roman després de la bifurcació.
2. La bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques implica la col·lisió i destrucció d'una òrbita periòdica estable i una d'inestable del sistema. Aquesta bifurcació es pot trobar abans i/o després d'una bifurcació de Hopf subcrítica.
3. La bifurcació de sella-node en una corba invariant (o *SNIC*) exhibeix òrbites periòdiques quan dos equilibris, una sella i un node, sobre una corba invariant (com pot ser la unió de branques de la varietat estable o inestable) s'anihilen. Les òrbites, a diferència del cas de la bifurcació de Hopf, neixen amb amplitud fixa i freqüència arbitràriament propera a 0. Els punts d'equilibri no romanen després de la bifurcació.
4. La bifurcació homoclínica s'esdevé en una òrbita homoclínica d'un punt de sella, d'on neix (o mor) una òrbita periòdica arran d'un canvi de rol en quina de les dues varietats envolta l'altra. Les característiques de les òrbites seran similars al cas *SNIC*: amplitud inicial gran i freqüència arbitràriament propera a 0. Els punts d'equilibri romanen després de la bifurcació.

Destaquem els següents trets que ens ajudaran a distingir quina bifurcació ha pogut generar una òrbita periòdica en qüestió. Contràriament a les bifurcacions 1, 3 i 4, en la bifurcació de Hopf intervé un únic punt d'equilibri; d'aquest fet s'infereix que, si el sistema té un únic punt d'equilibri i exhibeix també òrbites periòdiques, aquestes s'han originat o bé per una bifurcació 1 o per una bifurcació 2. En les bifurcacions 1 i 4 els punts d'equilibri romanen després de la bifurcació. Però en el tret que ens fixarem primer serà el període de l'òrbita (en un entorn a prop del punt de bifurcació), ja que si aquest és finit l'òrbita, possiblement, provingui d'una bifurcació de Hopf mentre que si tendeix a infinit (i.e. pren valors grans) l'òrbita provingui d'una bifurcació 3 o 4.

3.3 Aplicació de Poincaré

Per a l'estudi d'òrbites periòdiques, així com les seves bifurcacions, és convenient utilitzar l'aplicació de Poincaré. Per definir-la considerem una superfície 2-dimensional (per a un sistema 3-dimensional) transver-

sal al flux (i.e. el vector normal a la secció i el vector camp no poden ser perpendiculars) anomenada secció de Poincaré. Definim en aquesta secció una aplicació que envia cada punt x_0 sobre la secció a $\varphi_{t(x_0)}(x_0)$, on $\varphi_t(x)$ és el flux associat al camp i $t(x_0)$ és el temps que tarda el sistema en tornar a tallar la secció amb la mateixa direcció i que depèn de x_0 . Aquesta aplicació defineix un sistema dinàmic discret sobre la secció de Poincaré.

Per trobar una bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques farem ús de la correspondència entre punts fixos de l'aplicació de Poincaré i òrbites periòdiques del sistema. Així doncs, un punt fix de la secció de Poincaré correspon a un òrbita periòdica del sistema. Per a detectar una bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques busquem un punt fix de l'aplicació de Poincaré tal que un dels valors propis de la diferencial de Poincaré sigui 1. A nivell de la secció, o bé s'originen dos punts fixos (una sella i un node) o bé s'anihilen, mentre que si ens ho mirem a nivell del sistema, aquest fet correspon al naixement de dues òrbites periòdiques (una d'estable i l'altre d'instable) o a la fusió/anihilació d'aquestes.

Per dur a terme tota aquesta anàlisi és necessari tenir calculats els punts fixos de l'aplicació de Poincaré juntament amb els respectius valors propis associats a la matriu jacobiana de l'aplicació. Procedim doncs a derivar l'expressió per la diferencial de l'aplicació de Poincaré. Ho farem per seccions de Poincaré de la forma $a = a_c$, i de forma anàloga es deriva per seccions de la forma $r = r_c$ i $v = v_c$. L'aplicació de Poincaré per seccions $a = a_c$ ve definida per

$$P(r, v) = \varphi_{t(r,v)}^{r,v}(r, v, a_c), \quad (20)$$

on φ^x denota la component x del flux per $x = r, v, a$. Una manera de calcular la diferencial de Poincaré és usant la definició bàsica de derivada numèrica per a les components (P^r, P^v) de l'aplicació, és a dir,

$$DP(r, v) = \begin{pmatrix} \frac{P^r(r+h,v)-P^r(r,v)}{h} & \frac{P^r(r,v+h)-P^r(r,v)}{h} \\ \frac{P^v(r+h,v)-P^v(r,v)}{h} & \frac{P^v(r,v+h)-P^v(r,v)}{h} \end{pmatrix},$$

on h és petit. L'altra manera és mitjançant les equacions variacionals del flux. Usant la definició de l'aplicació de Poincaré en (20) i derivant obtenim la següent expressió

$$\begin{aligned} DP(r, v) &= D_{r,v} \varphi_{t(r,v)}^{r,v}(r, v, a_c) + \frac{d}{dt}(\varphi_{t(r,v)}^{r,v}(r, v, a_c)) = \\ &= D_{r,v} \varphi_{t(r,v)}^{r,v}(r, v, a_c) + F^{r,v}(\varphi_{t(r,v)}^{r,v}(r, v, a_c)) \cdot D_{r,v} t(r, v), \end{aligned} \quad (21)$$

on a l'última igualtat hem usat el fet que el flux és solució del sistema (i, per tant, satisfà el sistema d'equacions diferencials). El primer terme es pot calcular a partir de les equacions variacionals del flux mentre que el segon és el producte del camp associat al sistema per la diferencial de la funció temps.

Per calcular la diferencial de la funció temps partim del fet que $\varphi_{t(r,v)}^a(r, v, a_c) = a_c$ per definició de la secció de Poincaré. D'aquí, se'n deriva el següent

$$D_{r,v} \varphi_{t(r,v)}^a(r, v, a_c) + F^a(\varphi_{t(r,v)}^a(r, v, a_c)) \cdot D_{r,v} t(r, v) = 0. \quad (22)$$

Aïllant $D_{r,v} t$ de la darrera expressió, s'arriba a

$$D_{r,v} t(r, v) = - \left[F^a(\varphi_{t(r,v)}^a(r, v, a_c)) \right]^{-1} \cdot D_{r,v} \varphi_{t(r,v)}^a(r, v, a_c), \quad (23)$$

que és vàlid sempre i quan $F^a(\varphi_{t(r,v)}^a(r, v, a_c)) \neq 0$. Aquesta condició implica que el flux no sigui tangent a la secció de Poincaré ja que aleshores no està definida. En altres paraules, aquesta condició diu que el flux ha de tallar transversalment la secció de Poincaré, com s'ha suposat.

Les equacions variacionals es dedueixen del fet que el flux ha de satisfer:

$$\frac{d}{dt}(\varphi_t(r, v, a)) = F(\varphi_t(r, v, a)). \quad (24)$$

Derivant ambdós costats de la igualtat arribem a les equacions variacionals del flux

$$\begin{aligned} D\left(\frac{d}{dt}(\varphi_t(r, v, a))\right) &= \frac{d}{dt}(D\varphi_t(r, v, a)) = \\ &= DF(\varphi_t(r, v, a)) \cdot D\varphi_t(r, v, a). \end{aligned} \quad (25)$$

Anomenant $Y := D\varphi_t(r, v, a)$, les equacions variacionals es poden expressar de forma més compacta

$$\frac{d}{dt}Y = DF(\varphi_t(r, v, a))Y. \quad (26)$$

En forma matricial

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} \frac{\partial \varphi^r}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^r}{\partial v} & \frac{\partial \varphi^r}{\partial a} \\ \frac{\partial \varphi^v}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^v}{\partial v} & \frac{\partial \varphi^v}{\partial a} \\ \frac{\partial \varphi^a}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^a}{\partial v} & \frac{\partial \varphi^a}{\partial a} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial F^r}{\partial r} & \frac{\partial F^r}{\partial v} & \frac{\partial F^r}{\partial a} \\ \frac{\partial F^v}{\partial r} & \frac{\partial F^v}{\partial v} & \frac{\partial F^v}{\partial a} \\ \frac{\partial F^a}{\partial r} & \frac{\partial F^a}{\partial v} & \frac{\partial F^a}{\partial a} \end{pmatrix} \Big|_{\varphi_t(r,v,a)} \begin{pmatrix} \frac{\partial \varphi^r}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^r}{\partial v} & \frac{\partial \varphi^r}{\partial a} \\ \frac{\partial \varphi^v}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^v}{\partial v} & \frac{\partial \varphi^v}{\partial a} \\ \frac{\partial \varphi^a}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^a}{\partial v} & \frac{\partial \varphi^a}{\partial a} \end{pmatrix}.$$

La condició inicial per aquest sistema de 9 equacions diferencials és la matriu identitat, i.e $Y(0) = Id$. Això es dedueix del fet que $\varphi_0(r, v, a) = (r, v, a)$.

Notem que avaluem la diferencial del camp al punt $\varphi_t(r, v, a)$ que, en principi, no coneixem. Aleshores les nostres incògnites no només seran les derivades del flux sinó el flux mateix. Així doncs, hem de resoldre un sistema de 12 equacions diferencials; 3 que defineixen el flux i 9 que determinen les seves derivades.

La diferencial de Poincaré (eq. (21)) s'escriu en forma matricial de la següent manera

$$\begin{aligned} DP(r, v) &= \underbrace{\begin{pmatrix} \frac{\partial \varphi^r}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^r}{\partial v} \\ \frac{\partial \varphi^v}{\partial r} & \frac{\partial \varphi^v}{\partial v} \end{pmatrix}}_{D_{r,v}\varphi_{t(r,v)}^{r,v}(r,v,a_c)} + \underbrace{\begin{pmatrix} F^r \\ F^v \end{pmatrix}}_{F^{r,v}(\varphi_{t(r,v)}^{r,v}(r,v,a_c))} \underbrace{\left(-\frac{1}{F^a} \frac{\partial \varphi^a}{\partial r} \quad -\frac{1}{F^a} \frac{\partial \varphi^a}{\partial v} \right)}_{D_{r,v}t(r,v)} = \\ &= \begin{pmatrix} \frac{\partial \varphi^r}{\partial r} - \frac{\partial \varphi^a}{\partial r} \frac{F^r}{F^a} & \frac{\partial \varphi^r}{\partial v} - \frac{\partial \varphi^a}{\partial v} \frac{F^r}{F^a} \\ \frac{\partial \varphi^v}{\partial r} - \frac{\partial \varphi^a}{\partial r} \frac{F^v}{F^a} & \frac{\partial \varphi^v}{\partial v} - \frac{\partial \varphi^a}{\partial v} \frac{F^v}{F^a} \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Resolent les equacions variacionals obtindrem tots els termes involucrats en les entrades de la darrera matriu.

Per últim, per una secció $r = r_c$ es pot comprovar que la matriu de la diferencial de Poincaré és

$$DP(v, a) = \begin{pmatrix} \frac{\partial \varphi^v}{\partial v} - \frac{\partial \varphi^r}{\partial v} \frac{F^v}{F^r} & \frac{\partial \varphi^v}{\partial a} - \frac{\partial \varphi^r}{\partial a} \frac{F^v}{F^r} \\ \frac{\partial \varphi^a}{\partial v} - \frac{\partial \varphi^r}{\partial v} \frac{F^a}{F^r} & \frac{\partial \varphi^a}{\partial a} - \frac{\partial \varphi^r}{\partial a} \frac{F^a}{F^r} \end{pmatrix}.$$

I per una secció $v = v_c$, la diferencial de Poincaré és

$$DP(r, a) = \begin{pmatrix} \frac{\partial \varphi^r}{\partial r} - \frac{\partial \varphi^v}{\partial r} \frac{F^r}{F^v} & \frac{\partial \varphi^r}{\partial a} - \frac{\partial \varphi^v}{\partial a} \frac{F^r}{F^v} \\ \frac{\partial \varphi^a}{\partial r} - \frac{\partial \varphi^v}{\partial r} \frac{F^a}{F^v} & \frac{\partial \varphi^a}{\partial a} - \frac{\partial \varphi^v}{\partial a} \frac{F^a}{F^v} \end{pmatrix}.$$

3.4 Estudi del diagrama de bifurcacions per regions

El sistema presenta oscil·lacions depenent dels paràmetres η i J . A continuació distingirem quatre regions en l'espai de paràmetres (η, J) on la dinàmica del sistema és qualitativament diferent i, per cadascuna, n'estudiarem les seves principals característiques. Per a cada regió s'escollirà un valor de J representant i s'estudiarà la dinàmica fent variar el paràmetre η . Per als estudis que seguiran fixem $\tau = 5$ i $g = 15$.

Segons el tipus de bifurcació de Hopf que s'esdevingui, o bé naixerà una òrbita periòdica del punt d'equilibri o bé en desapareixerà una, la qual cosa, juntament amb les bifurcacions de sella-node, donarà lloc a dinàmiques diferents. Així doncs, les dues bifurcacions generalitzades de Hopf (GH) juntament amb el punt d'intersecció de J^+ amb J^- (bifurcació de cúspide CB) determinaran 4 regions de dinàmica qualitativament diferent (veure Fig. 6). Les regions 1 i 2 presentaran un únic punt d'equilibri i, en funció de η , també bifurcacions de Hopf. Les dues regions tenen una dinàmica semblant llevat del fet que les bifurcacions de Hopf que experimenta el punt d'equilibri de la primera regió són supercrítiques mentre que en la segona regió una de les bifurcacions de Hopf és subcrítica i l'altra supercrítica. A més de les bifurcacions de Hopf, les regions 3 i 4 presenten bifurcacions de sella-node, de manera que el sistema pot arribar a tenir 3 punts d'equilibri, tanmateix tampoc presenten els mateixos tipus de bifurcació de Hopf. Les dues bifurcacions de Hopf de la quarta regió són subcrítiques, a diferència de la tercera regió, la qual presenta els mateixos tipus de bifurcació de Hopf que la regió 2.

Notem que per valors de J inferiors a $J_{int} := \sqrt{2\pi} \left(\frac{1}{(\sqrt{3})^{3/2}} + (\sqrt{3})^{1/2} \right) + g$ (paràmetre J corresponent a la intersecció de J^+ amb J^-), és a dir, per les regions 1 i 2, el sistema no experimenta bifurcacions de sella-node, de manera que l'únic punt d'equilibri del sistema pateix les dues bifurcacions de Hopf. Aquest no serà el cas per a valors superiors a J_{int} ja que les bifurcacions de Hopf es donaran en punts d'equilibri diferents.

3.4.1 Regió 1, $J = 9$

Situem-nos en la primera regió (escollim $J = 9$ com a representant) i estudiem-ne la seva dinàmica al variar el paràmetre η . Per començar, de la intersecció de les 3 isoclines del sistema (equacions (8) – (10)) en resultaran els punts d'equilibri del sistema. Notem que al variar η , l'única isoclina que es veu afectada és la v -isoclina (veure equació (9)), les altres dues romandran invariants respecte η .

Donat que ens trobem en la primera regió, no hi haurà bifurcacions de sella-node de punts fixos, de manera que s'espera un únic punt d'equilibri. Com s'ha explicat a la Secció 3.1, el caràcter dels punts d'equilibri vindrà determinat pels valors propis de la matriu jacobiana avaluada en el punt en qüestió.

Es pot observar (vegi's Fig. 7) no només com el punt d'equilibri es mou sobre la corba blava, corresponent a la intersecció de la r -isoclina amb la a -isoclina, (del costat més esquerre cap al de més a la dreta) sinó com canvia el seu caràcter a mesura que variem η . Destaquem els dos canvis d'estabilitat que pateix

ESTUDI DINÀMIC D'UN MODEL DE CAMP MITJÀ AMB ADAPTACIÓ

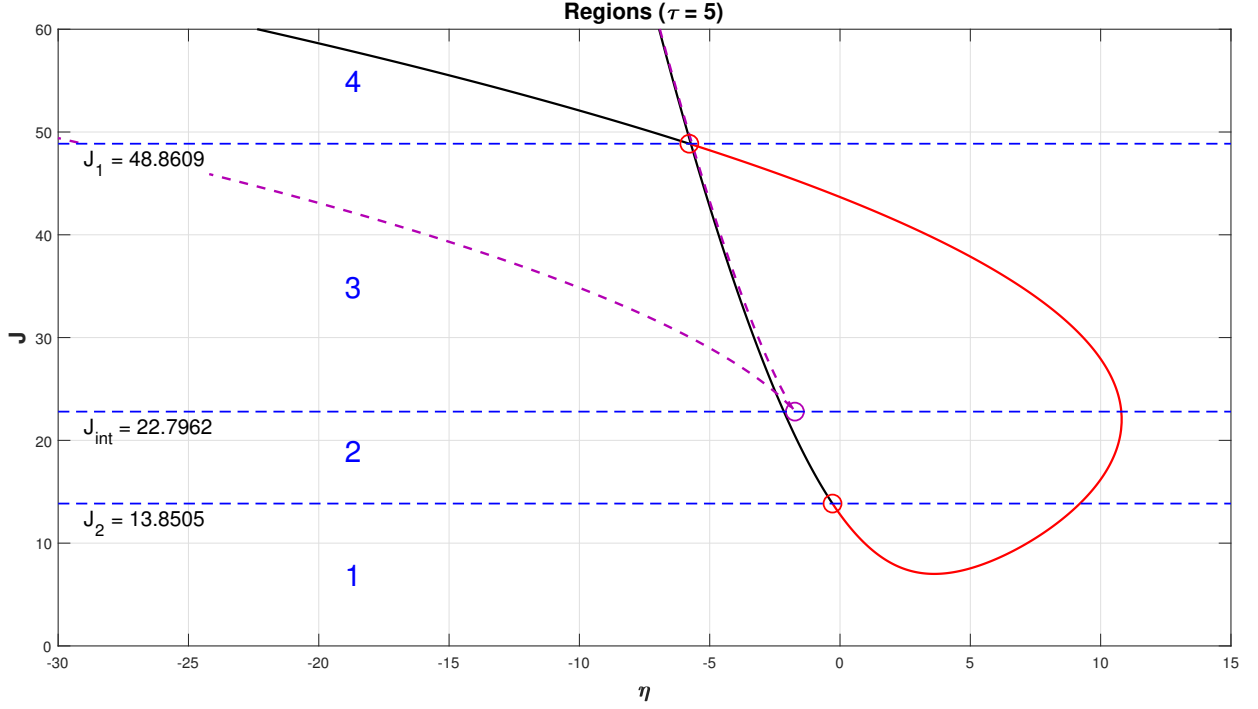


Figura 6: Regions diagrama de bifurcations. La línia contínua correspon a la corba de Hopf, dividida segons el tipus de bifurcació. Les línies discontinúes liles indiquen la corba de sella-node. Les línies blaves discontinúes separen l'espai de paràmetres en 4 regions numerades. Les línies discontinúes venen determinades per (de dalt a baix): el valor de J en la segona bifurcació GH , el valor de J en la intersecció de les dues branques sella-node (bifurcació de cúspide CB) i el valor de J en la primera bifurcació GH . Els cercles vermells corresponen a les bifurcacions GH . El cercle lila correspon a la bifurcació CB . $\tau = 5$, $g = 15$.

el punt d'equilibri al passar de tenir tots els valors propis amb part real negativa (cercles negres de la Fig. 7) a què la part real del parell conjugat complex canviï de signe (triangles negres de la Fig. 7) o viceversa. Aquests canvis d'estabilitat són de fet els punts on el sistema pateix una bifurcació de Hopf.

