

Universidad de la República, Uruguay

Instituto de Física de la Facultad de Ciencias



ESTUDIO DE LA DINÁMICA DE NEURONAS FITZHUGH-NAGUMO EN REDES SMALL-WORLD

TESIS

Para obtener el grado de Magíster en Física

Autor:

Gonzalo De Polsi Astapenco

Directores:

Dra. Cecilia Cabeza
(Orientadora)

Dr. Alberto Pérez Muñuzuri
(Co-Orientador)

Tribunal:

Dra. Cecilia Cabeza (Orientadora)

Dra. Eleonora Catsigeras

Dr. Arturo Martí

Dr. Andrés Pomi

Dr. Alejandro Romanelli (Presidente)

Igúa 4225, Montevideo, Uruguay.

Instituto de Física, Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

RESUMEN

El trabajo realizado en esta tesis consiste en un primer acercamiento al estudio de la dinámica de neuronas FitzHugh-Nagumo (FHN) en redes complejas. Se desarrollaron algoritmos para la generación de redes y el cálculo de las propiedades de éstas. Se establecieron relaciones entre los parámetros que determinan los diferentes tipos de dinámicas y se realizó un estudio de estabilidad lineal donde se observan las bifurcaciones presentes en el sistema FHN aislado. Para neuronas en régimen oscilatorio se encontró la existencia de una intensidad de acople crítica por debajo de la cual, las neuronas se agrupan en clústeres de distintas frecuencias y por encima la sincronización en frecuencias es global en el anillo. La fase de los osciladores, para acoples superiores al valor crítico, sigue una escala mesoscópica en la distribución de frecuencias. Este resultado permite controlar de forma bastante precisa la forma de las ondas y los patrones espaciotemporales que se presentan en el anillo mediante la variación promedio de un parámetro. La respuesta de neuronas en régimen excitable en un anillo se caracterizó completamente. Tanto en el anillo como en las redes Small-World se encontraron intensidades de acople críticas por debajo y por encima de las cuales el sistema presenta únicamente una dinámica trivial. La caracterización realizada sobre los tiempos característicos de las neuronas, relacionados con la dinámica interna y con la interacción entre varias neuronas, permiten obtener información de la dinámica como por ejemplo, el período de oscilación de la red. Además los patrones que se observan en los raster plots pueden ser estimados teniendo un conocimiento de la distribución de las intensidades de acople en el anillo. En redes regulares aleatorias se establece un paralelismo entre el coeficiente de clustering de órdenes superiores y el período de oscilación de la red, para neuronas excitables modeladas con el modelo Bär-Eiswirth.

AGRADECIMIENTOS

Comienzo por agradecer a las instituciones PEDECIBA, ANII y CSIC cuyo apoyo económico hizo posible la finalización exitosa de este trabajo de tesis.

En la realización de este trabajo de tesis conté también con el apoyo incondicional de muchas personas a las cuales quiero agradecer y dedicar el mismo. Estas personas, que me acompañaron de una forma u otra, disminuyeron la carga y el esfuerzo necesario para transitar esta etapa de mi vida personal y académica.

Con gran cariño quiero agradecerle a mi tutora Cecilia Cabeza, quien con mucha paciencia estuvo presente en cada paso del camino ayudándome a mantener el norte. No quiero dejar de destacar la calidez con la que trata a todos los integrantes del grupo de trabajo al que pertenecemos, en particular, a los más jóvenes nos guía y aconseja pensando siempre en nuestro bienestar.

Quiero agradecerle a todo el grupo de Mecánica Estadística y Física No Lineal, con quienes he compartido muchos buenos momentos a lo largo de los años. Entre ellos destaco a Federico Abellá, Pablo Amil, Nicasio Barrere, Rodrigo García, Daniel Freire y Nicolás Rubido quienes más que compañeros, son amigos.

Dentro de la Facultad de Ciencias muchos son los compañeros y amigos que me han brindado alegría y amistad en el tiempo compartido entre los cuales puedo nombrar a Nicolás Díaz, Magdalena San Román, Rodrigo Eyheralde, Santiago de Mello, Natalia Gil, Matilde Ungerovich y Romina Trinchín. A las secretarías de PEDECIBA Física Jimena Rodríguez y Ana Inés Zambrana que siempre con gran predisposición me han ayudado a sortear todo tipo de obstáculos administrativos.

Fuera del círculo de Facultad de Ciencias quiero agradecer a mi barra de amigos que siempre están en las buenas y en las malas: Alejandra Oxoby, Tatiana García, Maira Stagnari, Romina Trinchín, Denisse Apotheloz, Bruno Corcino, Esteban Maestro, Pablo Latrónico, Emiliano Barcia, Rodrigo Soler y al nuevo integrante Goro!

No puedo dejar de agradecer a mi familia: tíos, primos y abuelos que siempre están presentes. Mis hermanos y mis padres constantemente presentes, es muy difícil poner en palabras lo agradecido que estoy con ustedes por todo el apoyo brindado a lo largo de mi vida, y por todo el afecto que me han dado y me dan.

En último lugar quiero agradecer con un cariño inmenso a mi amiga y pareja Sofía, por estar a mi lado, aguantarme, quererme y ayudarme en todo lo que precisase desde que entrase a mi vida.

A todos ustedes, gracias.

ÍNDICE

1. Introducción
2. Redes
 - 2.1. Nociones de Redes
 - 2.2. Caracterización de Redes
 - 2.2.1. Efecto de Mundo Pequeño
 - 2.2.2. Transitividad o Clustering
 - 2.2.3. Distribución y Correlación de Grado
 - 2.2.4. Robustez
 - 2.3. Modelos de Redes
 - 2.3.1. Redes Aleatorias
 - 2.3.2. Redes Regulares
 - 2.3.3. Redes Regulares Aleatorias
 - 2.3.4. Redes de Mundo Pequeño
 - 2.3.5. Redes Libres de Escala
3. Sistemas Dinámicos
 - 3.1. Conceptos Básicos
 - 3.2. Bifurcaciones
4. Modelos de Neuronas
 - 4.1. Introducción
 - 4.2. Modelos Neuronales
 - 4.3. Modelos de Sinapsis
 - 4.3.1. Sinapsis Químicas
 - 4.3.2. Sinapsis Eléctricas
 - 4.4. Análisis del Modelo FHN
 - 4.4.1. Estudio de Estabilidad
 - 4.4.2. Excitabilidad

5. Metodología
 - 5.1. Generación de Redes
 - 5.1.1. Redes Regulares Aleatorias
 - 5.1.2. Redes de Mundo Pequeño
 - 5.1.3. Redes Libres de Escala
 - 5.2. Integración e Interacciones
 - 5.3. Procesamiento de Datos
 - 5.3.1. Estructura de Redes
 - 5.3.2. Dinámica en Redes de Neuronas

6. Resultados
 - 6.1. Neurona Aislada
 - 6.1.1. Régimen Oscilatorio
 - 6.1.2. Régimen Excitable
 - 6.2. Dos Neuronas
 - 6.2.1. Régimen Oscilatorio
 - 6.2.2. Régimen Excitable
 - 6.3. Anillo de Neuronas
 - 6.3.1. Régimen Oscilatorio
 - 6.3.2. Régimen Excitable
 - 6.4. Dinámica de Neuronas Excitables en Redes Complejas
 - 6.4.1. Neuronas FitzHugh-Nagumo en Redes de Mundo Pequeño
 - 6.4.2. Neuronas Bär-Eiswirth en Redes Regulares Aleatorias

7. Conclusiones

8. Apéndice A - Algoritmos

9. Apéndice B - Oscilaciones de Relajación

10. Bibliografía

CAPITULO 1 – INTRODUCCIÓN

"If you want to understand function, study structure"

F. H. C. Crick

Las redes neuronales surgieron, al menos conceptualmente, hacia finales del siglo XIX cuando se concluyó que el procesamiento de la información, los conocimientos adquiridos, en definitiva la actividad cognitiva del ser humano, estaba principalmente apoyada en un gran número de unidades básicas, que se interconectan (interacción denominada sinapsis) entre ellas formando una estructura de tipo red. El término "redes neuronales" no sólo se refiere a la estructura que forman las células del sistema nervioso y al funcionamiento de éstas, sino también a sistemas (abstractos o no) de procesamiento de información inspirados en el sistema nervioso humano. Los sistemas que conforman la segunda acepción del término "redes neuronales" tienen por objetivo el utilizar como base alguna de las características del sistema nervioso para idear sistemas que tengan cualidades de procesamiento y cómputo similares a éste. Claro está que también pueden ser considerados como "modelos de juguete" para la comprensión e investigación de actividades del cerebro como el pensamiento, la imaginación y la memoria entre otras.

Hoy en día, las unidades utilizadas en los procesadores de los computadores son mucho más rápidas que las unidades del sistema nervioso. A pesar de ello, la comprensión de un discurso o la percepción visual que posee un ser humano superan ampliamente el alcance de los computadores por varios órdenes de magnitud. La posibilidad de encontrar soluciones mejores y más rápidas motivan el intentar abstraer lo que se conoce (o se pueda conocer) del funcionamiento del cerebro. Las redes neuronales artificiales (RNA) surgen, entonces, con la intención de modelar algunas características de la actividad sistema nervioso central. La idea detrás de las RNA consiste en imitar los principios biológicos del funcionamiento cerebral para mejorar las capacidades de procesamiento y cómputo de los procesadores en serie.

La motivación inicial, indirecta, de las redes neuronales artificiales puede rastrearse, muy atrás en el tiempo, hacia la búsqueda de comprender "la mente". El primer modelo computable de una red neuronal fue propuesto por Warren S. McCulloch y Walter H. Pitts en una publicación de 1943 [1]. Esta red se basa en unidades binarias y permite implementar cualquier operación lógica. Más aún, en palabras de los autores:

'The "all-or-none" law of these activities, and the conformity of their relations to those of the logic of propositions, insures that the relations of psychons are those of the two-valued logic of propositions. Thus in psychology introspective, behavioristic or physiological, the fundamental relations are those of two-valued logic.'

El trabajo de McCulloch y Pitts impulsó el estudio de las RNA. La investigación en esta área llevó a que posteriormente se tomaran consideraciones distintas para las redes neuronales si estas iban a basarse en el modelo biológico. En el modelo de McCulloch-Pitts la destrucción de una o varias unidades afectaba la funcionalidad de la red en gran medida; hecho que estaba en contraste con los hallazgos experimentales de que la memoria no se hallaba en una locación concreta del cerebro, sino que estaba distribuida. En base a este fenómeno y otros hallazgos en otras áreas de la ciencia (por ej. el invento/descubrimiento de los hologramas por el físico Dennis Gabor en 1948 [2]) es que tienen origen las redes neuronales de memorias distribuidas.

En 1982 John Hopfield propuso una analogía entre los atractores de un sistema dinámico de unidades interconectadas y los patrones a recordar por una red [3]. Las redes de Hopfield consisten en grafos simétricos de conexiones todos con todos, dado que en tales redes existe una función energía (o función de Lyapunov) que asegura la convergencia en la evolución de la red a puntos fijos. Los diferentes puntos fijos, mínimos locales de la función energía, pueden ser asociados a los diferentes patrones a recordar. Si un patrón es presentado a la red, el resultado luego de que la red evolucione, sería el atractor de la base de atracción a la cual pertenecía el patrón presentado.

La estructura topológica concreta que subyacen a las redes neuronales artificiales es relevante desde aspectos tanto prácticos como teóricos. El estudio de estas estructuras es facultad de la teoría de grafos. Ésta puede remontarse a la época de Euler y su trabajo acerca del problema de los puentes de Königsberg en 1736 [4]. Entre 1959-1961 Paul Erdős y Alfréd Rényi publicaron una serie de trabajos donde introdujeron y estudiaron lo que se conoce como red aleatoria (RG por su expresión en inglés) [5][6][7]. Este tipo de red se hizo muy popular y fue largamente estudiado como modelo de redes [8] dado que muchas de sus propiedades medias son analíticamente calculables. Con el paso del tiempo, las RG entraron en desuso debido a la necesidad de representar más fielmente las estructuras de las redes que se encontraban en el “mundo real” (internet, redes biológicas, redes eléctricas, etc.). Esto llevó a que se introdujeran dos modelos que hoy día pueden considerarse canónicos a la hora de estudiar propiedades de las redes del “mundo real”. El primero de ellos es el de redes Small-World o de mundo pequeño, introducido por Duncan Watts y Steven Strogatz en 1998 [9]. Este modelo surge con el objetivo de compatibilizar un problema existente entre las redes aleatorias de Erdős-Rényi y las redes del mundo real. Las redes aleatorias de Erdős-Rényi poseen una distancia geodésica media baja al igual que muchas redes del mundo real pero, a diferencia de éstas últimas, tienen un bajo coeficiente de clustering. El segundo de estos modelos fue introducido por Albert-László Barabási y Réka Albert en 1999 [10], proponiendo un enfoque distinto respecto a la concepción de las redes. El planteo consistió en concebir éstas como un proceso de crecimiento, en el cuál los nodos nuevos tienen una preferencia para asociarse a nodos con un grado alto de vecinos. La propiedad de las redes del mundo real que logra reproducir este modelo, a diferencia de las redes Small-World o las redes aleatorias, consiste

en que la distribución de grado tiene un comportamiento libre de escalas en el número de nodos con un cierto grado de vecinos.

El enfoque propuesto por Hopfield sugiere que la combinación de las disciplinas dedicadas a estudiar los sistemas dinámicos y la teoría de grafos puede proveer de herramientas y resultados muy valiosos para la teoría de las RNA y la neurociencia. La influencia de la topología de las redes que subyacen a distintos sistemas ha sido largamente estudiada [11][12][13][14]. Dependiendo del sistema bajo escrutinio, el objetivo de tal estudio varía desde mejorar el desempeño de estos sistemas [11][12], a comprender algunas enfermedades [13][14]. Estudiar la dinámica en redes complejas tiene entonces, variadas aplicaciones.

Las unidades del sistema nervioso o de las RNA se denominan neuronas. Una característica esencial de éstas consiste en su actividad eléctrica, más particularmente su propiedad de “todo o nada”. La membrana neuronal en circunstancias de “reposo” tiene una diferencia de potencial de alrededor de $-70mV$. Al interactuar con otras neuronas, ésta puede verse excitada llevando su diferencia de potencial a valores positivos para luego retornar a su estado de reposo (fenómeno que se denomina potencial de acción). Las neuronas que presentan un carácter de excitabilidad son aquellas cuya membrana experimenta un potencial de acción cuando los estímulos externos superan cierto umbral. Uno de los modelos más simples de neurona que tiene la propiedad de excitabilidad es el de FitzHugh-Nagumo (FHN) [15][16].

Una red neuronal con neuronas excitables FHN carecerá de puntos fijos atractores que no sean el punto de equilibrio, ya que las neuronas tenderán naturalmente al punto de equilibrio luego de ser excitadas. En ausencia de forzamiento, el único punto fijo estable del sistema será aquél en que todas las neuronas se encuentren en su estado de reposo. Por otro lado, en presencia de forzamientos se sabe que hay neuronas que actúan transformando una frecuencia de potenciales de acción (forzamientos periódicos) en otra distinta [17][18]. Estudios basados en el modelo de FHN muestran que, ante estímulos periódicos, una neurona FHN tiene un espectro de respuesta bastante amplio [19] que depende de la amplitud y frecuencia del estímulo. Si bien el modelo FHN está entre los más simples que presentan la propiedad de excitabilidad, su dinámica al interactuar está lejos de ser simple. Debido a la complejidad analítica de modelos de neuronas como el de FHN y la complejidad extra que puede agregar una topología más realista de red neural, no hay resultados teóricos que aseguren la convergencia de la dinámica a un determinado atractor en este tipo de redes. Además, la intensidad del acople entre las neuronas afecta la velocidad de propagación de la actividad eléctrica de las mismas que, sumado a los tiempos característicos de las neuronas (cómo ser el período refractario) y a las distintas topologías de la red, determinan de una manera complicada los caminos a seguir por los pulsos eléctricos.

Este trabajo de tesis consistió en un primer acercamiento al estudio de la dinámica en una red compleja identificando regiones de parámetros y características topológicas que

puedan afectar la dinámica de la red. Concretamente, las neuronas se considerarán en régimen excitable (característica central en muchas neuronas y bien representadas por el modelo FHN) ubicadas en una red cuya topología está dada por el modelo de Watts-Strogatz (SW) [9].

En general, fue necesario implementar varios algoritmos para la generación y la caracterización de redes. Estos se desarrollaron mayoritariamente utilizando el lenguaje C++ y MATLAB.

En las redes SW se estudió la dependencia de la dinámica con la intensidad de acople entre las neuronas, así como con el parámetro de red p . Se encontró que existen tanto cotas inferiores como superiores de la intensidad del acople entre las neuronas para tener una actividad eléctrica no trivial. Dichas cotas están íntimamente relacionadas con las propiedades topológicas de la red aunque establecer una relación precisa entre éstos excede los alcances de este trabajo.

Por otra parte, se encontró que, en ausencia de forzamientos externos, una red de neuronas excitables con el modelo FHN presenta un comportamiento periódico bajo todas las circunstancias analizadas. Se muestra que este período de oscilación puede ser predicho en gran medida mediante el conocimiento de las propiedades del grafo que subyace al sistema y de las características de la interacción entre dos neuronas. Por último se encontró que una red con estructura según el modelo SW presenta bifurcaciones con la intensidad del acople entre las neuronas para $p > 0$. Dichas bifurcaciones tienen su origen en la interacción de unas pocas neuronas.