Les dues bifurcacions de Hopf s'han calculat de manera similar a les bifurcacions de Bautin (veure la Secció 3.1). En aquest cas però s'han de complir quatre condicions: les tres condicions de ser punt d'equilibri i la condició de Hopf derivada a l'Apèndix A.2 (i.e. $bc + d = 0$, on b i d són la traça i el determinant de la matriu jacobiana i c el coeficient que acompanya el terme lineal del polinomi característic (13)). Hem de calcular els zeros de la funció vectorial formada per les quatre condicions anteriors i amb incògnites r , v , a i η . Com a llavor inicial per la funció integrada `fsolve` de Matlab s'ha agafat el primer punt després de detectar un canvi d'estabilitat. Els punts de bifurcació obtinguts són els següents:

| | r | v | a | η | |
|-------------|-----|---------|---------|--------|---------|
| equil_hopf1 | = | [0.2282 | -0.6973 | 0.2282 | 1.3974] |
| equil_hopf2 | = | [0.5645 | -0.2819 | 0.5645 | 6.4533] |

La primera bifurcació de Hopf, $H1$, és supercrítica, tal com s'ha establert a partir del primer coeficient de Lypaunov. Per aquest fet el focus estable perdrà la seva estabilitat en el punt de bifurcació i com a

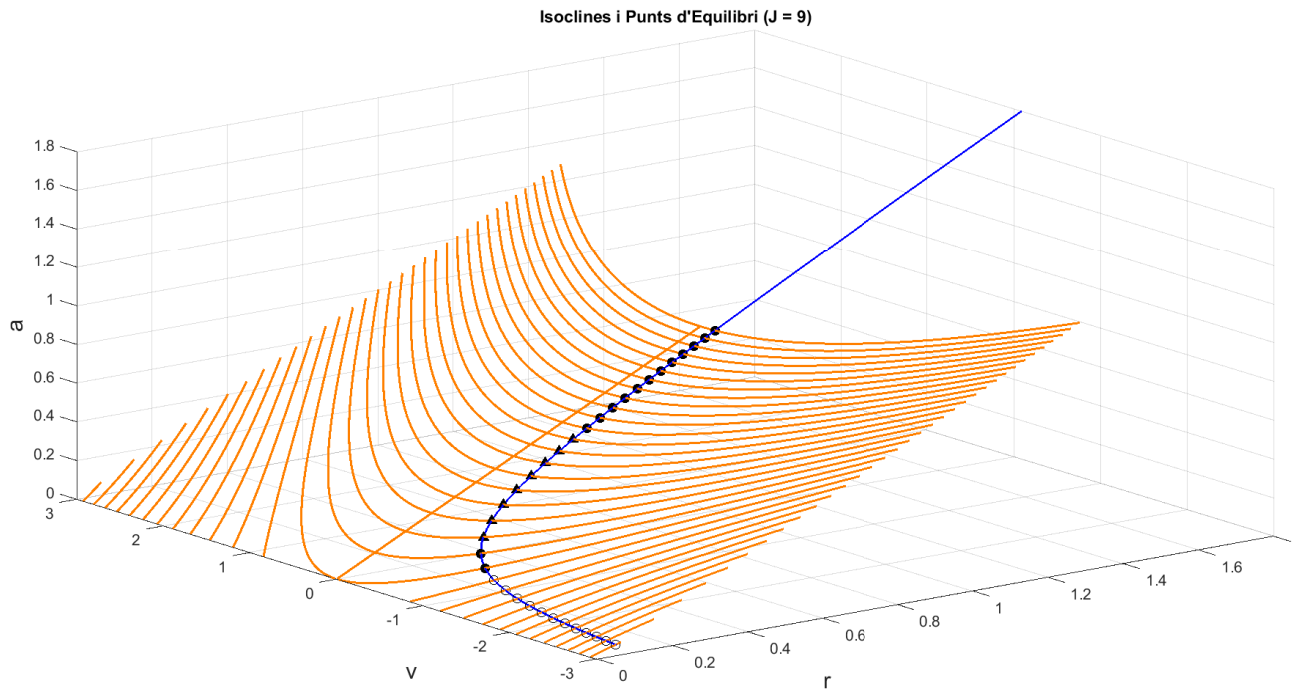


Figura 7: Isoclines i punts d'equilibri del sistema. Isoclines: la línia blava contínua és la intersecció de la r -isoclina amb la a -isoclina. Cada corba taronja (formada al seu torn per dues branques) correspon a la intersecció de la v -isoclina amb la a -isoclina per un η concret. Punts d'equilibri: els símbols en negre indiquen que hi ha un parell de valors propis complexos conjugats. Els cercles fan referència al fet que tots els valors propis tenen part real estrictament negativa. Els triangles indiquen que hi ha dos valors propis que difereixen en el signe (o les seves parts reals si és el cas). Rang de valors de η : $[-20, 15]$.

conseqüència naixerà una òrbita periòdica estable. A la segona bifurcació de Hopf, $H2$, que també és supercrítica, el punt d'equilibri inestable (de fet sella-focus) recuperarà l'estabilitat en desaparèixer una òrbita periòdica estable.

El comportament oscil·latori pot ser detectat i estudiat mitjançant l'aplicació de Poincaré. Aquí és on aplicarem tota la maquinària derivada a la Secció 3.3. Per estudiar les òrbites periòdiques, restringirem el rang de valors on varia η entre els compresos pels paràmetres η_1 i η_2 de les dues bifurcacions de Hopf lleugerament modificats (i.e. $\eta \in [\eta_1 + \delta, \eta_2 - \delta] = [1.3974 + \delta, 6.4533 - \delta]$ per $\delta = 0.01$), de tal manera que el sistema presenti oscil·lacions i, a més, puguem intentar determinar-ne, si s'escau, bifurcacions d'òrbites periòdiques.

Com sabem, en el primer punt de bifurcació naixerà una òrbita periòdica estable mentre que en el segon en morirà una. En vista d'això agafarem una primera secció de Poincaré $v_1 = v_{H1} + \delta$ i una segona $v_2 = v_{H2} - \delta$, per $\delta = 0.01$, on v_{H1} i v_{H2} són les coordenades v 's dels punts de bifurcació $H1$ i $H2$, respectivament. Un dels motius principals per escollir dues seccions de Poincaré és capturar totes les òrbites periòdiques del sistema.

S'observa gràficament que no existeix una secció de Poincaré de la forma $v = v_c$ (tampoc seccions de

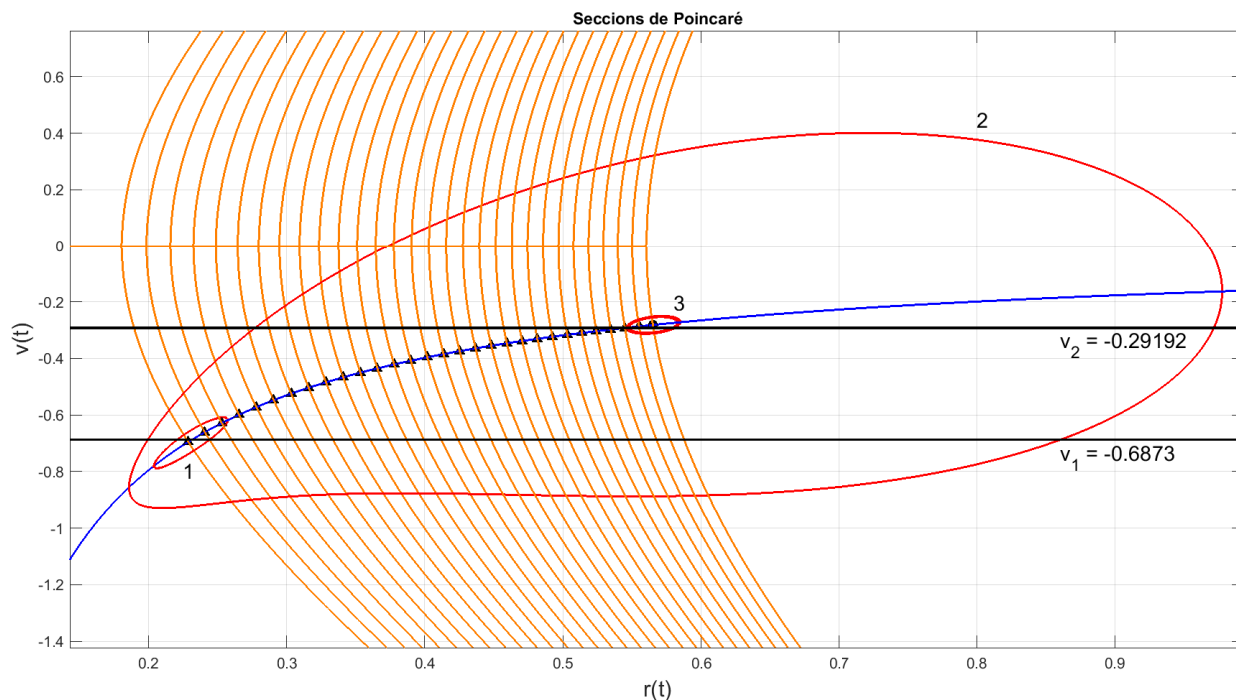


Figura 8: Seccions de Poincaré: Projectió sobre el pla $r - v$. Les línies taronges representen les v -isoclines per valors de η en el rang $[\eta_{H1} + \delta, \eta_{H2} - \delta] = [1.4074, 6.4433]$. La línia blava representa la r -isoclina. Les rectes negres fan referència a les seccions de Poincaré v_1 i v_2 . Les trajectòries vermelles són resultat d'integrar el camp un temps suficientment gran (perquè aquestes estiguin prou a prop de l'òrbita estable) per 3 valors de η dins del rang: Trajectòria 1: $\eta = 1.4074$, Trajectòria 2: $\eta = 3.8482$ i Trajectòria 3: $\eta = 6.4433$. $\tau = 5$, $g = 15$.

la forma $r = r_c$ o $a = a_c$) que talli l'òrbita estable per a tot $\eta \in [\eta_{H1} + \delta, \eta_{H2} - \delta] = [1.4074, 6.4433]$ (noti's que les trajectòries 1 i 3 de la Figura 8 només tallen les seccions v_1 i v_2 respectivament). Aquest fet justifica la decisió de prendre dues seccions.

Implementació de l'aplicació de Poincaré

Donat un punt inicial sobre la secció de Poincaré (asterisc blau en la Fig. 9) integrem el sistema amb aquesta condició inicial per un temps petit $\Delta t = 0.1$. El nou punt obtingut (asterisc verd 1 en la Fig. 9), que en principi ja no roman més a la secció, serà usat com a nova condició inicial per tornar a integrar el sistema un temps Δt . Repetint aquest procés, i sempre que la secció de Poincaré estigui ben definida, arribarà un moment en què tallarà per primer cop la secció (però en direcció oposada a la inicial). Ignorant aquest punt de tall, repetim el procés fins que talli amb la mateixa direcció. Un cop haguem detectat aquest segon tall haurem de refinar el temps final t_{span} , obtingut acumulant els increments Δt de cada iteració, per tal d'obtenir el punt d'intersecció amb la precisió desitjada.

Per refinar t_{span} hi ha dos possibles mètodes: l'opció `Events` del conjunt de funcions integrades `ode` de Matlab o bé el mètode de Newton-Raphson. El primer mètode, i el que s'ha usat a la pràctica, usat per a l'integrador `ode45`, és una opció que troba els zeros de funcions (depenent de t i de (r, v, a)) al mateix moment que resol el sistema d'equacions diferencials. En el nostre cas, s'han buscat els zeros de la funció $f(t) := v(t) - v_c$ (tant el primer com el segon tall a la secció). El segon mètode consisteix en trobar el

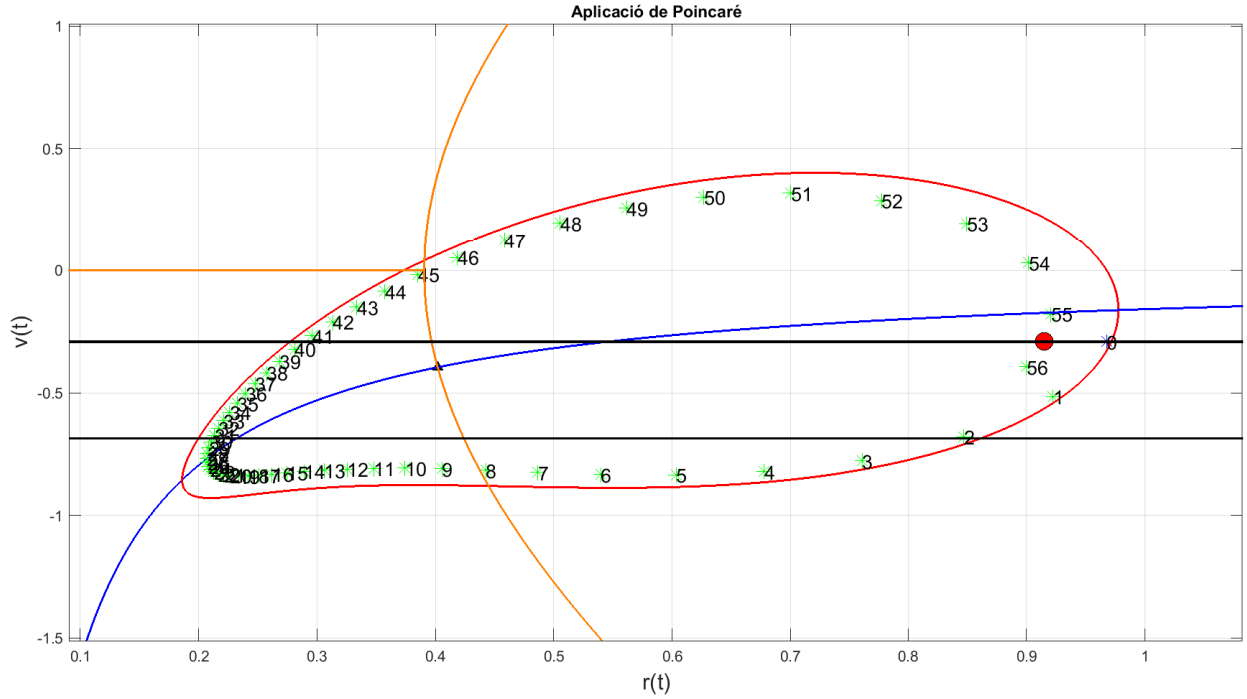


Figura 9: Implementació de l'aplicació de Poincaré (cas particular). Projecció sobre el pla $r - v$. La trajectòria vermella és la Trajectòria 2 de la Fig. 8. L'asterisc blau representa la condició inicial sobre la secció de Poincaré. Els asteriscs verds són els punts obtinguts al agafar condició inicial l'anterior asterisc i integrar el sistema $\Delta t = 0.1$. Els asteriscs estan numerats segons a la iteració on s'han obtingut. El cercle vermell és l'imatge de l'asterisc blau per una única iteració de l'aplicació de Poincaré. $\eta = 3.8482$, $\tau = 5$, $g = 15$

zero de la mateixa funció usant el mètode de Newton-Rapshon. A la iteració n -èsima es calcula l'increment $\delta t = -\frac{f(t_n)}{f'(t_n)}$ on, usant l'expressió del camp (concretament l'equació (6)), s'obté

$$\delta t = -\frac{f(t_n)}{f'(t_n)} = -\frac{v_n - v_c}{v_n^2 + \eta + Jr_n - \pi^2 r_n^2 - ga_n},$$

on $(r_n, v_n, a_n) = (r(t_n), v(t_n), a(t_n))$. Aquest increment pot ser tant positiu com negatiu i refina recurrentment el temps final t_{span} fins a obtenir el temps necessari per tallar la secció amb la precisió establerta. De manera anàloga es poden definir ambdós mètodes per les seccions $r = r_c$ i $a = a_c$.

Un cop tenim definida l'aplicació de Poincaré buscarem els seus punts fixos i, si s'escau, les bifurcacions que puguin tenir. Els punts fixos d'aquesta aplicació ens determinaran, si existeixen, les òrbites periòdiques (ja siguin estables o inestables) del sistema.

Per buscar els punts fixos per $\eta \in [\eta_{H1} + \delta, \eta_{H2} - \delta] = [1.4074, 6.4433]$ buscarem el zero de la funció $h(r, a) := P(r, a) - (r, a)$ usant la funció `fsolve` de Matlab partint d'una llavor inicial. Si considerem una discretització de l'interval on varia η de la forma $\{\eta_i\}_{1 \leq i \leq N}$, la llavor inicial per trobar el punt fix per η_i serà el punt fix trobat per η_{i-1} . Aquest mètode se l'anomena continuació de solucions. En el seu defecte, per un η donat, integrarem el sistema original amb qualsevol condició inicial x_0 per temps suficientment gran i escollirem qualsevol punt sobre la trajectòria generada i el projectarem sobre la secció $v = v_c$.

ESTUDI DINÀMIC D'UN MODEL DE CAMP MITJÀ AMB ADAPTACIÓ

A continuació, mostrem el caràcter dels punts fixos de l'aplicació de Poincaré en funció del paràmetre η . Destaquem el fet que l'aplicació de Poincaré defineix un sistema dinàmic discret sobre la corresponent secció de Poincaré i, per tant, l'estabilitat de punts fixos s'estudiarà segons el mòdul dels valors propis. Direm que el punt fix és estable si el mòdul d'ambdós valors propis és menor que 1 i inestable altrament. En cas que sigui inestable distingim dos casos: si un dels valors propis té mòdul més gran que 1 i l'altre més petit que 1 direm que el punt és de tipus sella mentre que si tots dos valors propis són, en mòdul, majors que 1 direm que el punt és inestable (veure Fig. 10).