Por otra parte, se consideraron neuronas FHN en régimen oscilatorio. Se estudio tanto la interacción entre dos de ellas en función de las frecuencias de las neuronas, como también un gran número de éstas en un anillo en función de la distribución de frecuencias en las neuronas. En el caso de las neuronas oscilatorias en el anillo, se encontró que la red tenía una sincronización en frecuencias completa, a partir de cierta intensidad del acople crítica entre sus unidades que dependía del ancho de la distribución de frecuencias pero era independiente del tamaño del anillo. En valores del acople levemente inferiores al valor crítico, el anillo se particiona en clústeres de diferentes frecuencias. Junto a esto, se encontró que la fase de las neuronas para intensidades de acople suficientemente altas, sigue un comportamiento mesoscópico de la distribución de frecuencias. Tal situación permite controlar la forma de las ondas que se observan en las "raster plots", en presencia incluso de ruido o incertidumbre en las frecuencias asignadas a las neuronas.

Por último se realizó un breve estudio, en estrecha relación con el primero, que consistió en implementar, en una red regular aleatoria, sistemas de neuronas modeladas con el modelo Bär-Eiswirth [20] donde se estudió la dependencia del período de oscilación de la red con la remoción de nodos y el grado por nodo k . Se encontró que luego de que el sistema se asentase en un régimen periódico, el período de la red aumentaba de forma gradual al remover nodos aleatoriamente de la red. Tal aumento del período se veía interrumpido por un corte

abrupto de la oscilación al remover un cierto porcentaje de nodos. Se encontró que el sistema requiere la existencia de ciclos en su estructura para poder oscilar dado que dicho porcentaje de nodos corresponde al valor en que la red se convierte en un árbol. Al igual que para el modelo de Watts-Strogatz con neuronas FHN, se encontró una correlación entre el período de oscilación de la red y las propiedades topológicas.

Esta tesis está organizada de la siguiente forma. En el capítulo 2 se introducen la terminología y las nociones básicas de la teoría de grafos utilizadas en el tratamiento de la estructura de las redes neuronales que subyacen a los sistemas estudiados. Se presentan las propiedades de las redes más usuales en la caracterización de éstas y posteriormente se describen varios modelos de redes junto al comportamiento de las propiedades mencionadas. El capítulo 3 consiste en una breve presentación de la teoría de sistemas dinámicos y la clasificación de puntos fijos. Estos conceptos son utilizados en la caracterización de las unidades de las redes neuronales, las neuronas. En el capítulo 4 se describen las neuronas y se discute una propiedad central de éstas, su actividad eléctrica. Para esto, algunos modelos de neuronas son introducidos y comentados. Debido al interés en las neuronas como parte de una estructura más compleja, las interacciones (o sinapsis) típicas entre ellas son discutidas. Al final del capítulo 4 se aplica la teoría de sistemas dinámicos discutida en el capítulo 3 para la caracterización del modelo central de neurona de este trabajo, el modelo de FitzHugh-Nagumo. El capítulo 5 detalla la metodología utilizados en este trabajo de tesis. En primer lugar se describen los algoritmos utilizados para la generación de los distintos modelos de redes. Posteriormente se presentan brevemente las interacciones consideradas entre las neuronas del sistema bajo estudio. Por último, se detallan los algoritmos utilizados tanto para el estudio de las estructuras de las redes como para el procesamiento de las dinámicas en éstas o de las neuronas aisladas. Los resultados concernientes a la dinámica de estos sistemas son presentados en el capítulo 6. En primer lugar se analiza la dinámica de neuronas aisladas y luego se considera la interacción entre dos. Se estudia la dinámica de las neuronas distribuidas en un anillo, en régimen oscilatorio y en régimen excitable. El capítulo 6 culmina con la consideración de neuronas en régimen excitable inmersas en redes complejas. Finalmente, en el capítulo 7 se presentan las conclusiones de este trabajo junto a un resumen de los resultados más importantes. Los posibles caminos a seguir en base al trabajo realizado son planteados al final del capítulo 7.

CAPITULO 2 – REDES

Las redes (o grafos) se utilizan para representar sistemas que de una forma u otra pueden ser descompuestos en unidades e interacciones entre ellas. Esta abstracción resulta muy útil para algunos análisis del sistema bajo estudio. En la sección 2.1 se presentan conceptos básicos del lenguaje por excelencia utilizado en el estudio de las redes, la teoría de grafos. En la sección 2.2 se describen los parámetros o características más usuales en la clasificación de los sistemas que son modelados con redes. Finalmente, en la sección 2.3 se presentan algunos modelos de redes muy utilizados en el estudio de las redes reales y se muestran los comportamientos de sus propiedades.

2.1. Nociones de Redes

Una red¹ es un conjunto de vértices unidos por aristas². Formalmente, se define una red $G = (V_G, E_G)$ consistente en dos conjuntos finitos V_G y E_G . A los elementos de V_G se les denomina vértices y los elementos de E_G se conocen como las aristas de la red G . El conjunto E_G consiste en subconjuntos (en principio NO ordenados) de uno o dos elementos de V_G .

Por ejemplo $V_G = \{1,2,3,4,5,6\}$ y $E_G = \{\{1,2\}, \{1,3\}, \{2,4\}, \{4\}, \{4,5\}, \{4,5\}, \{4,6\}, \{5,6\}\}$ es una red que se puede visualizar en la figura 2.1.

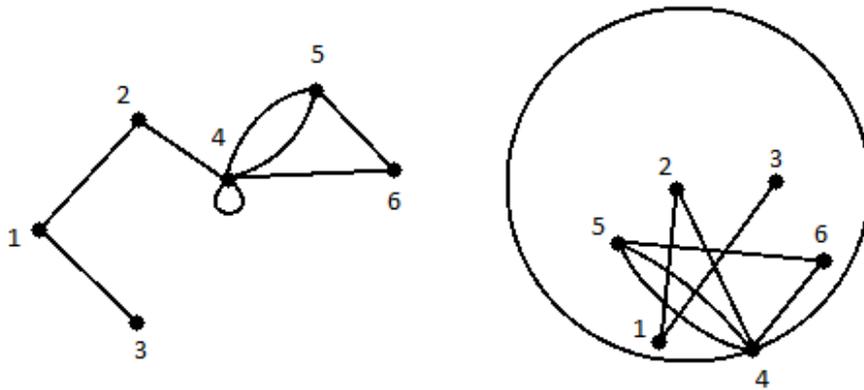


Figura 2.1 - Ejemplo de dos representaciones de una red $G = (V, E)$ con:

$$V = \{1, 2, 3, 4, 5, 6\} \text{ y } E = \{\{1, 2\}, \{1, 3\}, \{2, 4\}, \{4\}, \{4, 5\}, \{4, 5\}, \{4, 6\}, \{5, 6\}\}$$

Como se aprecia en la figura 2.1 la visualización de la red (o la representación gráfica del grafo), desde un punto de vista matemático no tiene relación con las distancias en una red

¹ También conocido en lenguaje matemático como grafo.

² Dependiendo de la terminología del campo en el que se está utilizando, otros sinónimos de vértices y aristas son: nodos y vínculos, actores y lazos, sitios y enlaces, etc.

real. Matemáticamente el grafo es un concepto abstracto y la representación no es más que una ayuda para la comprensión de éste. A pesar de esto, si se utiliza un grafo para representar un sistema real, el estudio de la arquitectura de la conectividad (la estructura de la red) otorga información relevante respecto del sistema. Por ejemplo, considérese una sociedad donde los vértices son las personas y una arista existe entre dos personas si éstas son amigas. Esta red así conformada (que aumenta y disminuye su número de vértices y aristas al pasar el tiempo), en un instante de tiempo determinado dará información acerca de qué personas son más populares, o qué tan rápido puede difundirse un chisme, etc. Sin embargo, no otorgará información de las edades de las personas, su color de pelo, etc.

La teoría de grafos es el lenguaje ideal para el estudio de sistemas cuya estructura puede ser representada mediante redes. Tal es el caso de las redes neuronales, tanto reales como artificiales. A continuación se presentan algunas nociones básicas de la teoría de grafos, con el fin de manejar la terminología utilizada en esta rama de la matemática y dar una breve descripción de las posibilidades que otorga para el análisis y la clasificación de las estructuras de estos sistemas.

Multi-aristas y auto-aristas: En el ejemplo de la figura 2.1 se puede ver que hay una arista que une un vértice consigo mismo. A esta clase de aristas se les denomina auto-aristas o auto-bucle. También se observa que hay dos aristas conectando los vértices 4 y 5, a esta clase de aristas les llamamos, en conjunto, multi-arista³. Una red que no posea multi-aristas ni auto-aristas se denomina una red simple o grafo simple. Una red que posea alguna multi-arista se le denomina multi-grafo.

Adyacencia: Dos vértices v_1 y v_2 son adyacentes si existe una arista e tal que $v_1 \in e$ y $v_2 \in e$; un vértice v es auto-adyacente si existe $e \in E : e = \{v\}$. Dos aristas e_1 y e_2 son adyacentes si existe un vértice $v : v \in e_1, v \in e_2$. Asimismo se dice que una arista e es adyacente a un vértice v , si $v \in e$.

Vecindad: El vecindario de un vértice v es el conjunto de vértices que son adyacentes a v , es decir $N[v] = \{u \in V : \exists e \in E \text{ con } e = \{u, v\}, \text{ o si } u = v, e = \{v\}\}$. Un vértice u es vecino de v si $u \in N[v]$.

Grado: El grado de un vértice v , $deg(v)$, se define como el número de no auto-aristas adyacentes a v , más dos veces el número de auto-aristas adyacentes a v . Con esta definición de grado, para el ejemplo de red de la figura 2.1, tenemos que el nodo 3 tiene grado $deg(3) = 1$, los nodos 1, 2 y 6 tienen grado $deg(1) = deg(2) = deg(6) = 2$, el nodo 5 tiene grado $deg(5) = 3$ y el nodo 4 tiene $deg(4) = 6$.

³ En realidad, con la definición dada, una red con multi-aristas no es una red, dado que el conjunto de aristas no cumple la definición de conjunto por tener elementos no distintos. De todas formas, es posible generalizar el concepto de red para incluir estas multi-aristas.

Existe un famoso problema, denominado el problema de los puentes de Königsberg, en el cuál se plantea una simple pregunta: ¿existe alguna ruta que cruce todos los puentes exactamente una vez? (Es decir, si existe un *camino Euleriano* a través de la red). Actualmente la ciudad se llama Kaliningrado, en la figura 2.2a se ilustra dicha ciudad y en la figura 2.2b la red generada a partir de tomar cada trozo de masa como un vértice y cada puente como una arista.

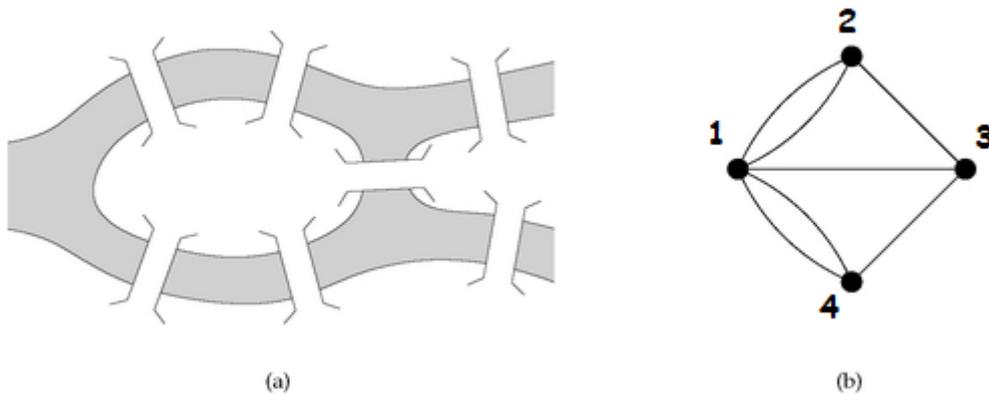


Figura 2.2 - (a) Esquema de la ciudad de Königsberg con sus 7 puentes. (b) Red formada tomando las distintas parcelas de tierra como vértices y los puentes como aristas.

Extraída de [21].

Aunque hoy en día este problema parece muy sencillo, en su momento no lo fue. Euler fue quien demostró que no existía tal camino. Dado que cada vértice, o trozo de tierra, debe ser atravesado a excepción del vértice de partida y llegada, únicamente puede haber 2 vértices con grado impar, es decir $deg(i) \neq 2$, con $i \in \{1,2,3,4\}$. Por otro lado, si el vértice de partida y llegada es el mismo, entonces todos los vértices deberán tener grado par, es decir $deg(i) = 2$ con $i \in \{1,2,3,4\}$. Claramente éste no es el caso en el problema de los puentes de Königsberg y es por ello que no existe tal camino. Resulta que para una red *conectada*, es decir que existe un *camino* a través de aristas que une dos nodos cualesquiera de la red, un camino Euleriano existe si y sólo si la red posee dos o ningún vértice con $deg(u) \neq 2$.

Redes dirigidas: A veces resulta interesante que las redes presenten una asimetría en cuanto a dos vértices adyacentes; tal es el caso en las redes de citas, donde una publicación (nodo) apunta a otra publicación si la primera cita a la segunda. En dichas situaciones es útil el concepto de red dirigida. Una red dirigida, denominada también *dígrafo*, es una red en la cual existen aristas, denominadas aristas dirigidas, que tienen dirección. Es decir, apuntan de un nodo hacia el otro. En cuanto a su representación, se suele convertir las líneas que unen los vértices en flechas. Se puede definir un dígrafo $G = (V, E)$, con las mismas propiedades que en la definición de grafo y la propiedad extra de que E es un conjunto de subconjuntos de $V \times V$

donde si $u \neq v$ entonces $(u, v) \neq (v, u)$.⁴ Junto a la introducción del concepto de red dirigida es relevante destacar que el grado de un vértice se divide en dos, lo que se llama grado de entrada y grado de salida (la cantidad de vértices que apuntan al vértice en concreto y la cantidad de vértices apuntados por éste).

Matriz de adyacencia: Hay varias formas de representar matemáticamente una red. Consideremos una red de n vértices y m aristas, denotando como aristas entre los vértices i y j como $\{i, j\}$, una red puede ser especificada dando el número n de vértices y la especificación de las m aristas, como se puede ver en el pie de figura de la figura 2.1. Esta forma de especificar la red se denomina *lista de aristas*, pero no es del todo útil para desarrollos matemáticos. En general, una mejor representación, dependiendo del objetivo, es mediante el uso de lo que se denomina matriz de adyacencia. La matriz de adyacencia A de una red se define como:

$$A_{ij} = \begin{cases} 2 & \text{si } \exists \text{ la arista entre } i \text{ y } j \text{ e } i = j \\ 1 & \text{si } \exists \text{ la arista entre } i \text{ y } j \text{ e } i \neq j \\ 0 & \text{si } \nexists \text{ la arista entre } i \text{ y } j \end{cases}$$

Si existe una multi-arista entre los vértices i y j , se coloca el elemento A_{ij} como la multiplicidad de la multi-arista. En el caso de una *auto-multi-arista* en el vértice i , se debe colocar el doble de la multiplicidad de la auto-multi-arista (esto se debe a la practicidad que presenta al utilizar la matriz de adyacencia en cálculos y deducciones). Como ejemplo se presentan las matrices de adyacencia de las redes de las figuras 2.1 y 2.2:

$$A_{\text{figura3.1}} = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 2 & 2 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 2 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \end{pmatrix} ; \quad A_{\text{figura3.2}} = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 1 & 2 \\ 2 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 1 \\ 2 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

En el caso de redes dirigidas la matriz de adyacencia A se puede definir análogamente al caso no dirigido estableciendo una diferencia entre A_{ij} y A_{ji} :

$$A_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } \exists \text{ una arista que va de } j \text{ a } i \\ 0 & \text{si } \nexists \text{ una arista que va de } j \text{ a } i \end{cases}$$

Nuevamente, si existe una multi-arista en la red dirigida que va del vértice j al vértice i (es decir, dos o más aristas desde j hacia i), se debe colocar en A_{ij} el valor de la multiplicidad de la multi-arista. Notar que una arista desde j hacia i y otra desde i hacia j no es una multi-arista.

Redes ponderadas: Muchos sistemas pueden ser modelados con redes que tienen aristas tipo binario, es decir, hay arista entre los vértices o no la hay. Sin embargo, a veces resulta

⁴ Notar la diferencia en notación como *conjunto* de una arista no dirigida $\{u, v\}$, a la notación de par ordenado (u, v) .

conveniente asignarle un cierto peso a cada uno de los bordes. Por ejemplo, si se forma una red a partir de una tubería, donde los vértices son uniones de tubos y los tubos son las aristas, se podría querer identificar las aristas con el caudal de éstos. En estos casos, para representar este tipo de red se suele colocar en la matriz de adyacencia el elemento A_{ij} como el peso (o fuerza) de la arista que une el vértice i con el j (o en el caso dirigido, el peso de la arista que va del vértice j al i). Una multi-arista de multiplicidad 2 suele ser representada en la matriz de adyacencia igual a una arista de fuerza 2. El peso, en las redes ponderadas, es *normalmente* un número positivo, sin embargo no hay razón teórica por la cual no pueda ser negativa. Un ejemplo de esto último podría ser en una red social, las aristas pueden denotar cuánta amistad o enemistad hay entre los actores, asignando a la relación números positivos o negativos respectivamente.

Ciclos: Un ciclo en una red (dirigida o no) es un *camino* cerrado a través de las aristas (que lo permitan) y volviendo eventualmente al mismo vértice del que se partió, con la restricción de no transitar más de una vez alguna arista o vértice. Redes (dirigidas o no) en las cuales hay ciclos se denominan redes (dirigidas) cíclicas y aquellas en las cuales no hay ningún ciclo se denominan redes (dirigidas) acíclicas. La red de citación bibliográfica, es un ejemplo de una red dirigida acíclica, ya que las aristas sólo apuntan hacia el pasado y para cerrar el ciclo algún artículo debería citar a una publicación futura y, por lo tanto, no existente.