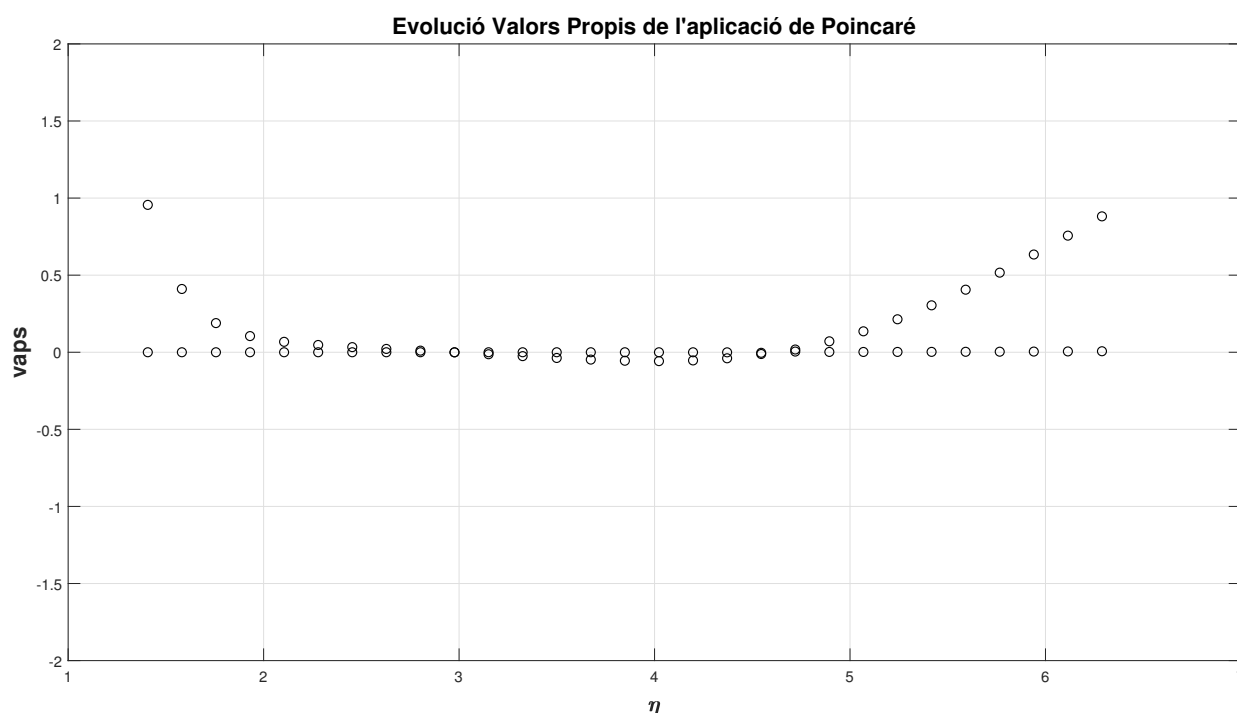


Figura 10: Evolució dels valors propis dels punts fixos de l'aplicació de Poincaré. Els cercles indiquen que els dos valors propis són, en mòdul, més petits que 1 i, per tant, el punt fix associat és estable (òrbita periòdica estable). S'ha usat una discretització de 30 punts equiespaiats a l'interval $[1.4074, 6.4433]$. Els dos punts fixos associats als dos últims valors de η de la discretització no s'han pogut determinar amb precisió.

Amb la informació que disposem, punts fixos de l'aplicació de Poincaré i punts d'equilibri del sistema, dibuixem el diagrama de bifurcació (Fig. 11). Remarquem el fet que només s'han trobat òrbites periòdiques estables en tot l'interval oscil·latori. La dinàmica (local) a les dues bifurcacions de Hopf del diagrama de bifurcació coincideix amb el que s'ha raonat prèviament. Efectivament, en el punt de bifurcació $H1$ hi ha un canvi d'estabilitat del punt d'equilibri (vegi's el canvi de línia contínua a discontinua en $H1$ de la Fig. 11) i, a més a més, s'ha capturat l'òrbita periòdica estable que neix del punt de bifurcació en qüestió (observi's cercles grocs propers a $H1$ en la Figura 11). L'òrbita periòdica originada en $H1$ és la mateixa que desapareix en la bifurcació supercrítica $H2$, tal com els cercles grocs del diagrama de la Figura 11 indiquen, donant lloc al segon canvi d'estabilitat en el punt d'equilibri.

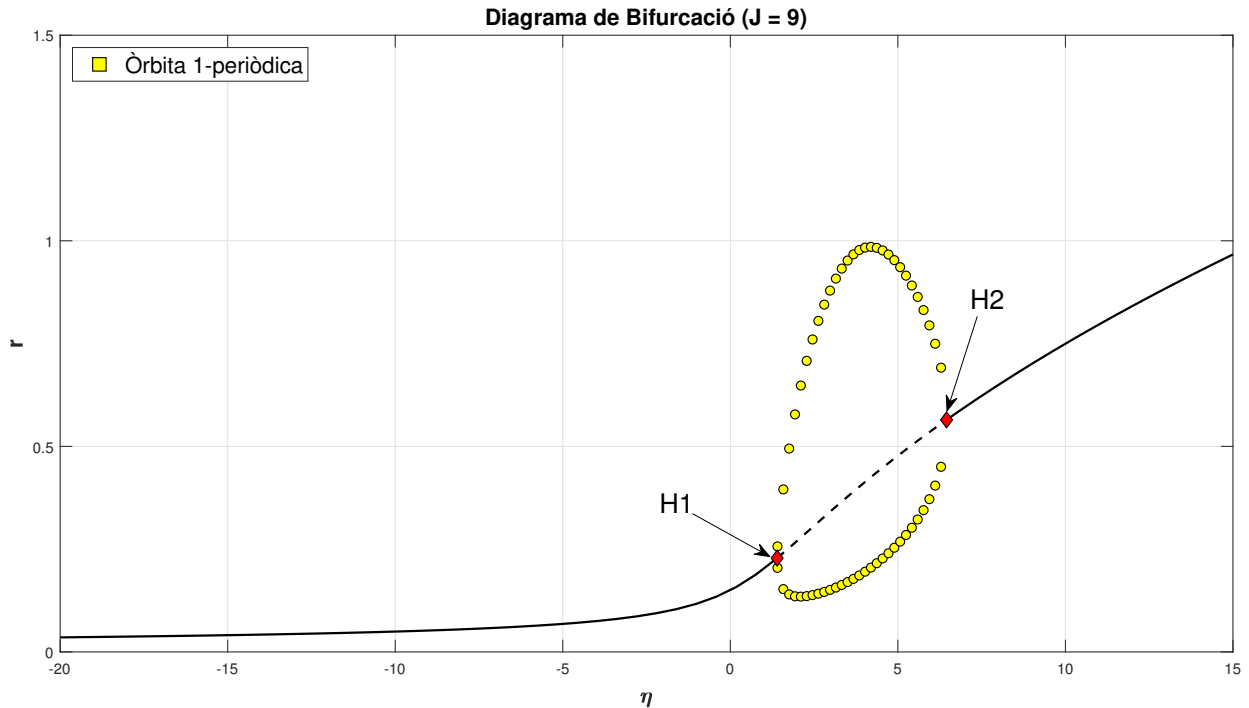


Figura 11: Diagrama de bifurcació per $J = 9$. En variar η , les línies contínues corresponen a les branques de punts d'equilibri estables mentre que les discontinües corresponen a les branques inestables. En groc s'assenyala el màxim i mínim de l'òrbita periòdica del sistema. Els cercles indiquen que l'òrbita periòdica és estable. Els rombes vermells són els punts de bifurcació de Hopf supercrítics.

3.4.2 Regió 2, $J = 15$

La mateixa anàlisi que hem dut a terme per la regió 1 es pot aplicar a les regions restants. Per estudiar la dinàmica en la regió 2, escollirem $J = 15$ (veure Fig. 6). La dinàmica del sistema serà similar a la regió 1, a diferència del fet que la primera bifurcació de Hopf serà subcrítica enlloc de supercrítica.

De la mateixa manera que en la regió 1, el sistema tindrà un únic punt d'equilibri, donat que no hi ha bifurcacions de sella-node en aquesta regió, el qual patirà ambdues bifurcacions de Hopf. Ara bé, a la primera bifurcació de Hopf (subcrítica) el punt d'equilibri estable s'esdevindrà inestable (veure Fig. 16) en desaparèixer una òrbita periòdica inestable (enlloc de néixer una òrbita estable com passava a la regió $J = 9$). Anàlogament a la regió anterior, a la següent bifurcació de Hopf l'equilibri recuperarà la seva estabilitat i hi morirà també una òrbita periòdica estable.

A la primera bifurcació de Hopf intervé una òrbita periòdica inestable i, donat que no hi ha cap altre punt d'equilibri, inferim que s'ha d'originar o destruir, juntament amb una òrbita estable, en una bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques (bifurcació de sella-node de punts fixos a l'aplicació de Poincaré). En la Figura 12 es pot observar que, a l'extrem esquerre, un dels valors propis és molt proper a 1 d'on es podria inferir l'existència de la bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques, tot i que no s'ha pogut determinar numèricament.

Observació 3.2. S'ha utilitzat una secció diferent per al primer punt de la discretització de η que per a la resta, tal com s'explica a la Secció 3.4.1.

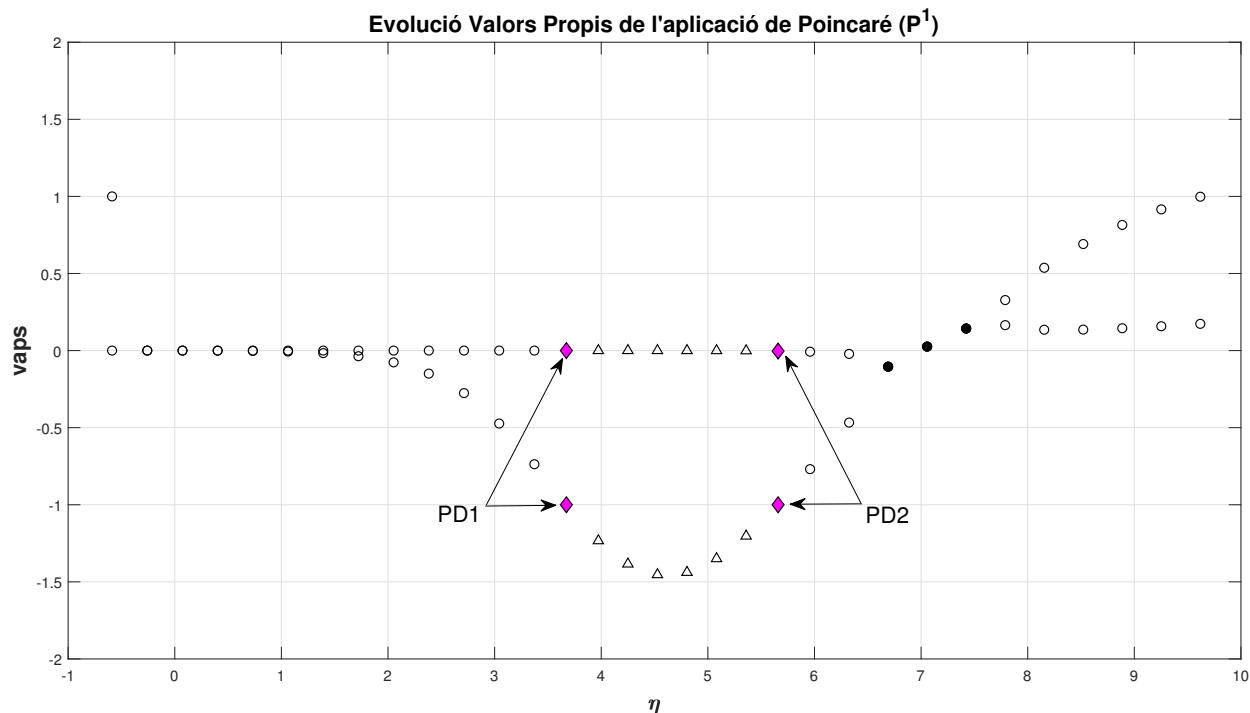


Figura 12: Evolució dels valors propis dels punts fixos de l'aplicació de Poincaré. Seguint la mateixa notació que a la Fig. 10, els cercles indiquen que els valors propis associats al punt fix són, en mòdul, més petits que 1, és a dir, el punt fix és estable. Els triangles indiquen que, en mòdul, un dels valors propis és més petit que 1 mentre que l'altre és més gran que 1 i, per tant, el punt fix és inestable (tipus sella). Els cercles en negre indiquen que el parell de valors propis és complex conjugat i només se'n dibuixa la part real. Els rombes liles fan referència als valors propis dels dos punts de bifurcació de doblament de període. Rang de η : $[-0.5879, 9.6188]$, $\eta_{PD1} = 3.6728$ i $\eta_{PD2} = 5.6586$.

Quan un valor propi té mòdul exactament 1 no podem afirmar res sobre l'estabilitat del punt fix; és, de fet, un punt fix no-hiperbòlic candidat a ser un punt de bifurcació del sistema, en el sentit que qualsevol variació en el conjunt de valors de paràmetres (η en el nostre cas) podria donar lloc a dinàmiques qualitativament diferents del sistema.

Distingim dos bifurcacions que succeïxen genèricament quan el mòdul és 1: la bifurcació de sella-node (de sistemes discrets) i la bifurcació de doblament de període. La bifurcació de sella-node, igual que en els sistemes continus, és el punt de bifurcació en el qual es generen o es destrueixen dos punts fixos i s'identifica per un valor propi 1. La bifurcació de doblament de període s'identifica per un valor propi -1 i implica un canvi d'estabilitat en el punt fix (noti's els canvis d'estabilitat en $PD1$ i $PD2$ en la Fig. 12) i l'aparició/desaparició d'una òrbita 2-periòdica atractora (veure Fig. 13).

En el sistema original, una bifurcació de sella-node de l'aplicació de Poincaré es llegeix com el naixement (o anihilació) de dues òrbites periòdiques. En canvi, la bifurcació de doblament de període es llegeix com una òrbita periòdica que canvia d'estabilitat (que anomenarem òrbita 1-periòdica) i d'ella n'apareix una òrbita periòdica amb període el doble de l'anterior, que anomenarem òrbita 2-periòdica (cas $PD1$; Fig. 12)).

El càlcul dels punts de bifurcació de doblament de període és anàleg al de les bifurcacions de Hopf: buscant el zero d'una funció vectorial. Les condicions que s'han de satisfer són les dues condicions per ser

punt fix de l'aplicació de Poincaré, i.e. $P(r, a) - (r, a) = (P_1(r, a), P_2(r, a)) - (r, a) = (0, 0)$ per seccions $v = v_c$, i la condició addicional que $\det(DP(r, a) + Id) = 0$, equivalent a dir que un dels valors propis del punt fix sigui -1. Les incògnites seran r , a i η ja que usarem seccions de la forma $v = v_c$ constant. Com a condicions inicials hem escollit aquells punts fixos que tenen algun dels valors propis a prop de -1 (concretament dins l'interval $[-1 - 0.3, -1 + 0.3]$) i hem eliminat les solucions repetides. Els punts de bifurcació obtinguts, corresponents als rombes de la Figura 12, són

| | r | v_c | a | η | |
|----------|-----|---------|---------|--------|---------|
| eq_doub1 | = | [0.2703 | -0.1709 | 0.3880 | 3.6729] |
| eq_doub2 | = | [0.3422 | -0.1709 | 0.5765 | 5.6587] |

on v_c és la secció de Poincaré i, per tant, no és incògnita. Per acabar de completar, els punts de bifurcació de Hopf per l'actual regió són:

| | r | v | a | η | |
|-------------|-----|---------|---------|--------|----------|
| equil_hopf1 | = | [0.1709 | -0.9308 | 0.1709 | -0.5779] |
| equil_hopf2 | = | [0.9890 | -0.1609 | 0.9890 | 9.6288] |

Les Figures 13(a) i 13(b) corresponen a les projeccions de les òrbites periòdiques sobre el pla $r - v$ abans i després de la primera bifurcació de doblament de període (PD1), respectivament. Partint de la mateixa discretització del paràmetre η que s'ha usat en la Figura 12, la Figura 13(a) correspondria a l'últim valor de η abans de PD1, $\eta = 3.6438$, mentre que la Figura 13(b) al primer valor després de PD1, $\eta = 3.9964$.

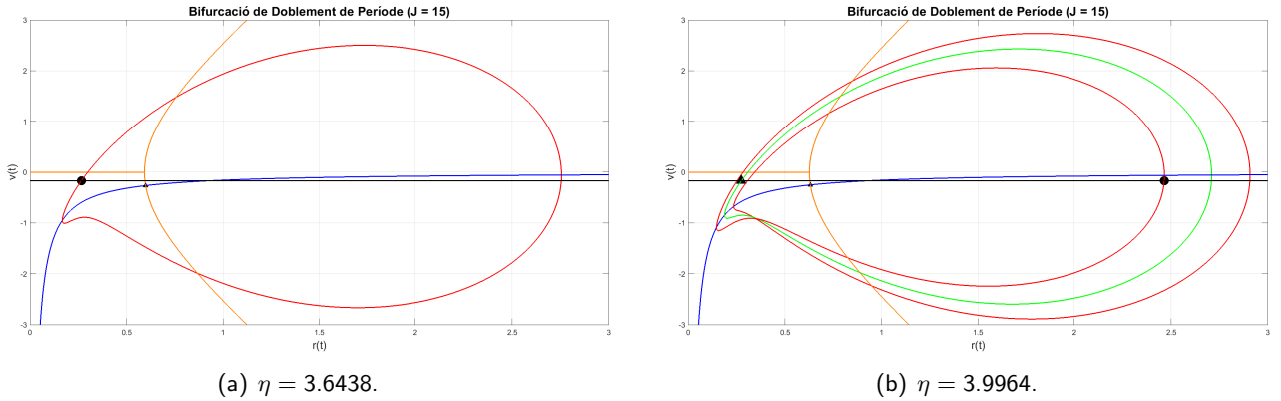


Figura 13: Bifurcació de doblament de període. Projeccions de les òrbites periòdiques sobre el pla $r - v$. Figura (a): òrbita 1-periòdica estable (en vermell) just abans de la 1^a bifurcació de doblament de període (PD1). Figura (b): canvi d'estabilitat de l'òrbita 1-periòdica estable a inestable (en verd) i naixement d'una òrbita 2-periòdica estable (en vermell) just després de la 1^a bifurcació de doblament de període (PD1).

El sistema mostra òrbites 1-periòdiques estables fins a PD1, moment en el qual l'òrbita es torna inestable i neix una òrbita 2-periòdica estable; compari's l'estabilitat de l'òrbita 1-periòdica de les Figures 13(a) i 13(b) i noti's el naixement de l'òrbita 2-periòdica en la Figura 13(b). De manera similar es pot deduir que en la segona bifurcació de doblament de període, PD2, l'òrbita 1-periòdica inestable recuperarà la seva estabilitat al fusionar-se amb l'òrbita 2-periòdica estable en el punt de bifurcació.