Hipergrafos y redes bipartitas: En algunos tipos de redes los links unen más de dos vértices al mismo tiempo. Por ejemplo, en el caso de crear redes sociales representando familias en una comunidad. Las familias podrían tener más de dos integrantes y la mejor forma de representar esto sería generalizando el concepto de arista para que una más de dos vértices a la vez. Este tipo de arista se conoce como híper arista y una red con esta clase de aristas se conoce como hipergrafo. Una forma de representar este tipo de arista es con un lazo que envuelva a todos los vértices que van unidos a la arista, se muestra un ejemplo en la figura 2.3a. Hay una forma más conveniente, en principio, de representar esta misma información: mediante las redes bipartitas.

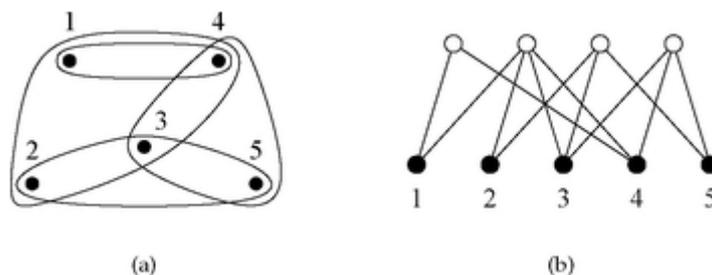


Figura 2.3 - (a) Esquema de una red que posee híper aristas mediante un hipergrafo. (b) La misma red que posee híper aristas pero utilizando una representación de red bipartita. Extraída de [21].

Para modelar este sistema con redes bipartitas se agrega un nuevo tipo de vértice ficticio, cuyo rol es el de centralizar grupos de vértices. Los vértices originales de la red se conectan únicamente a estos vértices ficticios, cada uno de los cuáles cumple el rol de una hiper arista. Entonces si una arista normal une dos vértices, se agrega un vértice ficticio al cual van unidos estos dos vértices y ningún otro. Si en lugar de una arista normal, hay una hiper arista, todos los nodos asociados a la hiper arista irán unidos, mediante aristas normales, al vértice ficticio que se agregó. La misma red que se ilustra en la figura 2.3 utilizando hipergrafos, se muestra en la figura 2.3 para la representación como red bipartita.

La matriz de adyacencia de la red bipartita se denomina matriz de incidencia y es una matriz rectangular. Si n es el número de vértices y g es el número de aristas de la red original, entonces la matriz de incidencia es una matriz de $g \times n$ donde los elementos B_{ij} cumplen que:

$$B_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si el vértice } j \text{ pertenece al grupo o arista } i \\ 0 & \text{si el vértice } j \text{ no pertenece al grupo o arista } i \end{cases}$$

En el caso de la red de la figura 2.3b, la matriz de incidencia es:

$$B = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 1 \end{pmatrix}$$

Árboles, componentes y puentes: Un árbol es una red conectada, que no contiene ciclos. Si la red está subdividida en partes desconectadas unas de las otras y cada una de esas partes es un árbol, entonces decimos que la red completa es un bosque. Una componente es un subconjunto de vértices maximal, junto al subconjunto de *todas* las aristas que incluyen al menos uno de estos vértices, tal que el par de subconjuntos es una subred conectada⁵. Un puente es una arista $e \in E_G$, tal que el grafo $G - e \equiv (V_G, E_G - \{e\})$ tiene más componentes conectadas que el grafo G .

Una caminata de largo k es una secuencia alternada de vértices y aristas $W = \{A_0, e_1, A_1, e_2, \dots, e_k, A_k\}$, en las que $e_i = \{A_{i-1}, A_{i+1}\}$ para todo $i \in [1, k]$. Un camino es una caminata en la cual $A_i \neq A_j$ si $i \neq j$. Dados dos vértices u y v , la distancia geodésica entre ellos d_{uv} es el *largo* del camino más corto que los une. Convencionalmente se considera la distancia entre dos vértices como infinita ($d_{uv} = \infty$) si no existe una caminata que una los vértices. La distancia de un vértice a sí mismo es cero por definición. De esta forma definimos el diámetro $Diam(G)$ de una red G como $Diam(G) = \max_u \{\max_v \{d_{uv} / v \in V_G\} / u \in V_G\}$. Similarmente se define el radio $Rad(G)$ de una red G como $Rad(G) = \min_u \{\max_v \{d_{uv} / v \in V_G\} / u \in V_G\}$. En el caso en que las aristas tengan pesos, la distancia mínima se define como el camino que suma menos peso en todos los vértices.

⁵ Parecería que se incluyen aristas cuyos dos vértices no precisan estar en la componente, sin embargo, si esto fuera así no se cumpliría el final de la definición. Es decir, el par de subconjuntos no sería una red.

2.2. Caracterización de Redes

Para comprender el funcionamiento de sistemas como el cerebro humano, es importante conocer las conectividades anatómica y funcional, y su dinámica. A nivel del “circuito” neuronal, distintos estudios han sido realizados reportando resultados tales como efectos de mundo pequeño y conectividad libre de escalas, entre otros. Otros estudios [13][22] han asociado enfermedades neurológicas como la epilepsia y el Alzheimer con cambios en la topología y la conectividad funcional. Estos hallazgos han impulsado la investigación de la actividad emergente en redes neuronales in vitro con topologías impuestas [23].

En el 2010 comenzó a funcionar el proyecto ‘Human Connectome Project’ (HCP) [24], cuyo objetivo es realizar un mapeo lo más preciso posible del “circuito” neuronal en un gran número de adultos normales. Los datos obtenidos por el proyecto son accesibles en forma gratuita para la comunidad científica a través de una plataforma informática específica. Por otro lado ya se han utilizado métodos como imágenes por resonancia magnética funcional (fMRI por su nombre en inglés), para determinar una red neuronal funcional mediante la correlación de actividades en diferentes sitios del cerebro [25].

Para caracterizar el “circuito” neuronal o funcional, la herramienta formal más apropiada es la teoría de grafos. Dentro de las propiedades topológicas de las redes, que caracterizan a éstas, se encuentran el efecto de mundo pequeño (small-world), transitividad o clustering, distribución de grado, robustez, correlación de grados, estructura de comunidad y navegación, entre otras. A continuación se realiza una descripción más detallada de varias de estas propiedades y cómo es posible cuantificarlas.

2.2.1 Efecto de Mundo Pequeño

El efecto de mundo pequeño consiste en que la mayoría de los vértices están conectados mediante un camino muy corto a través de la red. Este efecto también es conocido como “seis grados de separación” debido a un experimento llevado a cabo por Stanley Milgram hacia finales de los sesenta [26][27][28]. El experimento consistió en entregarles una carta a muchas personas en Nebraska, las cuales, pudiendo dársela únicamente a conocidos suyos, deberían hacerla llegar a un destinatario en Boston que desconocían pero cuyo nombre y dirección estaban en la carta (ver figura 2.4). Las cartas entregadas en promedio realizaron únicamente seis traspasos hasta llegar a destino.

La película “Pay it forward” (o su traducción “Cadena de favores”) del director Mimi Leder y basada en el libro del mismo nombre escrito por Catherine Van Hyde, es un drama en el cuál un docente de estudios sociales asigna a sus estudiantes, de doce años, pensar alguna acción que mejore el mundo y ponerla en marcha. La propuesta de uno de los protagonistas es realizar únicamente tres buenas acciones a tres personas y junto a ello, el benefactor les solicita a los beneficiarios que repitan este proceso. El resultado es un efecto de bola de nieve que se propaga muy rápidamente hacia otras regiones del país (Estados Unidos) que se ve

conmocionado cuando el niño es asesinado tras intervenir en un pleito ajeno. El impacto producido por esta cadena, si bien ficticio, puede ser claramente explicado por el efecto de mundo pequeño y el experimento de Milgram.