Aquesta regió involucra, per tant, òrbites 2-periòdiques. Per computar aquestes òrbites hauríem de

buscar els punts fixos de l'aplicació de Poincaré composta amb sí mateixa, és a dir, trobar els punts (r, a) sobre la secció de Poincaré $v = v_c$ tals que $P^2(r, a) = (r, a)$. Tal com es veurà a la Secció 3.4.3 (i.e. regió $J = 40$), que el sistema presenti en general òrbites n -periòdiques, per $n \in \mathbb{N}$, no és un cas excepcional de la regió actual.

Òrbites n -periòdiques de l'aplicació de Poincaré

Una òrbita n -periòdica de l'aplicació de Poincaré ve definida pel conjunt discret de punts $\mathcal{O}(r_0, a_0) = \{(r_0, a_0), P(r_0, a_0), \dots, P^{n-1}(r_0, a_0)\}$ tal que $P^n(r_0, a_0) = (r_0, a_0)$ on (r_0, a_0) és un punt sobre la secció de Poincaré. En el sistema original, una òrbita n -periòdica correspon a una òrbita periòdica que talla la secció de Poincaré en $2n$ punts diferents abans de tancar. Per a la meitat dels punts de tall, ho farà en direcció oposada a l'establerta per la condició inicial mentre que per l'altra meitat ho farà en la mateixa direcció. Farem un abús de llenguatge i anomenarem òrbites n -periòdiques tant a les òrbites de l'aplicació de Poincaré com a les corresponents òrbites del sistema original.

La idea per a definir, computacionalment parlant, l'aplicació P^n rau en escollir una condició inicial prou propera a l'òrbita n -periòdica i en comparar si els punts de tall de la secció amb la corresponent òrbita són "prou a prop" del punt de partida (criteri de parada diferent al usat en la implementació de P^1).

Ho hem implementat de la següent manera. Partim d'una condició inicial (r_0, a_0) qualsevol sobre la secció de Poincaré i l'integrem un temps suficientment gran per garantir-nos estar a prop de l'òrbita n -periòdica. Agafem l'últim punt d'intersecció de l'òrbita amb la secció, (\bar{r}_0, \bar{a}_0) , com a condició inicial. Partint de (\bar{r}_0, \bar{a}_0) , integrem passos petits de temps fins a tallar la secció de Poincaré amb la mateixa direcció que la inicial (tal com es va fer a la Secció 3.4.1 per l'aplicació P^1). Comparem si el punt de tall i la condició inicial són propers (que no difereixin més de 0.1 en les coordenades r i a). En cas afirmatiu, aquest punt de tall serà la imatge per l'aplicació P^n i en cas negatiu seguirem la integració fins a localitzar-ne un que satisfaci les dues restriccions.

Les Figures 14(a) i 14(b) mostren l'evolució dels valors propis dels punts fixos de l'aplicació P^1 i de la superposició amb P^2 , respectivament. Efectivament, es pot afirmar que l'òrbita 2-periòdica estable que es bifurca de $PD1$ desapareix en $PD2$, tot produint un altre canvi d'estabilitat en el punt fix de P^1 , tal com s'observa a la Fig. 14(b).

Nota 3.3. Els primers punts fixos no s'han pogut calcular amb la precisió desitjada, de manera que els respectius valors propis de les Figures 14(a) i 14(b) no són del tot fiables. De la mateixa manera, el primer punt de la corba blava de la Figura 15 tampoc és força fiable.

Com que tenim un únic punt d'equilibri i pel que s'ha establert a la Secció 3.2, les bifurcacions que han donat lloc a òrbites han de ser, necessàriament, la bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques juntament amb la bifurcació de Hopf. La Figura 15 corrobora aquest fet al mostrar que el període de les òrbites és finit; no tendeix a infinit.

Diagrama de Bifurcació

El diagrama de bifurcació d'aquesta regió recull tota la informació destacable del sistema. Les característiques importants a destacar són el fet de tenir un únic punt d'equilibri del sistema i que el sistema presenti oscil·lacions per certs valors de η .

Dit això, interpretem el diagrama de bifurcació. L'únic punt d'equilibri patirà dos canvis d'estabilitat en dos bifurcacions de Hopf; serà inestable en l'interval comprès entre les dues bifurcacions $H1$ i $H2$ (vegi's línia discontinua de la Fig. 16) i estable fora d'aquest. La primera bifurcació de Hopf, $H1$,

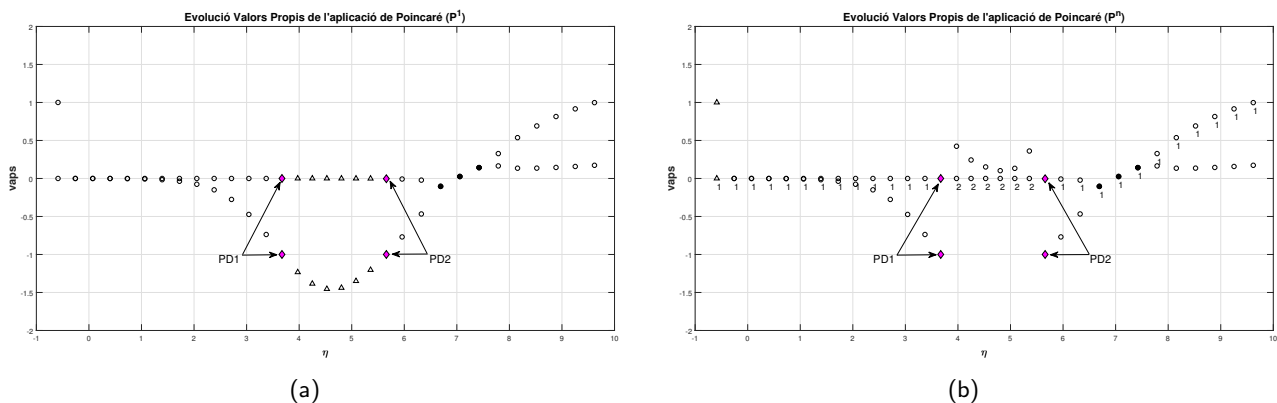


Figura 14: Comparació dels punts fixos de (a) P^1 i (b) de P^n . Figura (a): Valors propis dels punts fixos de l'aplicació P en variar η . Figura (b): Valors propis dels punts fixos de les aplicacions P^1 i P^2 (s'indica el període de l'òrbita n -periòdica corresponent) en variar η . Cercles: punts fixos estables (negres si els valors propis associats són complexos). Triangles: punts fixos inestables de tipus sella. Els rombes liles representen els valors propis dels punts de bifurcació $PD1$ i $PD2$.

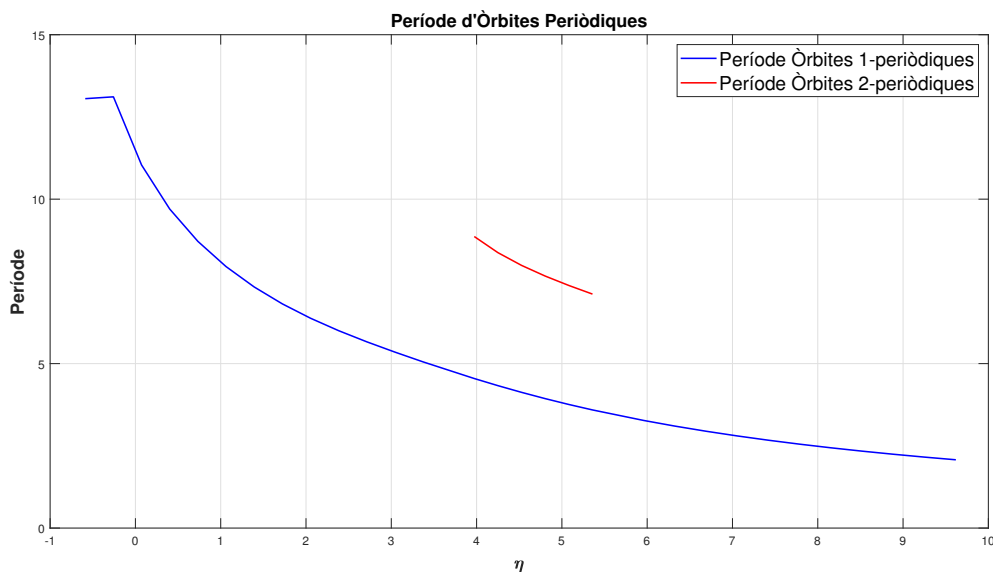


Figura 15: Període de les òrbites periòdiques del sistema per la segona regió. En blau, el període de l'òrbita 1-periòdica; en vermell, el període de l'òrbita 2-periòdica nascuda d'una bifurcació de doblament de període. El període es troba comprés entre 0 i 15; no tendeix a infinit. Destacar el fet que el període de l'òrbita 2-periòdica és el doble de la 1-periòdica. Rang de valors de η : $[-0.5879, 9.6188]$.

és subcrítica, de manera que una òrbita inestable (nascuda, teòricament, d'una bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques) ha de desaparèixer en $H1$. Fins a $H2$, el sistema mostrarà òrbites 1-periòdiques (cercles/triangles grocs en la Fig. 16) i, a causa de les bifurcacions $PD1$ i $PD2$ (rombes liles en la Fig. 16), també òrbites 2-periòdiques (cercles blaus en la Fig. 16), tal com s'ha explicat amb els valors propis (Fig. 14). En $H2$, per ser bifurcació supercrítica, l'òrbita 1-periòdica (estable) hi desapareix, tot acabant l'interval oscil·latori del sistema.

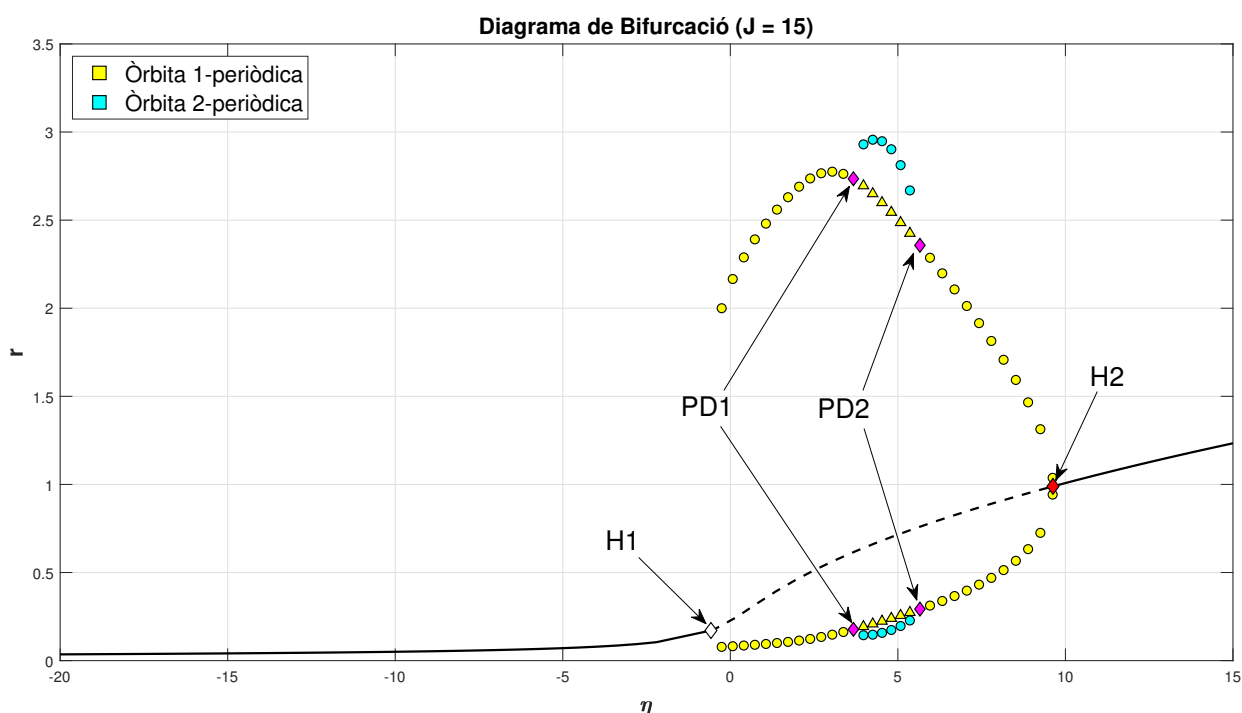


Figura 16: Diagrama de bifurcació per $J = 15$. Les línies contínues representen les branques de punts d'equilibri estables mentre que les discontinúes representen les branques inestables (tipus sella). Els rombes representen els punts de bifurcació: en vermell i blanc, les bifurcacions de Hopf supercrítica i subcrítica, respectivament, mentre que en lila les bifurcacions (de l'aplicació de Poincaré) de doblament de període. En groc, el màxim i el mínim de l'òrbita 1-periòdica: estable (cercles) o inestable (triangles). En cian, el màxim i el mínim de l'òrbita 2-periòdica (estable) deguda a una bifurcació de doblament de període.

3.4.3 Regió 3, $J = 40$

La dinàmica de la següent regió 3, amb $J = 40$ com a representant, és més difícil d'estudiar ja que el sistema, degut a bifurcacions de sella-node, no tindrà un únic punt d'equilibri. Tot i que les dues bifurcacions de Hopf són del mateix tipus que per la regió $J = 15$, la dinàmica serà, en part, força diferent a l'estudiada fins ara.

La diferència principal entre les dues regions radica en l'aparició de bifurcacions de sella-node en l'espai de paràmetres (η, J) (veure Fig. 6). A la Figura 6 veiem que, fixant J i variant η , es donen dues bifurcacions de sella-node, una de les quals es molt propera (en η) de la segona bifurcació de Hopf.

Una bifurcació de sella-node consisteix en la destrucció o creació de dos punts d'equilibri, un node i una sella. Tal bifurcació s'ocasionarà genèricament en un punt d'equilibri que tingui un valor propi real que s'anul·li. Així, el punt de bifurcació de sella-node ha de satisfer quatre condicions: tres perquè el punt sigui un punt d'equilibri i una quarta condició que ens imposa un valor propi nul. Així doncs, per tal de localitzar aquestes bifurcacions, buscarem els punts d'equilibri amb el determinant de la jacobiana associada igual a zero.

Els punts de bifurcació de sella-node s'han localitzat, doncs, buscant els zeros d'una funció vectorial formada per les quatre condicions esmentades abans i amb incògnites r , v , a i η . S'han agafat com a condicions inicials el primer i últim punts d'equilibri de tipus sella detectats per tal de trobar ambdues bifurcacions de sella-node. Els punts de bifurcació de sella-node són els següents:

| | r | v | a | η | |
|-----------|-----|---------|---------|--------|-----------|
| equil_sn1 | = | [1.2652 | -0.1258 | 1.2652 | -15.8472] |
| equil_sn2 | = | [0.1312 | -1.2127 | 0.1312 | -4.5817] |

Els punts de bifurcació de Hopf per l'actual regió, calculats com s'especifica a la Secció 3.4.1, són:

| | r | v | a | η | l_1 |
|---------------|---------|---------|--------|----------|---------------|
| equil_hopf1 = | [0.1150 | -1.3836 | 0.1150 | -4.6595] | 2.4180e + 03 |
| equil_hopf2 = | [2.6606 | -0.0598 | 2.6606 | 3.3471] | -7.4954e - 04 |

on les columnes r , v , a i η corresponen al punt de bifurcació en concret i l'última columna és el primer coeficient de Lyapunov associat a la bifurcació de Hopf (no incògnita). I per acabar de completar els punts de bifurcació, l'únic punt de bifurcació de doblament de període (per l'aplicació P^1) és

| | r | v_c | a | η | |
|----------|-----|---------|---------|--------|----------|
| eq.doub1 | = | [0.5923 | -0.0598 | 1.1539 | -1.3915] |

on v_c és la secció de Poincaré per aquesta regió (no incògnita).

Amb una discretització de η entre $[-20, 15]$, el sistema partirà d'un únic punt d'equilibri estable (línia contínua inferior de la Fig. 17) fins a la primera bifurcació de sella-node, $SN1$, d'on es bifurcaran dues branques inestables (fixi's en les línies discontinúes que surten de $SN1$ de la Fig. 17), i.e. naixeran dos nous punts d'equilibri, dues selles de fet, ja que la bifurcació només es dona en una direcció. La branca inestable (línia discontinú) inferior acabarà desapareixent en una segona bifurcació de sella-node (veure $SN2$, Fig. 17) juntament amb el punt d'equilibri estable. Poc abans de $SN2$, tal com s'ha esmentat prèviament, aquest darrer punt experimentarà una bifurcació de Hopf ($H1$) i perdrà, com a resultat, la seva estabilitat. El punt d'equilibri restant guanyarà estabilitat en una segona bifurcació de Hopf ($H2$) i romandrà estable (veure canvi d'estabilitat en la branca superior al donar-se $H2$ de la Fig. 17).

Contràriament a les regions 1 i 2, el sistema exhibeix òrbites periòdiques durant el període comprés pels punts de bifurcació $SN2$ i $H2$ (vegi's la Fig. 17). En un inici no es detecten òrbites 1-periòdiques sinó que se'n detecten de període més gran, que corresponen a punts fixos de l'aplicació de Poincaré P^n (veure cercles blaus de la Fig. 17). Posteriorment es localitza una òrbita 1-periòdica inestable (veure triangles grocs de la Fig. 17) que, en una bifurcació de doblament de període $PD1$, es tornarà estable (similar a com succeïa a la regió $J = 15$). Amb la implementació de l'aplicació P^n , definida a la Secció 3.4.2, trobem les òrbites n -periòdiques (estables) fins poc després de $PD1$, moment on, usant la continuació de punts fixos, deixem de localitzar-ne d' n -periòdiques (per $n > 1$) per detectar-ne només d'1-periòdiques. Finalment, en la bifurcació de Hopf supercrítica $H2$ desapareixerà l'òrbita 1-periòdica estable.

Biestabilitat d'òrbites periòdiques

Tal com s'ha indicat a la Figura 17, s'ha detectat biestabilitat d'òrbites periòdiques en el sistema. Això s'entén com l'existència de dos objectes invariants estables en el sistema; en el nostre cas òrbites periòdiques, una 1-periòdica i l'altra 9-periòdica (compari's la Fig. 18(a) amb la Fig. 18(b) just després de $PD1$). Tals objectes invariants han d'estar separats per un invariant inestable.

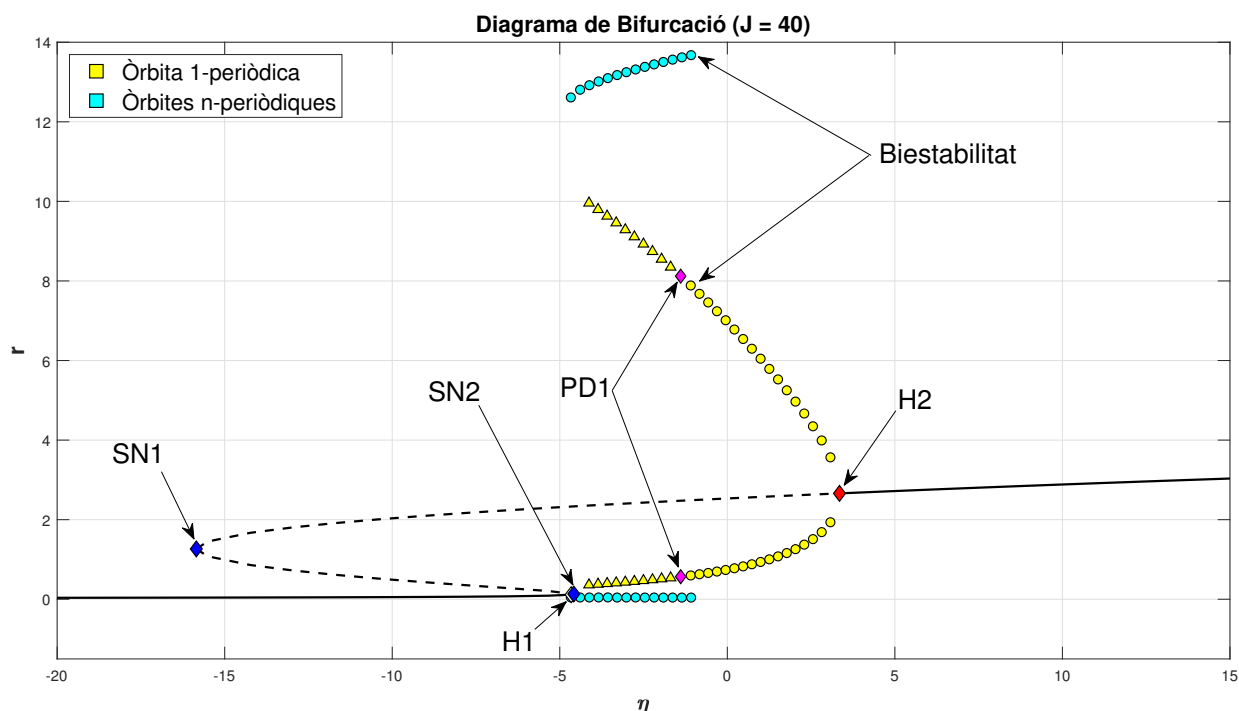


Figura 17: Diagrama de bifurcació per $J = 40$. Seguint la mateixa notació que en les Figures 11 i 16, les línies contínues denoten les branques de punts d'equilibri estables mentre que les discontinües denoten les branques inestables. En groc, el màxim i el mínim de l'òrbita 1-periòdica del sistema: estable (cercles) o inestable (triangles). En cian, el màxim i el mínim de les òrbites de període més gran que 1 (s'ha detectat fins a període 9). Els rombes blaus són els punts de bifurcació de les bifurcacions de sella-node del sistema. Rombes vermell i blanc (tocant rombe blau SN2) són els punts de bifurcació de la Hopf supercrítica i subcrítica respectivament. Els rombes liles indiquen la bifurcació de doblament de període en l'aplicació de Poincaré P^1 . S'ha senyalat la biestabilitat d'òrbites periòdiques.

A la Figura 18(a) s'observa l'evolució del caràcter de l'òrbita 1-periòdica (punts fixos de l'aplicació P^1) en el període oscil·latori del sistema. Notem que per $\eta \leq -4$ no s'ha pogut trobar òrbites, tot i continuar els punts fixos endarrere. Remarquem també el fet que, tot i que ocorre una bifurcació de doblament de període en l'aplicació P^1 , per la qual el punt fix canvia d'estabilitat, no s'ha pogut trobar l'òrbita 2-periòdica sorgida de la bifurcació en qüestió.

La Figura 18(b) és la superposició dels valors propis de punts fixos de període n (i.e. punts fixos de l'aplicació P^n pel corresponent n) que s'han determinat usant la implementació de l'aplicació P^n de la Secció 3.4.2 i continuant els punts fixos. Aquesta Figura fa palès l'existència d'òrbites n -periòdiques estables en el sistema fins poc després de PD1, quan només se'n detecten 1-periòdiques (veure mateixa evolució de valors propis a les Figures 18(a) i 18(b) després de PD1).

Varietat inestable i Bifurcació SNIC

S'ha observat gràficament que durant el període oscil·latori, el sistema presenta inicialment una òrbita 3-periòdica d'una amplitud considerable, la qual cosa indueix a pensar que tal òrbita ha sorgit d'una bifurcació que doni lloc a òrbites periòdiques diferent a la de Hopf i/o la de sella-node d'òrbites periòdiques.

S'observa que els valors propis associats a la branca inferior inestable de la Figura 17 (i.e. punts

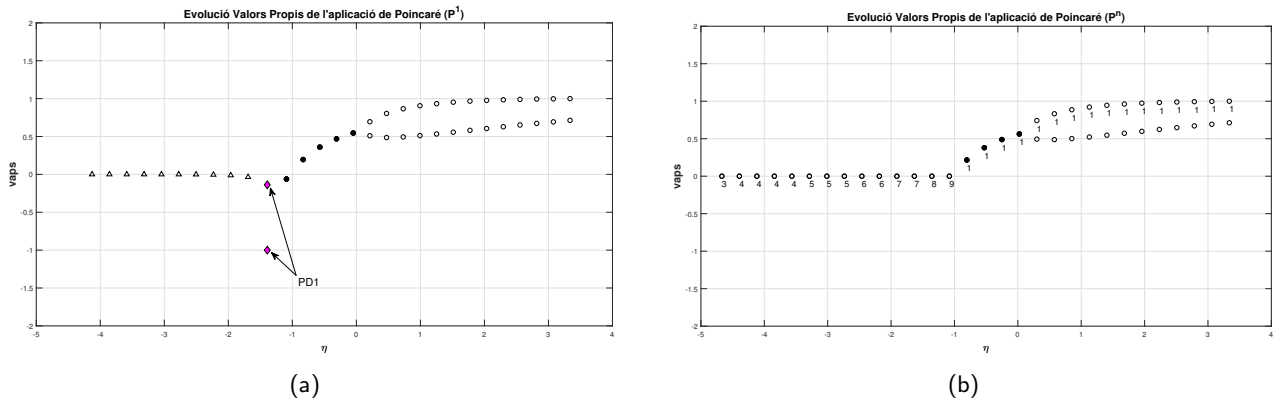


Figura 18: Evolució dels valors propis associats a punts fixos de (a) l'aplicació P^1 i (b) de l'aplicació P^n (superposició d'aplicacions P^n per n diferents). El caràcter del punts fixos s'ha concretat segons si els valors propis són, en mòdul, més petits que 1 o no: els cercles indiquen que el punt fix és estable (en negre si el parell de valors propis és complex) i els triangles si és inestable tipus sella. El segon valor propi associat als punts fixos inestables (triangles) de (a) és, en valor absolut, gran. Els rombes liles en (a) representen els valors propis del punt de bifurcació de doblament de període de P^1 . En (b) s'ha indicat el període dels punts fixos detectats.

d'equilibri de tipus sella) no pateixen cap canvi de signe, a diferència de la branca superior, de manera que les varietats estable i inestable associades al punt de sella hi són ben definides. La Figura 19 dona una aproximació de la varietat inestable associada al punt d'equilibri obtinguda al integrar el sistema tot movent-nos en l'única direcció inestable, marcada pel vector propi associat.

Tant la corba vermella com la negra de la Figura 19 són òrbites heteroclíniques que aproximen el punt de sella quan $t \rightarrow -\infty$ i el punt d'equilibri estable quan $t \rightarrow +\infty$. La unió de tals òrbites juntament amb els respectius punts d'equilibri s'anomena connexió heteroclínica.

Tal com s'ha assenyalat a la Figura 17, la branca estable inferior experimentarà una bifurcació de Hopf $H1$. Tot seguit els dos punts d'equilibri es trobaran en una bifurcació de sella-node, que possiblement doni lloc a una corba invariant (varietat inestable) i generi oscil·lacions i, per tant, sigui una bifurcació $SNIC$. Es pot comprovar gràficament que la varietat inestable forma una òrbita 3-periòdica poc abans de la bifurcació $H1$, cosa que pot explicar com s'origina l'òrbita 3-periòdica detectada durant el període oscil·latori del sistema (noti's que el primer punt fix de la Fig. 18(b) és una òrbita 3-periòdica). Com a conseqüència de néixer d'una bifurcació d'òrbita periòdica tipus $SNIC$, l'amplitud de l'òrbita en qüestió serà fixa i el seu període serà arbitràriament gran, tal com es pot entreveure en la Figura 20 (la línia vermella pren valors significativament grans).

A la Figura 20 s'ha dibuixat el període de les òrbites n -periòdiques trobades. Fixi's en l'evolució en escala del períodes de les òrbites n -periòdiques mentre que el període de l'òrbita 1-periòdica és finit.

A continuació mostrem l'evolució de r en funció del temps per aquells valors de η pels quals s'ha detectat òrbites n -periòdiques estables, per $n > 1$ (veure Fig. 18(b)). Quan es varia el paràmetre η (aproximadament de -5 fins a -1, Fig. 18(b)) r oscil·la periòdicament formant trajectòries que presenten cada vegada més punxes (spikes), tal com s'aprecia a la Figura 21. Observem, doncs, un procés d'addició de spikes en l'evolució de r . Anàlogament es pot comprovar el mateix fet en l'evolució de v .

ESTUDI DINÀMIC D'UN MODEL DE CAMP MITJÀ AMB ADAPTACIÓ

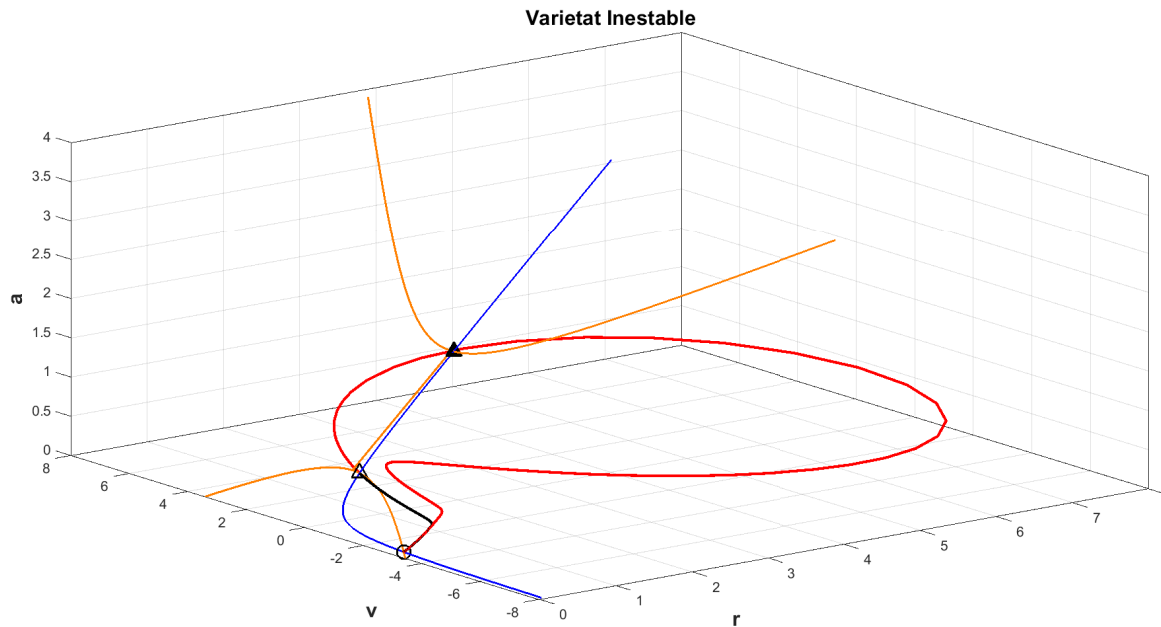


Figura 19: Aproximació de la varietat inestable associada al punt de sella (triangle buit). S'han distingit les dues branques que conformen la varietat en negre i vermell. La varietat inestable uneix dos dels tres punts d'equilibri. La corba blava és la intersecció de la r -isoclina amb a -isoclina i la corba taronja és la intersecció de la v -isoclina amb la a -isoclina. El cercle denota el punt d'equilibri estable i el triangle negre l'altre punt d'equilibri inestable. $\eta = -11.6949$, $J = 40$.

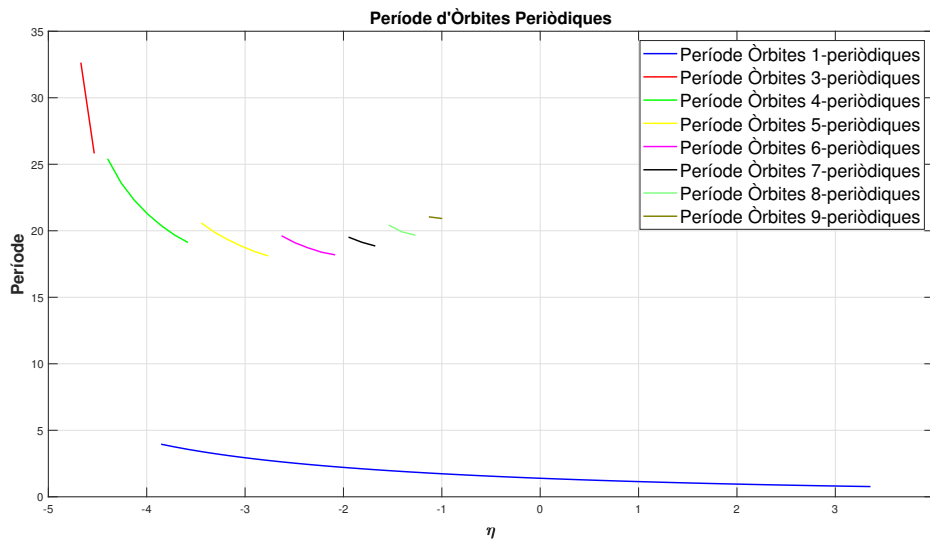


Figura 20: Període de totes les òrbites n -periòdiques detectades durant el l'interval oscil·latori del sistema per la tercera regió. Destaquem el període significativament gran de l'òrbita 3-periòdica, indicant que s'ha originat en una bifurcació *SNIC*. Fem notar l'evolució en escala dels períodes de les òrbites (entès com a punt fix de l'aplicació de Poincaré) i com s'origina una nova òrbita de període més gran que l'anterior.

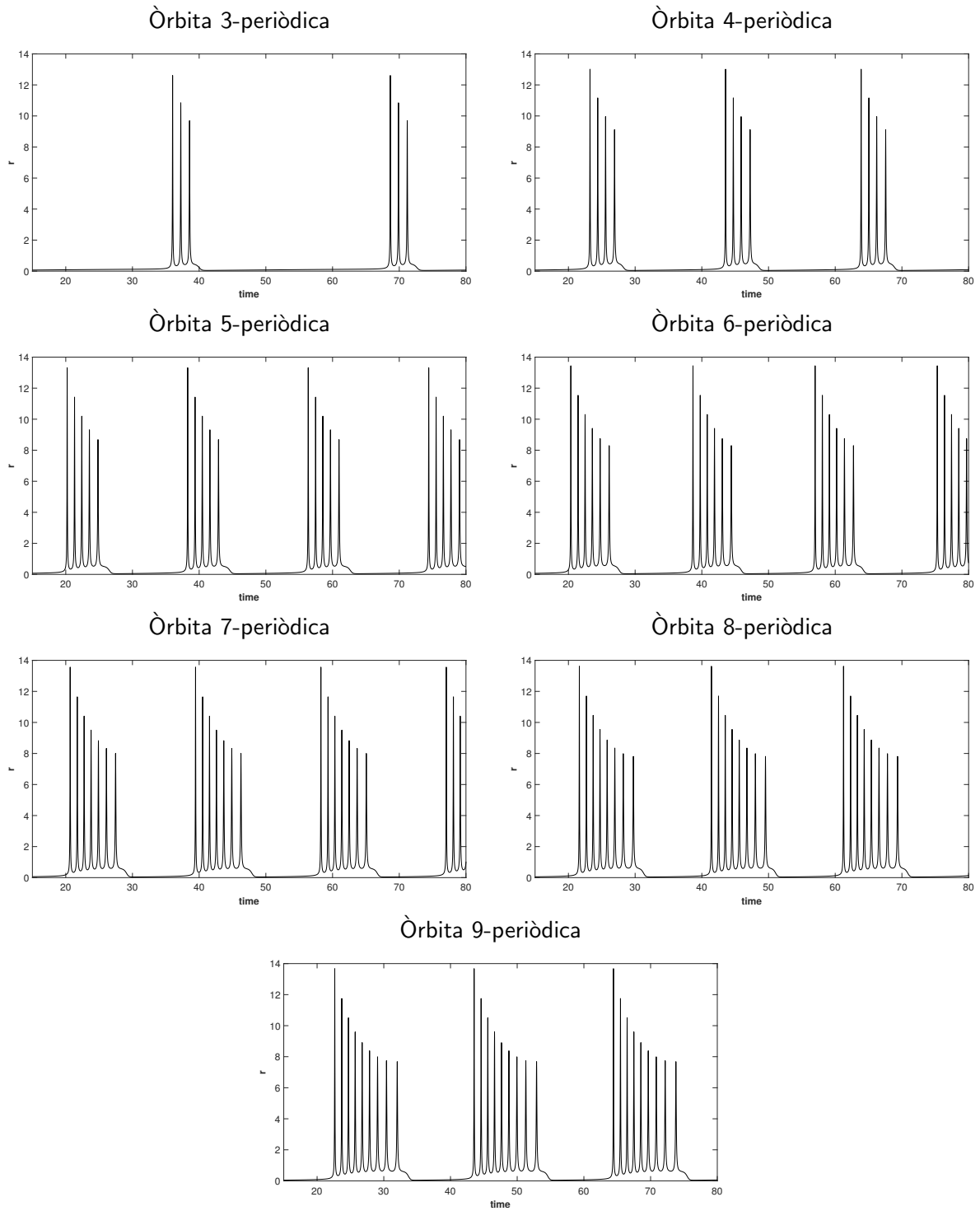


Figura 21: Freqüència de descàrrega r (o firing rate) en funció del temps de les diferents òrbites n -periòdiques (estables) detectades a la regió 3. Per a cada òrbita n -periòdica, r oscil·la periòdicament formant òrbites de n "pics". S'observa un clar procés d'adició de spikes.

3.4.4 Regió 4, $J = 60$

Per acabar la descripció de la dinàmica del sistema 3-dimensional pel valor de $\tau = 5$, explicarem la quarta i última regió, escollint com a representant $J = 60$.