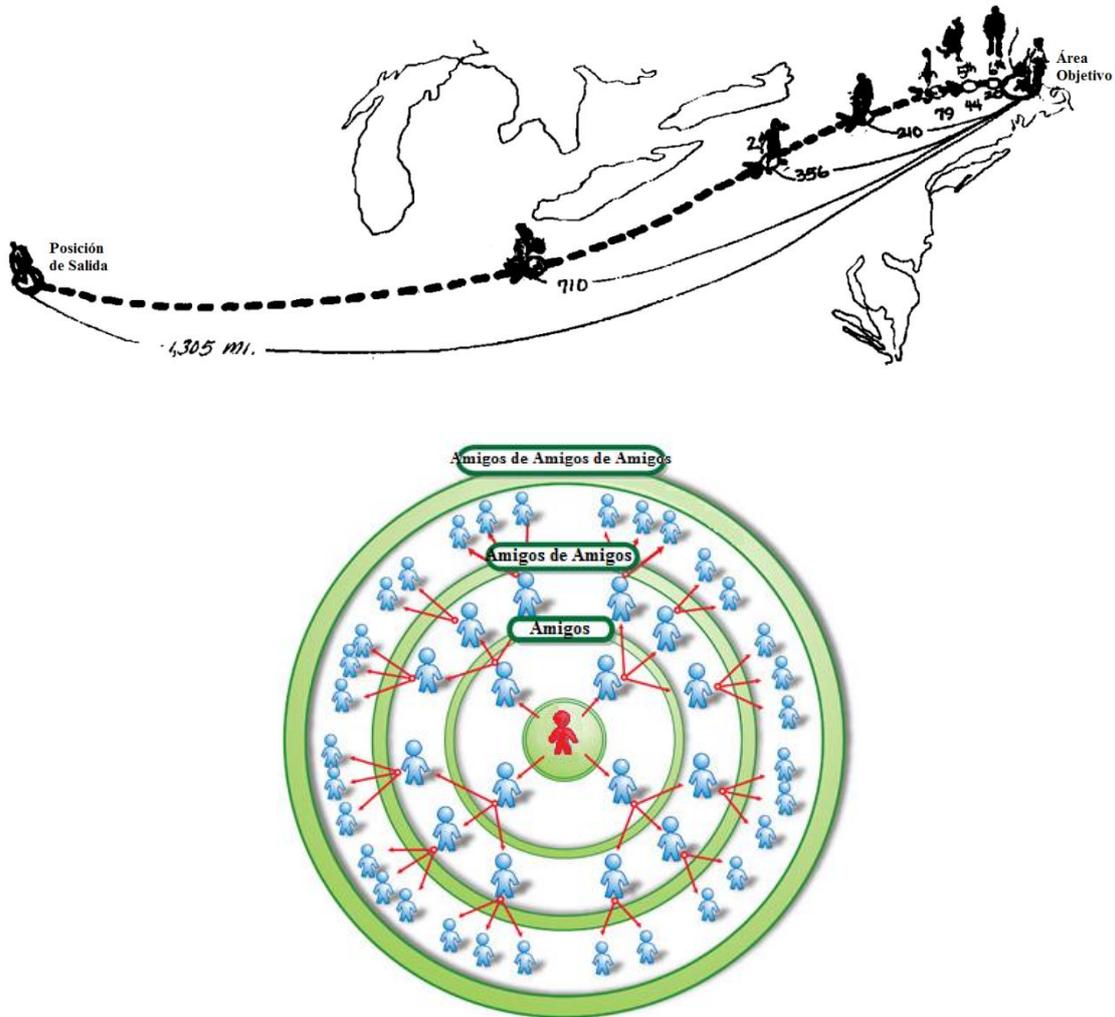


Figura 2.4 – Esquema de un camino que sigue la carta del experimento de Milgram (superior). Extraída de [26]. Efecto de la cadena de favores y el crecimiento exponencial de una red (inferior). Modificada de [29].

Una forma de cuantificar esta propiedad es mediante la distancia geodésica media l entre vértices. Esta se define a partir de la distancia geodésica d_{ij} entre los vértices i y j como:

$$l = \frac{2}{N(N-1)} \sum_{i \geq j} d_{ij}$$

En esta expresión se toma por defecto $d_{ii} = 0$, donde N el número de vértices. El problema es que cuando hay más de una componente en la red, la distancia entre puntos de distintas componentes es infinita. Por lo que a veces es útil definir la distancia geodésica media armónica l^* :

$$l^* = \left(\frac{2}{N(N-1)} \sum_{i>j} d_{ij}^{-1} \right)^{-1}$$

Este efecto implica que el flujo de información en una red será muy rápido. Es posible hacer un estimativo, si el número de vértices a menos de una distancia r de un cierto vértice, crece exponencialmente con r (lo cual es cierto para muchas redes) entonces el número de nodos de la red $N \approx k^l$, y por lo tanto el valor de l crece con $\log(N)$. Que el crecimiento de las redes sea exponencial respecto a la distancia a un determinado nodo se puede entender así: cada nodo tiene una cantidad de vecinos cercana a k , por lo tanto el número de vecinos a un paso de un nodo arbitrario es k , a dos pasos de este nodo es k^2 , siguiendo con este razonamiento se llega a que el número total de nodos en la red se obtiene a los l pasos tal que $N = k^l$.⁶ Se dicen que presentan el efecto de mundo pequeño si l escala logarítmicamente, o más lento, con el tamaño de la red (medida que se realiza con el grado medio (por vértice) fijo).

2.2.2 Transitividad o Clustering

El clustering es una característica que en muchas redes subyacentes de sistemas reales es bastante distinta que en los modelos de redes aleatorias. Es común en los sistemas que son modelados por redes, encontrarse que si el vértice i está conectado al vértice j y el vértice j está conectado al vértice k , entonces es bastante probable que el vértice i esté también conectado al vértice k . Esta propiedad implica una medida de la presencia de triángulos en la red. Una forma de cuantificar esta propiedad es definir un parámetro C denominado coeficiente de clustering:

$$C = 3 \frac{\#\Delta}{\#triples\ conectados}$$

Donde triple conectado es un vértice unido a otros dos y $\#\Delta$ hace referencia al número de triángulos distintos (es decir, tres vértices conectados totalmente entre sí) presentes en la red. El parámetro C mide, entonces, la fracción de triples conectados que tienen su tercer lado con una arista. Una definición alternativa del coeficiente de clustering C^* es:

$$C^* = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N C_i$$

Donde C_i es un valor local del coeficiente definido como:

$$C_i = \frac{\#\Delta\ con\ i\ como\ vértice}{\#triples\ conectados\ centrados\ en\ i}$$

⁶ Es claro que este razonamiento no es infalible.

Estas dos definiciones del coeficiente de clustering (C y C^*) son distintas. Se puede ver que la última de estas definiciones pesa más a los nodos de menor grado. Se ha encontrado que la dependencia de éste parámetro con el grado para algunos modelos libres de escala, decae como k_i^{-1} (es decir $C_i \propto k_i^{-1}$), siendo k_i el grado del nodo i , al igual que para muchas de las redes reales. Independientemente de la definición utilizada, el coeficiente de clustering tiende a ser bastante mayor para redes reales que para redes aleatorias. Un trabajo que conjuga el efecto de mundo pequeño y la propiedad de clustering, proponiendo a su vez un modelo de topología de red, es el de D. J. Watts y S. H. Strogatz [9]. El mismo será detallado en la siguiente sección. No determinante para esta propiedad, pero relacionado, es el resultado de teoría de grafos que establece que toda red de N vértices con un número de aristas $|E|$ que satisface la relación $|E| > \left\lfloor \frac{N}{2} \right\rfloor \left(N - \left\lfloor \frac{N}{2} \right\rfloor \right)$ tiene al menos un triángulo, donde $\lfloor x \rfloor \equiv \max\{n \in \mathbb{N} : n \leq x\}$. A modo de ejemplo, el cerebro tiene del orden de 10^{11} neuronas y 10^{15} conexiones sinápticas ($\sim 10^4$ conexiones por neurona), por lo que el número de conexión que precisaría para asegurar la existencia de un triángulo es del orden de 10^{21} (¡aproximadamente 10^{10} conexiones por neurona!).

Es posible definir coeficientes de clustering de mayor orden, o menor en el caso de existencia de más de una arista entre dos vértices. En el caso de redes dirigidas este último se denomina reciprocidad.

Agata Fronczak et. al. en [30] proponen un coeficiente de clustering de mayor orden generalizando la expresión de C^* . Para el coeficiente de clustering (local) del nodo i definen:

$$C_i(x) = \frac{2E_i(x)}{k_i(k_i - 1)}$$

El número $\frac{1}{2}k_i(k_i - 1)$ es el número de tripletes conectados centrados en i , entonces $E_i(x)$ juega el rol del número de triángulos con i como uno de sus vértices. En realidad, $E_i(x)$ es el número de caminos cerrados (ciclos) de largo $x + 2$ a los cuales perteneces el vértice i y un par de vecinos del vértice i , tal que no existe un camino cerrado más corto que incluya a estos 3 vértices; entonces para $x = 1$ se recupera el coeficiente de clustering local definido previamente, ya que un camino cerrado de largo tres es un triángulo.

2.2.3 Distribución y Correlación de Grado

Una propiedad común de muchas redes grandes es que el grado de los vértices sigue una distribución libre de escalas. Esto significa que si $p(k)$ es la probabilidad de que un vértice tomado al azar tenga grado k , entonces $p(k) \propto k^{-\gamma}$ (se encuentra que por lo general γ tiene un valor entre 2 y 4). Basados en que las redes se expanden continuamente agregando vértices y aristas a su estructura, y que estos vértices nuevos se conectan preferentemente a vértices que ya tienen muchas conexiones, Albert-László Barabási y Réka Albert [10] propusieron un modelo de red que se acoplara a estas características apoyados en esos dos principios,

concluyendo que estas dos características son los causantes de tal comportamiento. Hasta entonces, las redes utilizadas para modelos y estudios estaban centradas en los grafos aleatorios (modelo de Erdős y Rényi [31]) o en el modelo de Watts y Strogatz [9]. En el modelo de Erdős y Rényi la distribución es binomial o en el límite de redes grandes es una distribución de Poisson. El modelo de red de Barabási-Albert presenta una distribución de grado libre de esclavas con un valor de $\gamma \approx 3$. En la figura 2.5 se muestran varias representaciones de sistemas modelados con redes. A pesar de que es poco clara la estructura fina de la red, al observar la figura 2.5 hay un factor que se destaca, hay unos pocos nodos que centralizan a muchos otros (denominados *hubs*) y que son menos frecuentes cuanto más conectados están. Es decir, hay unos pocos nodos muy conectados y una gran cantidad de otros que están poco conectados.