El sistema presentarà bifurcacions de sella-node i, per tant, segons el valor de η , tres punts d'equilibri. El punt més destacable d'aquesta regió és el creuament de la corba de Hopf amb sí mateixa (no la intersecció, ja que la corba viu a l'espai 3-dimensional en afegir-hi la variable r), tal com es posa de manifest en la Figura 6. Això comporta un canvi en el punt de bifurcació que patirà la primera Hopf. Abans del creuament, la branca inferior estable de la Figura 17 patia la primera bifurcació de Hopf i la branca superior inestable la segona. Ara, la branca superior experimentarà la primera bifurcació de Hopf, produint un canvi en l'estabilitat del punt d'equilibri, mentre que la branca inferior n'experimentarà la segona (compari's els diagrames de bifurcació de les Figures 17 i 23).

Així com la tercera regió, el sistema té, inicialment, un únic punt d'equilibri estable (línia contínua inferior de la Fig. 23) fins a la primera bifurcació de sella-node $SN1$, on dos nous punts d'equilibri (inestables) naixeran. De la branca inestable superior es bifurcarà una òrbita periòdica inestable (triangles grocs de la Fig. 23) a causa de la primera bifurcació de Hopf subcrítica ($H1$). En aquest moment, el punt d'equilibri inestable de la branca superior passa a ser estable; el sistema es torna biestable de punts d'equilibri (fixi's en les línies contínues superior i inferior després de $H1$ en la Fig. 23). El punt d'equilibri estable de la branca inferior pateix la segona bifurcació de Hopf ($H2$), a on hauria de desaparèixer una òrbita periòdica inestable (no detectada), i es torna inestable. Immediatament després, els dos punts d'equilibri inestables desapareixen en la segona bifurcació de sella-node $SN2$, tot deixant un punt d'equilibri estable.

Els càlculs dels punts de bifurcació de les bifurcacions de Hopf i de sella-node s'ha detallat a les Seccions 3.4.1 i 3.4.3, respectivament. Així doncs, els punts de bifurcació de Hopf obtinguts per aquesta regió són:

| | r | v | a | η | |
|-------------|-----|---------|---------|--------|-----------|
| equil_hopf1 | = | [3.9922 | -0.0399 | 3.9922 | -22.3519] |
| equil_hopf2 | = | [0.0992 | -1.6038 | 0.0992 | -6.9406] |

Per l'altre costat, els punts de bifurcació de sella-node obtinguts són els següents:

| | r | v | a | η | |
|-----------|-----|---------|---------|--------|-----------|
| equil_sn1 | = | [2.2795 | -0.0698 | 2.2795 | -51.2987] |
| equil_sn2 | = | [0.1057 | -1.5059 | 0.1057 | -6.9134] |

Així doncs, un cop hi ha hagut el creuament de la corba de Hopf, el sistema deixa d'exhibir una dinàmica oscil·latòria, com en les tres primeres regions, i es torna biestable de punts d'equilibri en l'interval comprès pels valors del paràmetre η associats als dos punts de bifurcació de Hopf (subcrítics). L'òrbita periòdica inestable nascuda de $H1$ només s'ha pogut detectar durant part de l'interval $[n_{H1} + \delta, n_{H2} - \delta] = [-22.3419, -6.9506]$. A priori no podem afirmar on desapareixerà l'òrbita inestable però remarquem el fet que l'amplitud de l'òrbita inestable creix molt ràpidament abans de desaparèixer (veure amplitud a la Fig. 23). Per l'altra banda, fent continuació de solucions, no s'ha localitzat cap més òrbita 1-periòdica, com tampoc òrbites de període més gran.

En les Figures 22(a) i 22(b) es mostra l'evolució dels valors propis associats a l'òrbita periòdica inestable (fins allà on s'ha detectat) i el període d'aquesta, respectivament.

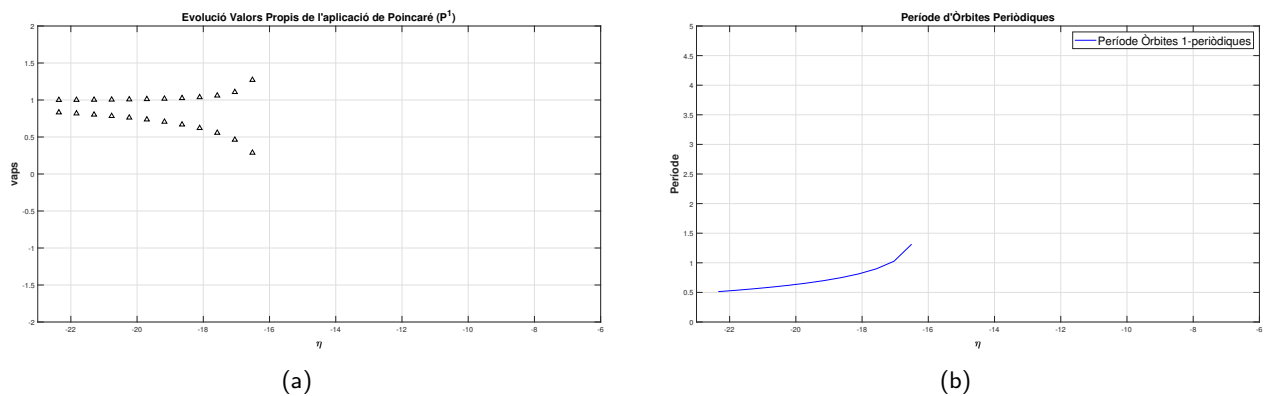


Figura 22: Figura (a): Valors propis del punt fix en funció de η . Els triangles indiquen que el punt fix és inestable tipus sella. Figura (b): període de l'òrbita periòdica inestable. Remarquem que el període de l'òrbita és finit.

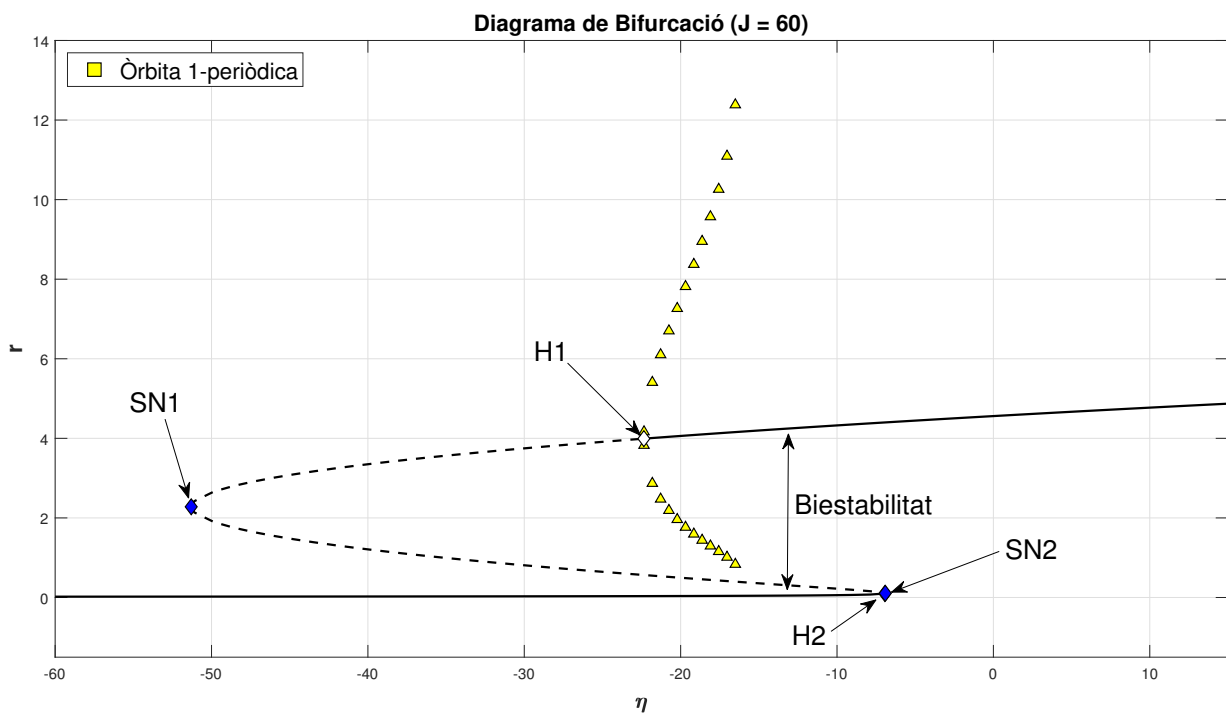


Figura 23: Diagrama de bifurcació per $J = 60$. Es segueix la mateixa notació que en la Fig. 17. Les línies contínues corresponen a les branques de punts d'equilibri estables mentre que les discontinúes corresponen a les branques inestables. Els triangles grocs denoten el màxim i el mínim de l'òrbita 1-periòdica inestable. Els rombes blaus denoten els punts de bifurcació de sella-node del sistema. Els rombes blancs denoten els punts de bifurcació de Hopf subcrítica ($H2$ molt pròxim a $SN2$). Noti's que $H1$ succeeix a la branca superior i $H2$ en la branca inferior, a diferència de la Fig. 17. S'ha indicat biestabilitat de punts d'equilibri.

4. Simulacions Numèriques

L'objectiu d'aquesta secció és simular una xarxa neuronal totalment connectada (totes amb totes) de neurones heterogènies de tipus quadràtic integrate-and-fire sense adaptació (model estudiat a l'article [5]) i amb adaptació (projecte actual) i comparar-ho amb els respectius models de camp mitjà. Basant-nos en els diagrames de bifurcació de cadascun dels dos models reduïts, també destacarem les principals diferències que presenten.

Pel que fa a les simulacions, tal com s'ha treballat a [5], s'espera que la dinàmica definida pel model sense adaptació correspongui tan quantitativa com qualitativament a les simulacions. Per l'altre costat, la dinàmica definida per les equacions (5) - (6) - (7) s'espera que s'ajusti, només qualitativament, a les simulacions de la xarxa amb adaptació.

4.1 Model sense adaptació

Per al model sense adaptació, simularem una xarxa neuronal formada per $N = 10.000$ neurones usant el mètode d'Euler, amb pas de temps de $dt = 10^{-4}$. Com s'ha presentat a la Secció 2, l'equació que modela l'activitat de cada neurona és de tipus quadràtic integrate-and-fire; el voltatge de cada neurona obeeix la següent equació diferencial

$$\dot{V}_j = V_j^2 + I_j, \quad \text{si } V_j \geq V_p, \text{ aleshores } V_j \rightarrow V_r, \quad (27)$$

on $I_j = \eta_j + J \cdot s(t) + I(t)$, J serà el paràmetre que hem estat considerant en l'anàlisi del sistema 3-dimensional i $I(t)$ és un corrent extern. La funció $s(t)$ expressa, en mitjana, la quantitat de neurones que produeixen un spike a temps t . Els valors η_j per $j = 1..N$ s'extreuen d'una distribució Lorentziana, i es calculen determinísticament segons la següent fórmula:

$$\eta_j = \bar{\eta} + \Delta \tan \left(\frac{\pi}{2} \cdot \frac{(2j - N - 1)}{N + 1} \right), \quad (28)$$

on $\bar{\eta}$ serà el paràmetre η amb el qual hem estat treballant fins ara. El factor amplada a la meitat de l'alçada Δ de la distribució Lorentziana es pren igual a 1.

Les condicions inicials per a cada equació IF quadràtica s'han escollit distribuïdes aleatòriament uniformement entre -100 i 100.

A cada iteració i per a cada neurona, realitzem un pas del mètode d'Euler per calcular-ne el potencial de membrana, V_{new} , de la neurona j -èsima a temps $t + dt$. Si el potencial a temps $t + dt$ és més gran que $V_p = 100$, direm que la neurona j -èsima fa un spike i el seu voltatge es re-estableix al valor en repòs $V_r = -100$. El temps necessari per una neurona per arribar a infinit des de V_p és de 10^{-2} . Similarment, el temps d'anar de menys infinit fins a V_r és 10^{-2} . Així doncs, un cop detectem que el potencial de la neurona j -èsima és major que V_p , imposarem el potencial de membrana a V_r per un temps refractari de $2 \cdot 10^{-2}$, temps necessari per produir un spike. El període refractari d'una neurona és el període pel qual, després d'un estímul elèctric, la neurona no pot produir més spikes, tot i ser sotmesa a estímuls addicionals. En altres paraules, una neurona "no pot fer un segon spike just quan encara està fent el primer".

El potencial de membrana mitjà, $v(t)$, s'estima com la mitjana del voltatge de les neurones de la població que no es troben en període refractari. La freqüència de descàrrega mitjana $r(t)$ (*firing rate* en anglès) s'ha estimat fent la suma del nombre d'spikes a l'interval $[t, t + \delta t]$ per $\delta t = 2 \cdot 10^{-2}$ (nombre d'spikes en els propers 200 passos de temps) dividit per δt i pel nombre de neurones. Per últim, $s(t)$ es

calcularà de manera similar a la freqüència de descàrrega $r(t)$, és a dir, com el nombre de neurones (totes) que realitzen un spike a l'interval de temps $[t - \tau, t]$, dividit per τ i pel nombre de neurones, on $\tau = 10^{-3}$ (darrers 10 passos de temps).

Tal com es descriu a l'article [5], l'activitat macroscòpica de la simulació de la xarxa neuronal vindrà determinada, aproximadament (ja que les equacions es deriven suposant $N \rightarrow \infty$), per les equacions de camp mitjà (3).

Les nostres simulacions superposen tant la simulació de la xarxa de 10.000 neurones (en negre) com la solució obtinguda al integrar el sistema (3) (en taronja) en els dos panells superiors de les Figures 24(a) i 24(b). Per a simulacions a gran escala, com les que es duen a termes en aquesta secció, és convenient reproduir l'anomenat *raster plot*. El raster plot és un gràfic que mostra els spikes d'una població neuronal en funció del temps. Per a calcular-lo, escollim 300 neurones aleatòriament i, per a cada instant de temps t , dibuixarem un cercle si la neurona i -èsima ha fet un spike en aquell instant de temps. L'eix x indicarà el temps mentre que l'eix y indicarà l'índex de la neurona. El tercer panell de les Figures 24(a) i 24(b) correspon al raster plot de la xarxa neuronal.

En la Figura 24 es mostra la informació més rellevant de les simulacions de la xarxa neuronal sense adaptació amb dos corrents externs $I(t)$ diferents: Figura 24(a) per a una funció esglaonada i Figura 24(b) per a una funció sinusoidal.

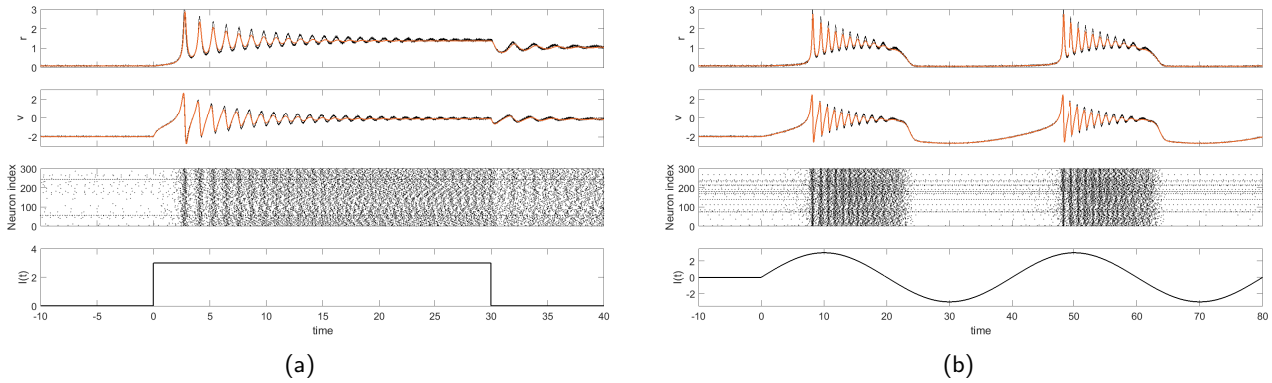


Figura 24: Simulacions del model sense adaptació de la xarxa de neurones de tipus *QIF* amb diferent corrent extern. Figura (a): amb estímul extern $I(t) = 3$ a l'interval $[0, 30]$ i $I(t) = 0$ altrament. L'interval de temps és $[-10, 40]$. Figura (b): amb estímul extern $I(t) = I_0 \sin(\omega t)$ per $I_0 = 3$ i $\omega = \pi/20$ per $t \geq 0$. L'interval de temps és $[-10, 80]$. Primer i segon panells corresponen a la freqüència de descàrrega $r(t)$ i al potencial de membrana mitjà $v(t)$ de la xarxa de neurones *QIF* (en negre) i del sistema (3) (en taronja). Tercer panell: raster plots d'una selecció aleatòria de 300 neurones. Quart panell: corrent extern aplicat a la xarxa. $J = 15$, $\eta = -5$.

La corba taronja s'ajusta quasi exactament a la dinàmica simulada de la xarxa tant per la variable r com per la variable v , és a dir, l'activitat de la xarxa queda totalment capturada tan qualitativa com quantitativament per les equacions del sistema (3).

El corrent aplicat a $t = 0$ (Fig. 24(a)) implica un canvi considerable en l'activitat elèctrica de la xarxa; el raster plot corresponent mostra una gran quantitat de neurones que emeten spikes un cop s'aplica el corrent. Un cop es deixa d'aplicar-hi corrent, l'excitabilitat de la xarxa tendeix a un valor estable diferent de l'inicial. Això es degut al fet que el sistema és biestable per $\eta = -5$ i $J = 15$, tal com s'ha vist a l'article

[5], (veure diagrama de bifurcació del sistema (3) a la Fig. 27(a)).

4.2 Model amb adaptació

Per al model amb adaptació s'ha d'afegir una nova equació diferencial per a l'adaptació, que retroalimentarà negativament l'equació del potencial. Així, les equacions diferencials per a l'activitat de cada neurona són (vegi's Secció 2)

$$\begin{cases} \dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + Js(t) - ga_j, & \text{si } V_j \geq V_p, \text{ aleshores } V_j \rightarrow V_r, \\ \tau_a \dot{a}_j = -a_j + s_j, \end{cases} \quad (29)$$

on τ_a és el mateix paràmetre τ que s'usa al sistema 3-dimensional. La funció $s_j(t)$ mesura l'activitat mitjana de la neurona j -èsima i s'aproxima considerant el nombre de vegades que la neurona genera un spike a l'interval de temps $[t - \tau, t]$ dividit per la longitud de l'interval, τ (no confondre amb el paràmetre τ del sistema 3-dimensional). Les condicions inicials per a la variable adaptació s'han agafat totes a 0.

El procediment a seguir per a simular la xarxa neuronal amb adaptació és el mateix que pel model sense adaptació llevat que ara haurem de integrar una nova equació diferencial. Usarem també el mètode d'Euler.

Recordem que el model reduït de l'activitat macroscòpica d'una xarxa neuronal amb adaptació ve descrita segons les equacions (5) – (7). Donat que la descripció exacta del model reduït amb adaptació es dona en el límit termodinàmic i el nombre de neurones que escollim per a les simulacions és finit, el sistema (5) – (7) reproduirà el comportament de la xarxa neuronal de manera qualitativa, però potser no de forma quantitativa.

S'han realitzat simulacions per a valors dels paràmetres η i J en cadascuna de les regions estudiades en la Secció 3. Els valors de η de cadascuna de les regions s'han escollit de manera que el sistema tingui oscil·lacions, si és possible. A diferència de la xarxa de neurones sense adaptació, pel cas de neurones amb adaptació no afegim cap estímul extern sobre les neurones. A la Figura 25 es mostren les variables macroscòpiques r i v , en funció del temps, simulades pel model complet de la xarxa juntament amb la solució del model reduït amb adaptació (5) – (7) per cadascuna de les quatre regions. Els raster plots indiquen en quins intervals de temps l'activitat elèctrica per a cada regió és més alta i en quins és més baixa.

Per les regions $J = 9$, $J = 15$ i $J = 60$ la solució del model de camp mitjà (5) – (7) reproduïx qualitativament (però no quantitativament) la dinàmica simulada del model complet (29) (compari's les corbes taronja i negra de la Fig. 25). Per als casos $J = 9$ i $J = 15$, ambdós amb $\eta = 4$, les simulacions del model complet exhibeixen una òrbita 1-periòdica i 2-periòdica, respectivament, que queden qualitativament capturades pel model reduït. En els dos casos les corbes taronja i negra presenten tant la mateixa freqüència de descàrrega de spikes com la mateixa amplitud. Per $J = 60$ l'activitat macroscòpica obtinguda a partir de la simulació del model complet no és oscil·latòria i coincideix amb la predita pel model reduït. Com s'ha estudiat a la Secció 3.4.4, el sistema és biestable per $\eta = -10$ de manera que l'activitat macroscòpica de la població tendeix, o bé a un focus estable o bé a un node estable. Aquest últim cas és el que mostra la Figura 25.

Ara bé, pel cas $J = 40$ la simulació del model complet no coincideix amb la dinàmica predita pel model reduït. Segons el diagrama de bifurcació de la tercera regió (Fig. 17), el model reduït presenta una dinàmica oscil·latòria pel valor de η triat ($\eta = -2$), corresponent a òrbites n -periòdiques. En canvi, la simulació de xarxa neuronal mostra una activitat també oscil·latòria però no en acord amb la predita

pel sistema (5) – (7). La Figura 26 simula la xarxa de 10.000 neurones per dos valors de η (de la tercera regió) amb naturalesa oscil·latòria qualitativament diferent: per $\eta = -2$ el model reduït exhibeix òrbites n -periòdiques (amb $n > 1$) mentre que per $\eta = 0$ exhibeix una òrbita 1-periòdica (vegi's el diagrama de bifurcació de la Fig. 17). El primer cas correspon al mateix de la Figura 25. Pel que fa al segon cas, les simulacions de la xarxa i la solució del model reduït sí que presenten un comportament oscil·latori semblant (concretament una òrbita 1-periòdica), tanmateix no amb la mateixa freqüència. Així doncs, per $J = 40$, cal un estudi més exhaustiu per entendre les diferències en la dinàmica entre els dos sistemes.

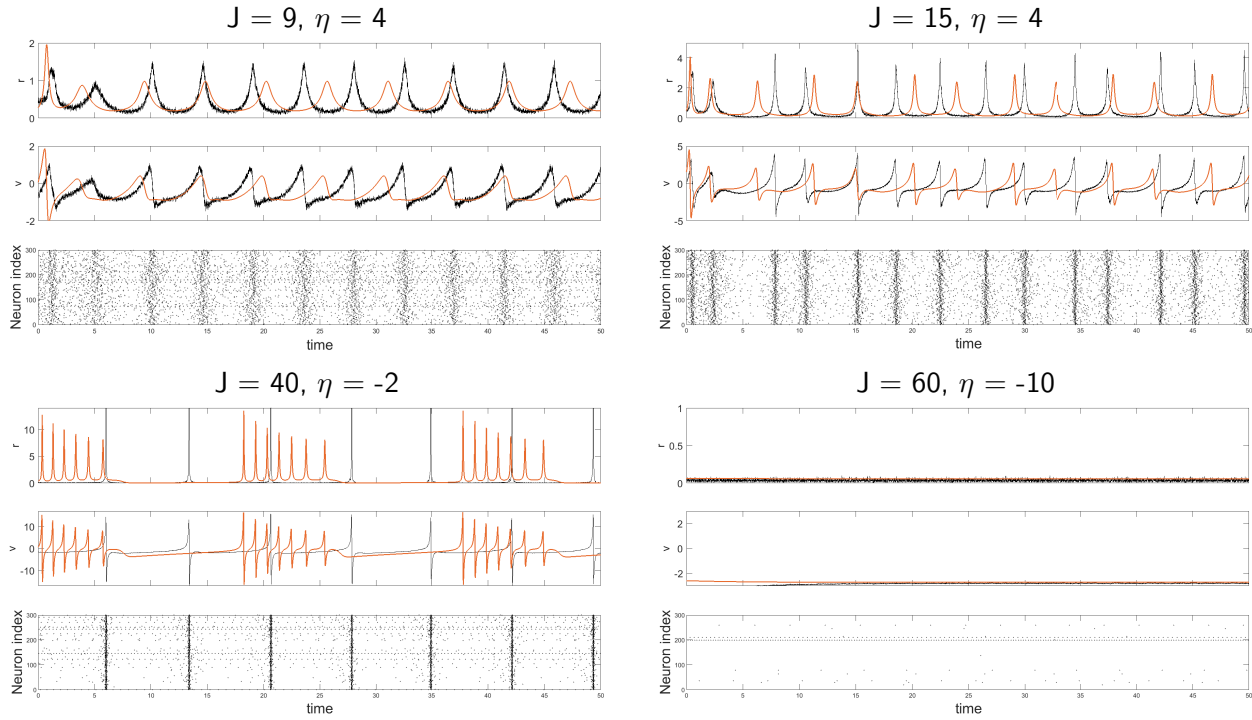


Figura 25: Simulacions numèriques del model complet de la xarxa neuronal i del model de camp mitjà amb adaptació per cadascuna de les quatre regions estudiades a la Secció 3. Per totes les figures: primer i segon panells corresponen a la freqüència de descàrrega i al potencial de membrana mitjà, respectivament, de la xarxa de neurones *QIF* (en negre) i del sistema (5) – (7) (en taronja). El tercer panell correspon al raster plot de 300 neurones dels spikes de la xarxa simulada.

4.3 Diferències: Model sense adaptació i Model amb adaptació

Les diferències fonamentals es poden distingir en comparar els respectius diagrames de bifurcacions. La Figura 27 compara els diagrames de bifurcació del model sense adaptació, elaborat a l'Apèndix C, (Fig. 27(a)) i del model amb adaptació que s'ha elaborat a la Secció 3.1 (Fig. 27(b)).

El diagrama del model sense adaptació presenta punts d'equilibri estables per a tots els valors dels paràmetres (Fig. 27(a)) i no presenta oscil·lacions sostingudes en el temps, sinó que les variables r i v tendeixen sempre a un estat estable. El model amb adaptació difereix notablement d'aquest fet ja que, com s'ha explorat a la Secció 3.4, exhibeix una dinàmica oscil·latòria sostinguda.

En el model sense adaptació, la regió de biestabilitat (en cian en la Fig. 27(a)) és delimitada per dues

ESTUDI DINÀMIC D'UN MODEL DE CAMP MITJÀ AMB ADAPTACIÓ

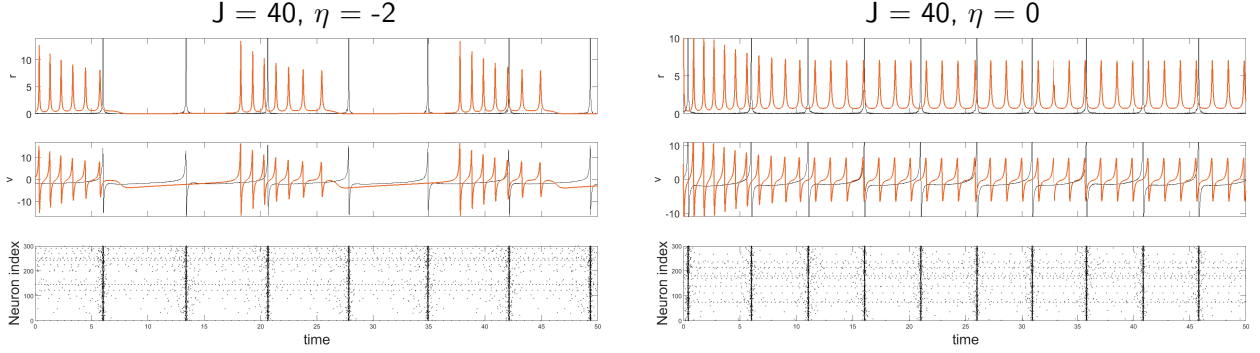
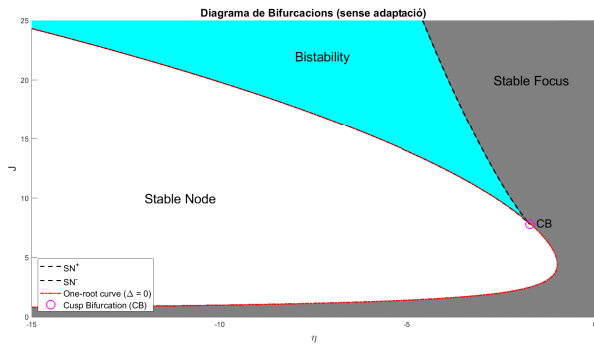


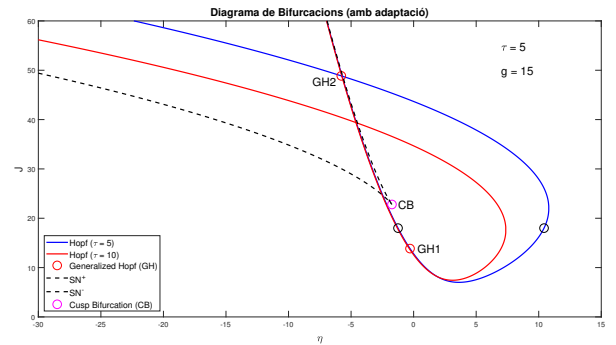
Figura 26: Simulacions numèriques de la xarxa neuronal (en negre) i del model de camp mitjà amb adaptació (en taronja) de la tercera regió per dos valors de η de naturalesa oscil·latòria diferent. Figura esquerra: per $\eta = -2$ el model teòric prediu una òrbita 7-periòdica mentre que la simulació mostra una òrbita 1-periòdica. Figura dreta: per $\eta = 0$ ambdós models coincideixen en l'existència d'una òrbita 1-periòdica però no de la mateixa freqüència.

corbes de sella-node. Les corbes de sella-node de tots dos models són les mateixes llevat d'un desplaçament de g unitats en les respectives expressions del paràmetre J . El model amb adaptació, però, presenta un gran nombre de bifurcacions més, apart de les de sella-node, com les bifurcacions de Hopf i les bifurcacions de les òrbites periòdiques, que contribueixen a una dinàmica molt més rica en comparació amb el model sense adaptació.

Observació 4.1. El procediment per a derivar l'expressió de les corbes de sella-node del model sense adaptació és idèntic al que s'ha usat a l'Apèndix A.1: imposar que el determinant de la matriu associada al camp del sistema (3) sigui zero. Es pot comprovar que l'expressió de η és exactament la mateixa que l'equació (15). En canvi, l'expressió per J es veu desplaçada g unitats respecte de l'equació (14) (vegi's l'Apèndix C pels càlculs).



(a) Diagrama de bifurcació del model sense adaptació.



(b) Diagrama de bifurcació del model amb adaptació.

Figura 27: Comparació dels diagrames de bifurcacions. Figura (a): model sense adaptació. La línia de ratlles vermella ve definida per $\eta = -\pi^2/J^2 - J^2/4\pi^2$ (vegi's l'Apèndix C). Figura (b): model amb adaptació. Noti's el desplaçament de $g = 15$ unitats en J de les corbes de sella-node d'ambdós diagrames.

5. Conclusions

En aquest projecte ens hem endinsat per primer cop en l'estudi d'un sistema dinàmic basat en models de camp mitjà que reproduïx l'activitat neuroelèctrica d'una població de neurones de tipus quadràtic integrate-and-fire amb adaptació. La mateixa població neuronal però sense adaptació, va ser analitzada amb profunditat a l'article [5] i les diferències observades a la Secció 4.3 entre el model sense adaptació i el model amb adaptació han estat notables. La principal diferència es fa evident en el fet que el model sense adaptació no pot presentar oscil·lacions sostingudes (llevat de les oscil·lacions degudes a un focus estable) mentre que el model amb adaptació sí que en presenta.

L'anàlisi dinàmic del model amb adaptació ens ha generat força preguntes sense contestar, que poden donar lloc a futurs estudis. En tot el treball, els únics paràmetres de bifurcació que hem variat han estat η i J , per contra, paràmetres tals com g o τ no s'han tocat. El sistema, en general, pot no conservar les mateixes característiques al modificar un d'aquests paràmetres. La Figura 5 mostra un clar exemple de com, modificant el paràmetre τ de 5 a 10, l'interval oscil·latori del sistema, així com el tipus de bifurcacions de Hopf es veuen afectats. Segons les equacions (14) i (15) les corbes de sella-node no depenen del paràmetre τ , només de g , mentre que la corba de Hopf (equacions (18) i (19)) depèn tant de τ com de g . De cara a una futura exhaustiva exploració, això pot donar certa intuïció per saber com es modificarà el diagrama de bifurcacions de la Fig. 4 en variar el paràmetre τ o g .

Altres preguntes apareixen durant l'anàlisi de les òrbites periòdiques. S'ha teoritzat per les regions $J = 15$ i 40 , l'existència de bifurcacions de sella-node d'òrbites periòdiques relacionades amb la primera bifurcació de Hopf $H1$, però tant els corresponents punts de bifurcació com les òrbites periòdiques inestables implicades en $H1$ no s'han pogut determinar numèricament. De la darrera regió $J = 40$, s'ha pogut comprovar, a més a més, que les oscil·lacions del sistema no són degudes a una bifurcació de Hopf, sinó a una bifurcació *SNIC*, d'on sorgeix una nova pregunta: què succeeix amb l'òrbita periòdica estable nascuda de la suposada bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques? I no només això, l'aparició recurrent d'òrbites n -periòdiques de període cada cop més gran així com la suposada òrbita 2-periòdica bifurcada de $PD1$ en 17 són altres de les qüestions d'aquesta regió. En resum, l'anàlisi de les òrbites periòdiques de la tercera regió requereix, doncs, d'una exploració més minuciosa per tal de determinar-ne totes les òrbites, com s'originen i on desapareixen.

Un altre aspecte important a comentar d'aquesta regió són els resultats obtinguts de les simulacions numèriques. Com hem manifestat a la Secció 4.2, les simulacions mostren un comportament oscil·latori qualitativament diferent del que el model reduït (5) – (7) prediu. Això dona uns indicis de que la dinàmica en aquest regió és molt complexa per ser capturada pel model reduït i de la necessitat d'un estudi més minuciós.

La quarta regió, igual que la tercera, precisa d'una exploració més detallada de les òrbites periòdiques que respongui preguntes com: per què i com desapareix l'òrbita 1-periòdica inestable abans de la segona bifurcació de Hopf? A vista de la considerable amplitud de les òrbites, es creu que algun tipus de bifurcació global, com la *SNIC*, s'hagi pogut ocasionar.

En la Secció 3.1 s'ha dividit el diagrama de bifurcació en diverses regions de dinàmica diferent (vegi's la Fig. 4) i s'ha analitzat cadascuna d'elles usant eines de sistemes dinàmics. De fet, hi ha hauria una regió (entre la tercera i la quarta) que no hem tingut en compte: delimitada pel paràmetre J_c del punt (η_c, J_c) corresponent al creuament de la corba de Hopf amb sí mateixa (no conegut) i el paràmetre J_{GH} del segon punt de bifurcació generalitzat de Hopf. La nova regió és similar al cas $J = 60$, excepte que $H1$

és supercrítica enlloc de subcrítica i, per consegüent, hi ha d'haver una bifurcació de sella-node d'òrbites periòdiques d'on neixi l'òrbita estable implicada en $H1$. A més a més, el sistema es seria biestable abans de $H1$ ja que hi hauria al mateix moment una òrbita periòdica i un punt d'equilibri estables.

En resum, en aquest projecte s'ha realitzat un estudi dinàmic profund d'un model de camp mitjà amb adaptació, fins a dia d'avui no analitzat, que, tal com hem mencionat, pot donar a conèixer una dinàmica molt més rica i complexa per a la xarxa.

6. Bibliografia

Referències

- [1] M. El Kahoui and A. Weber. Deciding Hopf Bifurcations by Quantifier Elimination in a Software-component Architecture *Journal of Symbolic Computation*. **30 (2)** (2000), 161–179.
- [2] G.B. Ermentrout and D.H. Terman *Mathematical Foundations of Neuroscience*, 1st ed. Springer, New York, 2010.
- [3] J. Guckenheimer, P. Holmes. *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, 1st ed. Springer-Verlag, New York, 1983.
- [4] E.M. Izhikevich. *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*, 1st ed. The MIT Press, 2007.
- [5] E. Montbrió, D. Pazó and A. Roxin. Macroscopic Description for Networks of Spiking Neurons *Physical Review X*. **5 (2)** (2015), 021028.
- [6] E. Montbrió. *Derivation of a firing rate model for populations of adaptive quadratic integrate-and-fire neurons*, Personal Communication, 2019.
- [7] J. Sotomayor, L.F. Mello and D. de Carvalho Braga. Bifurcation analysis of the Watt governor system *Computational & Applied Mathematics* **26** (2007), 19 - 44.