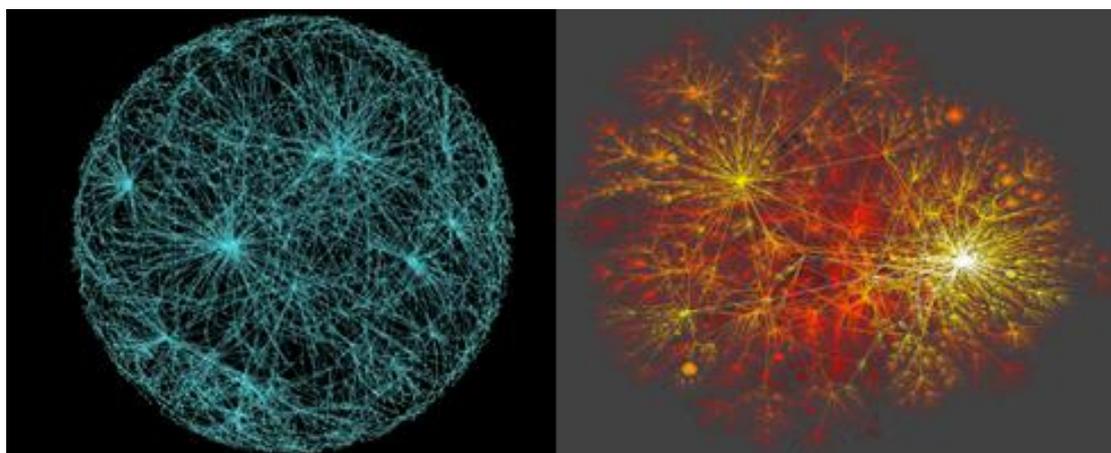


Figura 2.5 – A la izquierda se muestra una red de metabolitos (vértices) en la mitocondria que están unidos si participan en la misma reacción química (aristas). Extraída de [32]. A la derecha se muestra una parte de la red de internet, formada por los proveedores de servicio de internet (vértices) y la conexión entre ellos (aristas). Extraída de [33].

Relacionado con la distribución de grado está el concepto de correlación de grados. Éste consiste en establecer si los vértices con un alto grado de conectividad tienden preferentemente a ser adyacentes a vértices también con un alto grado de conectividad, a ser adyacentes a vértices con un bajo grado de conectividad o si la conectividad no es un factor relevante para la adyacencia. Hay varias formas de representar esta característica, una de ellas es graficando el grado medio de los vecinos de un vértice en función del grado de este. Otra forma fue utilizada por Newman [34][35] calculando el coeficiente de correlación de Pearson a los grados de los vértices a los lados de una arista.

2.2.4 Robustez

La mayoría de las redes deben su funcionamiento a la conexión entre sus vértices. Si los vértices se eliminan de la red, entonces los caminos que llevan de un vértice a otro tienden

a volverse más largos y eventualmente a no existir. Los vértices pueden ser removidos de muchas maneras, por ejemplo de forma aleatoria o seleccionando vértices con ciertas características. Una aplicación interesante de la robustez es en el área de epidemiología, ya que vacunar a un individuo no solo previene al individuo sino a los posibles infectados a partir de éste. Un estudio sobre esto fue realizado en el caso de dos redes concretas en [36]; allí se muestra cómo, para dos tipos de redes con topologías distintas, el mismo tipo de ataque sobre los vértices causa efectos muy distintos. Consecuencias en la dinámica de un sistema de neuronas, modeladas con el modelo Bär-Eiswirth, en una red con una topología inicial impuesta se pueden observar en [37]. Conocer la robustez de un sistema da indicaciones de cómo es la topología y viceversa.

La forma de cuantificar esta característica es mediante los cálculos o mediciones del resto de las propiedades topológicas al ir removiendo vértices o aristas de la red. La remoción de vértices de una red también tiene implicancias dinámicas [38], por lo que es posible analizar la robustez desde un punto de vista estructural o funcional (aunque ciertamente habrá una correlación entre ambos). En el trabajo realizado en [38], consistente en estudiar la periodicidad de oscilación de una red regular aleatoria de orden 3 compuesta por unidades excitables, la muerte dinámica del sistema se debe a que la red se convierte en acíclica.

Muchos sistemas complejos presentan un alto grado de tolerancia al error de sus unidades, por ejemplo en el cerebro humano muchas neuronas se mueren a diario sin producir un efecto apreciable en el funcionamiento de las capacidades cognitivas. La robustez que presentan éste y otros sistemas complejos se asocia a la redundancia de la estructura topológica de la red que subyace al sistema (es decir, existen muchos caminos independientes que unen la mayoría de los pares de nodos).

2.3. Modelos de Redes

Al estudiar un sistema de gran escala, la forma exacta de su red subyacente es, por lo general, desconocida. Por este motivo para estudiar y modelar tal sistema, es necesario establecer un modelo de red (es decir, un grafo con propiedades y topologías bien definidas) de forma tal que las características que presente sean congruentes con las de la red subyacente del sistema bajo estudio. Durante mucho tiempo el modelo por excelencia para estudiar las redes del mundo real, era el grafo aleatorio de Paul Erdős y Alfréd Rényi, este modelo consiste básicamente en la hipótesis de que todos los elementos (nodos y aristas) son igual de importantes. Esta hipótesis es una consecuencia de la ausencia de información respecto al sistema bajo estudio. Con el paso del tiempo, el interés por sistemas con topologías complejas, y por las claras discrepancias entre las redes reales y este modelo, se comenzó a cuestionar si las redes reales eran fundamentalmente aleatorias. Con el aumento del poder computacional el manejo de datos aumentó mucho y fue posible el análisis de la estructura de redes muy extensas. Esto a su vez llevó a la proposición y análisis de nuevos modelos de

redes que presentasen características similares a las encontradas. En esta sección se describen varios modelos de redes nombrando algunas de sus características.

En esta sección se presentan varios resultados concernientes a redes regulares aleatorias, redes de mundo pequeño y redes libres de escala. Los algoritmos utilizados para generar estas redes son descritos en la sección 5.1 de esta tesis. Algoritmos de algunas propiedades calculadas sobre éstas son descritos en la sección 5.3. El motivo de presentar estos resultados aquí es debido a la completitud y claridad, en la descripción de los modelos, que ello provee.

2.3.1 Redes Aleatorias:

El modelo más estudiado, aunque no el más adecuado para modelar redes reales, es el de Paul Erdős y Alfréd Rényi. Éste consiste en N vértices y m aristas elegidas aleatoriamente de entre las $\frac{N(N-1)}{2}$. Otra versión de este modelo es tomar N vértices, siendo que cada par de éstos tiene una probabilidad p de estar conectados con una arista, De esta forma el valor esperado del número de aristas será $E(m) = \frac{pN(N-1)}{2}$ y el valor esperado del grado será $\langle k \rangle = p(N-1) \approx pN$.

A medida que se aumenta el valor de p comienzan a aparecer subredes no triviales, una de las propiedades más importantes de este modelo es la aparición de una *componente gigante* (en inglés *giant component*) a partir de un valor crítico de p (una componente gigante significa que casi todos los vértices de la red están conectados entre sí). En este modelo en particular, la probabilidad P de tomar un vértice al azar y que éste pertenezca a la componente gigante, tiende a 1 en el límite de N tendiendo a infinito (siempre que se esté por encima del valor crítico de p).

En este modelo, la probabilidad de que un nodo i tenga grado k_i sigue una distribución binomial de la forma:

$$P(k_i = k) = C_{N-1}^k p^k (1-p)^{N-1-k}$$

Es decir, la probabilidad de que un vértice i esté conectado a ciertos k vértices y al resto no, está dada por $p^k (1-p)^{N-1-k}$. Como en realidad no interesa cuáles son los k vecinos, se agrega la combinatoria C_{N-1}^k . Se puede mostrar [31] que la distribución de grado de este modelo está dada por:

$$P(k) = \frac{e^{-\langle k \rangle} \langle k \rangle^k}{k!}$$

El diámetro de una red aleatoria de este tipo es infinito para p muy pequeño, ya que se forman clústeres aislados unos de otros. Sin embargo, podemos definir el diámetro como el máximo de los diámetros de los clústeres. Habiendo generalizado esta definición, se puede

decir que en estas redes el diámetro siempre es pequeño. Esto se debe a que para altos valores de p , cuando la red es mayormente una componente gigante, el número de vértices a una distancia menor o igual a r de un vértice arbitrario, no difiere mucho de $\langle k \rangle^r$. Entonces si se iguala esta expresión al número de vértices en la red (que será cercano al número de vértices en la componente gigante), se tendrá que $\langle k \rangle^d \approx N$ y por lo tanto $d \approx \frac{\ln(N)}{\ln(\langle k \rangle)}$. La distancia geodésica media l escala de forma semejante al diámetro de la red y será proporcional a $l \propto \frac{\ln(N)}{\ln(\langle k \rangle)}$.