A. Derivació de les corbes de bifurcació

A.1 Corbes de Sella-Node

Per a determinar el lloc geomètric de les bifurcacions de sella-node només cal imposar que el determinant de la matriu jacobiana (12) en els punts d'equilibri, el coeficient d del polinomi característic (13), sigui zero ja que aleshores, necessàriament, un dels seus valors propis serà 0. Així doncs, imposem $d = 0$ sobre la r -isoclina (8):

$$0 = -\frac{4}{\tau}v^2 - \frac{2}{\tau}rg - \frac{4}{\tau}\pi^2r^2 + \frac{2}{\tau}rJ = -\frac{1}{\pi^2r^2} - 2rg - 4\pi^2r^2 + 2rJ. \quad (30)$$

Aïllant J de la darrera equació trobem la següent expressió:

$$J = \frac{1}{2\pi^2r^3} + 2\pi^2r + g. \quad (31)$$

Ara, de la v -isoclina (9) (imposant la condició de l' a -isoclina (10), és a dir, $a = r$), i usant l'expressió trobada per J , podem aïllar η en funció de r

$$0 = \frac{1}{4\pi^2r^2} + \eta - \pi^2r^2 + \left(\frac{1}{2\pi^2r^3} + 2\pi^2r + g\right) \cdot r - ga = \frac{3}{4\pi^2r^2} + \eta + \pi^2r^2. \quad (32)$$

D'on finalment arribem a la següent expressió per η ,

$$\eta = -\frac{3}{4\pi^2r^2} - \pi^2r^2. \quad (33)$$

D'aquesta última equació podem, de fet, aïllar r en funció de η resolent simplement una equació biquadrada. Aquest és un dels pocs casos pels quals podem resoldre analíticament una equació de quart grau. L'equació (33) és equivalent a

$$4\pi^4r^4 + 4\pi^2r^2\eta + 3 = 0. \quad (34)$$

Les solucions d'aquesta equació satisfan

$$r^2 = \frac{-4\pi^2\eta \pm \sqrt{16\pi^4\eta^2 - 48\pi^4}}{8\pi^4} = \frac{-4\pi^2\eta \pm 4\pi^2\sqrt{\eta^2 - 3}}{8\pi^4} = \frac{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}}{2\pi^2}. \quad (35)$$

Fixem-nos que la darrera equació té sentit si $\eta \in (-\infty, -\sqrt{3}] \cup [\sqrt{3}, +\infty]$, ja que aleshores $\eta^2 - 3 \geq 0$. Les solucions per r són, per tant,

$$r^\pm = +\sqrt{\frac{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}}{2\pi^2}}, \quad (36)$$

on l'arrel negativa s'ha descartat pel fet que r només pot prendre valors positius. Remarquem que $-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3} \geq 0$ si i només si $\eta \in (-\infty, -\sqrt{3}]$.

Ara només queda substituir l'eq. (36) en l'eq. (31) per, finalment, obtenir una relació directa entre η i J . S'obté la següent expressió:

$$\begin{aligned}
 J^{\pm} &= \frac{1}{2\pi^2 r^3} + 2\pi^2 r + g = \frac{1}{2\pi^2 \frac{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}}{2\pi^2} \sqrt{\frac{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}}{2\pi^2}}} + 2\pi^2 \sqrt{\frac{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}}{2\pi^2}} + g = \\
 &= \frac{\sqrt{2}\pi}{(-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3})^{3/2}} + \sqrt{2}\pi \sqrt{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}} + g = \\
 &= \sqrt{2}\pi \left(\frac{1}{(-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3})^{3/2}} + \sqrt{-\eta \pm \sqrt{\eta^2 - 3}} \right) + g. \tag{37}
 \end{aligned}$$

Destaquem que el punt d'intersecció entre les corbes de sella-node J^+ i J^- (bifurcació de cúspide) és $(\eta_C, J_C) = \left(-\sqrt{3}, \sqrt{2}\pi \left(\frac{1}{(\sqrt{3})^{3/2}} + (\sqrt{3})^{1/2} \right) + g \right)$. Les corbes J^{\pm} es mostren a la Figura 4 (línies negres discontinües), juntament amb el punt de bifurcació de cúspide (cercle lila de la Fig. 4).

A.2 Corba de Hopf

Per tal de derivar l'expressió analítica de la corba de Hopf farem servir una caracterització semi-algebraica de les bifurcacions de Hopf basada en el conegut criteri d'estabilitat de Routh-Hurwitz. El criteri que presentem en aquest Apèndix s'ha extret de l'article [1].

Sigui $p(z) \in \mathbb{R}[z]$ un polinomi de grau n ,

$$p(z) = a_0 z^n + a_1 z^{n-1} + \cdots + a_n.$$

Anomenem matriu de Hurwitz associada al polinomi $p(z)$ a la matriu quadrada d'ordre n

$$H = \begin{pmatrix} a_1 & a_3 & a_5 & \cdots & \cdots \\ a_0 & a_2 & a_4 & \cdots & \cdots \\ 0 & a_1 & a_3 & a_5 & \cdots \\ 0 & a_0 & a_2 & a_4 & \cdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \ddots \end{pmatrix}.$$

Denotarem els menors principals d'ordre i de la matriu H com Δ_i . El conegut criteri de Routh-Hurwitz dóna condicions necessàries i suficients per a què un polinomi $p(z)$ tingui totes les seves arrels en el semiplà esquerre, és a dir, que les parts reals de les arrels siguin totes negatives. El criteri afirma que un polinomi $p(z)$ tindrà totes les seves arrels en el semiplà esquerre si i només si els menors principals i -èsims són positius, i.e. $\Delta_1 > 0, \dots, \Delta_n > 0$.

El següent teorema (extret de l'article [1]) estableix condicions necessàries i suficients sobre els coeficients d'un polinomi per garantir-ne l'existència d'un parell d'arrels complexes conjugades (a l'eix imaginari) i la resta en el semiplà esquerre.

Teorema A.1. *Sigui $p(z) \in \mathbb{R}[z]$ un polinomi de grau n i escriurem*

$$p(z) = a_0 z^n + a_1 z^{n-1} + \cdots + a_n,$$

amb $a_0 > 0$. Siguin $\Delta_1, \Delta_2, \dots, \Delta_n$ els menors principals associats a la matriu Hurwitz de $p(z)$. Aleshores $p(z)$ tindrà un parell d'arrels diferents, $i\omega$, $-i\omega$, a l'eix imaginari i la resta d'arrels al semiplà esquerre si i només si

$$a_n > 0, \Delta_{n-1} = 0, \quad \Delta_{n-2} > 0, \dots, \Delta_1 > 0.$$

Partim del polinomi característic associat al sistema (5) – (7)

$$p(\lambda) = -\lambda^3 + b\lambda^2 + c\lambda + d,$$

on b i d són la traça i el determinant de la jacobiana, respectivament. Les expressions dels coeficients b , c i d , obtingudes del desenvolupament del polinomi característic derivat a la Secció 3.1, són les següents

$$b = 4v - \frac{1}{\tau}, \quad c = -4v^2 + \frac{4}{\tau}v - 4\pi^2 r^2 + 2rJ, \quad d = -\frac{4}{\tau}v^2 - \frac{2}{\tau}rg - \frac{4}{\tau}\pi^2 r^2 + \frac{2}{\tau}rJ. \quad (38)$$

Les arrels del polinomi $p(\lambda)$ són les mateixes que les del polinomi associat $-p(\lambda) = \lambda^3 - b\lambda^2 - c\lambda - d$. La matriu de Hurwitz associada al polinomi $-p(\lambda)$ és la matriu quadrada d'ordre 3

$$H = \begin{pmatrix} -b & -d & 0 \\ 1 & -c & 0 \\ 0 & -b & -d \end{pmatrix}.$$

El teorema A.1 afirma que el polinomi tindrà un parell d'arrels (o valors propis) complexos conjugades sobre l'eix imaginari (locus de la bifurcació de Hopf) si i només si es satisfan les següents condicions: $-d > 0$, $\Delta_2 = bc + d = 0$ i $\Delta_1 = -b > 0$. L'última condició es satisfà sempre ja que en cas contrari implicaria valors de r negatius i, pel context físic que rau darrere de la variable r , només pot prendre valors positius.

La condició pròpiament de Hopf és $\Delta_2 = bc + d = 0$ d'on se'n derivarà a continuació una dependència dels paràmetres η i J en funció de r que ens donarà la corba de Hopf en el diagrama de bifurcacions de la Figura 4. Els punts sobre la corba de Hopf tindran, doncs, una arrel real (no nul·la) i un parell de valors propis complexos conjugats amb part real negativa, és a dir, seran, efectivament, punts de bifurcació de Hopf.

Partint de la condició de Hopf $bc + d = 0$ i substituint-hi l'expressió dels coeficients b , c i d , obtenim les següents igualtats

$$\begin{aligned}
 0 &= \underbrace{\left(4v - \frac{1}{\tau}\right)}_b \underbrace{\left(-4v^2 + \frac{4}{\tau}v - 4\pi^2 r^2 + 2rJ\right)}_c + \underbrace{\left(-\frac{4}{\tau}v^2 - \frac{2}{\tau}rg - \frac{4}{\tau}\pi^2 r^2 + \frac{2}{\tau}rJ\right)}_d = \\
 &= -\frac{4}{\tau^2}v + \frac{4}{\tau}\pi^2 r^2 - \frac{2}{\tau}rJ + \frac{4}{\tau}v^2 + \frac{16}{\tau}v^2 - 16\pi^2 r^2 v + 8rvJ - 16v^3 \\
 &\quad - \frac{4}{\tau}v^2 - \frac{2}{\tau}rg - \frac{4}{\tau}\pi^2 r^2 + \frac{2}{\tau}rJ = \\
 &= -\frac{4}{\tau^2}v + \frac{16}{\tau}v^2 - 16\pi^2 r^2 v + 8rvJ - 16v^3 - \frac{2}{\tau}rg.
 \end{aligned} \tag{39}$$

La condició $v = -\frac{1}{2\pi r}$ (equació de la r -isoclina (8)) ens permet posar J en funció de r segons la següent expressió

$$J = \frac{1}{2\tau^2 r} + \frac{1}{\tau\pi r^2} + 2\pi^2 r + \frac{1}{2\pi^2 r^3} - \frac{\pi}{2\tau}rg. \tag{40}$$

Les equacions de les v - i a -isoclines (equacions (9) i (10), respectivament), ens permeten formular η en funció de r de la següent manera

$$\eta = -\frac{3}{4\pi^2 r^2} - \pi^2 r^2 + gr - \frac{1}{2\tau^2} + \frac{\pi}{2\tau}r^2 g - \frac{1}{\tau\pi r}. \tag{41}$$

B. Càlcul del primer coeficient de Lyapunov

El fet que una bifurcació de Hopf sigui subcrítica o supercrítica depèn del signe del primer coeficient de Lyapunov l_1 , coeficient que acompanya els termes cúbics de la forma normal del sistema en un entorn de l'equilibri. Direm que la bifurcació és subcrítica si $l_1 > 0$ i supercrítica si $l_1 < 0$. El càlcul del primer coeficient de Lyapunov que es presenta en aquest Apèndix s'ha adaptat de l'article [7].

Donat el següent sistema d'equacions diferencials

$$\dot{x} = f(x, \mu), \quad (42)$$

on $x \in \mathbb{R}^3$ i $\mu \in \mathbb{R}^m$ és el conjunt de paràmetres del sistema, suposem que $(x, \mu) = (x_0, \mu_0)$ és un equilibri de (42). Fent abús de notació i denotant $x - x_0$ com x , l'expansió de Taylor de $F(x) := f(x, \mu_0)$ fins ordre 3 al voltant del 0 s'escriu com

$$F(x) = F(0) + Ax + \frac{1}{2}B(x, x) + \frac{1}{6}C(x, x, x) + \mathcal{O}(\|x\|^4), \quad (43)$$

on $A = Df(0, \mu_0)$ i les expressions de les formes multilineals $B(x, y)$ i $C(x, y, z)$ venen donades per

$$B_i(x, y) = \sum_{j,k=1}^3 \frac{\partial^2 F_i(\xi)}{\partial \xi_j \partial \xi_k} \Big|_{\xi=0} x_j y_k, \quad (44)$$

$$C_i(x, y, z) = \sum_{j,k,l=1}^3 \frac{\partial^3 F_i(\xi)}{\partial \xi_j \partial \xi_k \partial \xi_l} \Big|_{\xi=0} x_j y_k z_l, \quad (45)$$

per $i = 1, 2, 3$. La forma bilineal $B(x, y)$ associada a les equacions (5), (6) i (7) s'escriu com segueix

$$B(x, y) = \begin{bmatrix} 2x_1 y_2 + 2x_2 y_1 \\ -2\pi^2 x_1 y_1 + 2x_2 y_2 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Per l'altra banda, notem que la forma trilineal $C(x, y, z)$ és idènticament zero en el nostre cas ja que les equacions (5), (6) i (7) només involucren termes lineals i/o quadràtics.

Suposem que la matriu jacobiana a l'equilibri (x_0, μ_0) té un parell de valors propis purament complexos que, sense pèrdua de la generalitat, podem suposar que són $\lambda_{2,3} = \pm i\omega_0$, amb $\omega_0 > 0$, i λ_1 diferent de zero. Considerem $q, p \in \mathbb{C}^3$ vectors propis tals que

$$Aq = i\omega_0 q, \quad A^\top p = -i\omega_0 p, \quad (46)$$

amb $\langle p, q \rangle = 1$, on $\langle \cdot, \cdot \rangle$ denota el producte escalar usual de \mathbb{R}^n . Definim ara els coeficients h_{11} i h_{20} en termes dels coeficients lineals/quadràtics de l'expansió de Taylor (43)

$$h_{11} := -A^{-1}B(q, \bar{q}), \quad (47)$$

$$h_{20} := (2i\omega_0 I_3 - A)^{-1}B(q, q), \quad (48)$$

ESTUDI DINÀMIC D'UN MODEL DE CAMP MITJÀ AMB ADAPTACIÓ

on I_3 és la matriu identitat d'ordre 3 i \bar{q} denota el vector complex conjugat de q .

Per acabar, si definim el coeficient G_{12} com

$$G_{21} := \langle p, C(q, q, \bar{q}) + B(\bar{q}, h_{20}) + 2B(q, h_{11}) \rangle, \quad (49)$$

aleshores el primer coeficient de Lyapunov ve donat per

$$l_1 = \frac{1}{2\omega_0} \operatorname{Re} G_{21}. \quad (50)$$

C. Càlculs per al diagrama de bifurcació del model sense adaptació

Per tal de construir el diagrama de bifurcacions del model sense adaptació (3) estudiat a l'article [5] es precisa de les equacions de la corba de bifurcació de sella-node i de l'equació del discriminant del polinomi característic (associat a (3)) igualat a zero.

Les isoclines de nivell 0 associades al sistema (3) venen definides implícitament per les següents equacions

$$0 = \frac{1}{\pi} + 2rv, \quad (51)$$

$$0 = v^2 + \eta - \pi^2 r^2 + Jr. \quad (52)$$

Per altra banda, la matriu jacobiana associada al sistema (3) és

$$J = \begin{pmatrix} 2v & 2r \\ -2\pi^2 r + J & 2v \end{pmatrix}, \quad (53)$$

d'on es deriva que el polinomi característic associat és el següent:

$$\begin{vmatrix} 2v - \lambda & 2r \\ -2\pi^2 r + J & 2v - \lambda \end{vmatrix} = (2v - \lambda)^2 - 2r \cdot (-2\pi^2 r + J) = \lambda^2 - 4v\lambda + 4v^2 - 2rJ + 4\pi^2 r^2,$$

on el terme independent $4v^2 - 2rJ + 4\pi^2 r^2$ és el determinant de la matriu jacobiana (53).

Per a determinar la corba de bifurcacions de sella-node imposem que el determinant sigui zero:

$$4v^2 - 2rJ + 4\pi^2 r^2 = 0 \quad \longrightarrow \quad J = \frac{2v^2 + 2\pi^2 r}{r}. \quad (54)$$

Aïllant v en funció de r de l'equació de la r -isoclina (51) i substituint-ho a la darrera expressió obtenim

$$J = \frac{2v^2 + 2\pi^2 r}{r} = \frac{2\left(\frac{-1}{2\pi r}\right)^2 + 2\pi^2 r}{r} = \frac{1}{2\pi^2 r^3} + 2\pi^2 r. \quad (55)$$

Ara, de l'equació de la v -isoclina (52), i usant l'expressió trobada per J , podem aïllar η en funció de r i v :

$$v^2 + \eta + Jr - \pi^2 r^2 = 0 \quad \longrightarrow \quad \eta = -v^2 - Jr + \pi^2 r^2 = -v^2 - \frac{1}{2\pi^2 r^2} - 2\pi^2 r^2 + \pi^2 r^2. \quad (56)$$

Finalment, substituint $v = -1/(2\pi r)$ (equació (51)) a la darrera expressió, trobem η en funció de r

$$\eta = -v^2 - \frac{1}{2\pi^2 r^2} - \pi^2 r^2 = -\frac{1}{4\pi^2 r^2} - \frac{1}{2\pi^2 r^2} - \pi^2 r^2 = -\frac{3}{4\pi^2 r^2} - \pi^2 r^2. \quad (57)$$

Les equacions (57) i (55) determinen les dues corbes de sella-node a l'espai de paràmetres (η, J) del diagrama de bifurcació de la Figura 27(a).

ESTUDI DINÀMIC D'UN MODEL DE CAMP MITJÀ AMB ADAPTACIÓ

El discriminant del polinomi característic igualat a zero ens determinarà el lloc geomètric de l'espai de paràmetres (η, J) que separa els punts d'equilibri tipus node (2 arrels reals) dels de tipus focus (2 arrels complexes conjugades).

El discriminant associat al polinomi característic (54) és

$$\Delta = 16v^2 - 4 \cdot (4v^2 - 2rJ + 4\pi^2 r^2) = 16v^2 - 16v^2 + 8rJ - 16\pi^2 r^2 = 8rJ - 16\pi^2 r^2. \quad (58)$$

Imposant que el discriminant sigui zero obtenim la següent relació entre J i r

$$\Delta = 8rJ - 16\pi^2 r^2 = 0 \quad \longrightarrow \quad r = \frac{J}{2\pi^2}. \quad (59)$$

Substituint les equacions (51) i (59) a l'equació (52) obtenim la següent relació entre η i J

$$\begin{aligned} 0 = v^2 + \eta + Jr - \pi^2 r^2 &= \frac{1}{4\pi^2 r^2} + \eta + J \cdot \frac{J}{2\pi^2} - \pi^2 \cdot \frac{J^2}{4\pi^4} = \\ &= \frac{1}{4\pi^2 \left(\frac{J^2}{4\pi^4}\right)} + \eta + \frac{J^2}{2\pi^2} - \frac{J^2}{4\pi^2} = \frac{\pi^2}{J^2} + \eta + \frac{J^2}{4\pi^2}. \end{aligned} \quad (60)$$

Finalment, aïllant η en funció de J obtenim l'expressió de la corba de discriminant igual a zero (corba vermella del diagrama de bifurcació de la Figura 27(a))

$$\eta = -\frac{\pi^2}{J^2} - \frac{J^2}{4\pi^2}. \quad (61)$$