Una característica que no se asemeja a las redes reales es el coeficiente de clustering. Éste, para las redes aleatorias es bastante menor que las redes que subyacen a los sistemas reales. Si se considera un vértice y sus vecinos, la probabilidad de que cualquier par de vecinos estén conectados entre sí es p . Por ello es que en promedio, para este tipo de red, la fracción de vecinos, de un cierto nodo, que también lo son entre sí es p . Por lo tanto, según lo mencionado al comienzo de esta sección, es $C_{aleat} = p = \frac{\langle k \rangle}{N}$. Por lo general, al modelar con esta red, la probabilidad p se suele tomar pequeña. Esto se debe a que, para redes muy grandes ($N \gg 1$), si p no es pequeño, entonces $\langle k \rangle$ es del orden de N y se trata con una red casi completa (todos los vértices conectados con casi todos), qué, en general, no es buen modelo.

2.3.2 Redes Regulares:

En el otro extremo, respecto a las redes aleatorias, están las redes regulares. En estas redes todos los vértices tienen exactamente el mismo número de vecinos. Si la red es dirigida, se dice que la red es regular si el grado de entrada y salida de cada vértice son iguales para todos los vértices y entre sí. Un grafo regular de grado u o orden k se denomina red k -regular.

Un ejemplo importante de este tipo de redes es el de *red de Bravais*. Una red de Bravais se define como un arreglo infinito de vértices con una distribución y orientación que es exactamente la misma vista desde cualquier vértice de la red [39]. A diferencia de las redes hasta ahora comentados, la extensión de esta red es infinita, sin embargo este tipo de redes tienen una aplicación muy importante en el estudio de materiales. Las redes de Bravais tienen una connotación geométrica asociada y su nombre se debe a que fue Auguste Bravais quien en 1845 categorizó las redes de Bravais en únicamente 14 tipos⁷.

En la naturaleza, muchos materiales en forma sólida tienen estructuras cristalinas casi perfectas, que son muy bien modeladas por redes de Bravais. El conocimiento del tipo de red que modela a un cierto material proporciona información muy relevante acerca de, por ejemplo, espectros de difracción del material, velocidad de propagación del “sonido” (fonones) a través del material.

⁷ En 1842 Moritz Ludwig Frankenheim había enumerado, erróneamente, 15 tipos posibles de estas redes. En 1856 Frankenheim se corrigió a sí mismo pero fue demasiado tarde.

Un concepto útil en teoría de grafos es el de *diagrama de Voronoi*, éste se utiliza para el diseño de redes neuronales así como análisis de datos, entre varias otras aplicaciones. El diagrama de Voronoi es la división del espacio que ocupa la red en las regiones que son las más cercanas a cada uno de los vértices; en el estudio de redes de Bravais, a dichos diagramas se les denomina celda de Wigner-Seitz (o primer zona de Brillouin en la red recíproca de la original). Una aplicación inmediata es que estas construcciones dan información acerca de las posibles ondas “sonoras” que pueden propagarse en diversas direcciones del material.

La distancia geodésica media y el diámetro de la red en este tipo de modelos, distan mucho respecto de las mismas características en el caso de las redes aleatorias. Esto es una particularidad de estas redes que, eliminando la condición de extensión infinita pero si manejando un alto número de vértices, la distancia geodésica media y el diámetro de la red son muy grandes (basta considerar un cubículado de $N = 100 \times 100 \times 100$ vértices y notar que el diámetro es $d = 3\sqrt[3]{N} = 300$). Sin embargo, el coeficiente de clustering de la red (quizás no el de primer orden pero sí los siguientes ordenes [30]) son muy altos. La utilización de estos modelos de redes se limita a sistemas que presentan una regularidad muy grande (como es el caso de los cristales).

2.3.3 Redes Regulares Aleatorias

Otro ejemplo de redes regulares (que también entra en la categoría de redes aleatorias) son las redes regulares aleatorias. Una red regular aleatoria de orden r y N nodos ($r \leq N$), es una red seleccionada aleatoriamente del conjunto $\mathcal{G}_{N,r}$ de todas las redes de N nodos y con r vecinos cada nodo. Este modelo, además de clasificarse como regular, es un caso especial de red aleatoria. Sin embargo, no es de esperar que sea representativo de las redes aleatorias ya que, en general, las redes aleatorias son mayoritariamente no regulares. En estas redes la distribución de grado presenta un pico en el valor k del grado de los nodos. En base a esto, se considera cómo se modifica esta distribución a medida que se eliminan nodos, en forma aleatoria, de la red. En las figuras 2.6-2.8 se muestra como se modifican las distribuciones de grado de redes de 200 nodos y grados 2, 10 y 20. Dada la naturaleza estocástica del proceso, cada figura está realizada mediante un promedio de 5 redes con las mismas características.

En estas figuras se observa que rápidamente el número de nodos con el máximo grado posible (el inicial) disminuye y la distribución de grado se comienza a parecer a una distribución gaussiana como es el caso de las redes aleatorias de Erdős-Renyi. Además se visualiza que al remover el 50% de los nodos, la distribución gaussiana está centrada en un valor del grado $k \approx \langle k \rangle \approx \frac{k_0}{2}$. Donde k_0 es el grado inicial de los nodos.

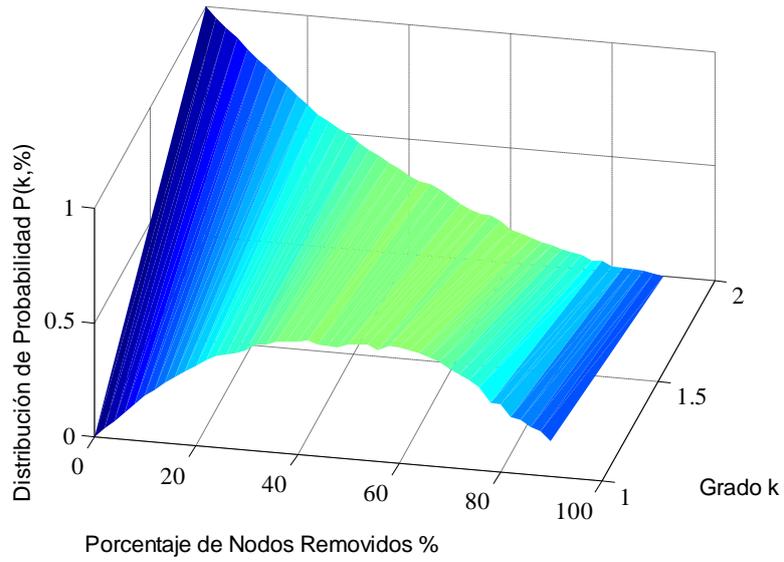


Figura 2.6 – Distribución de Grado en función de la remoción de nodos para una red con inicialmente 200 nodos y grado 2.

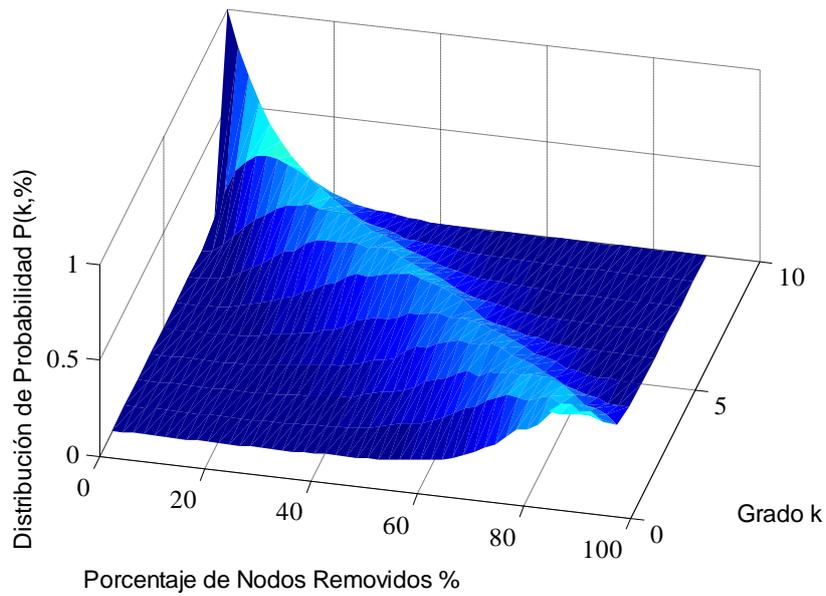


Figura 2.7 – Distribución de Grado en función de la remoción de nodos para una red con inicialmente 200 nodos y grado 10.

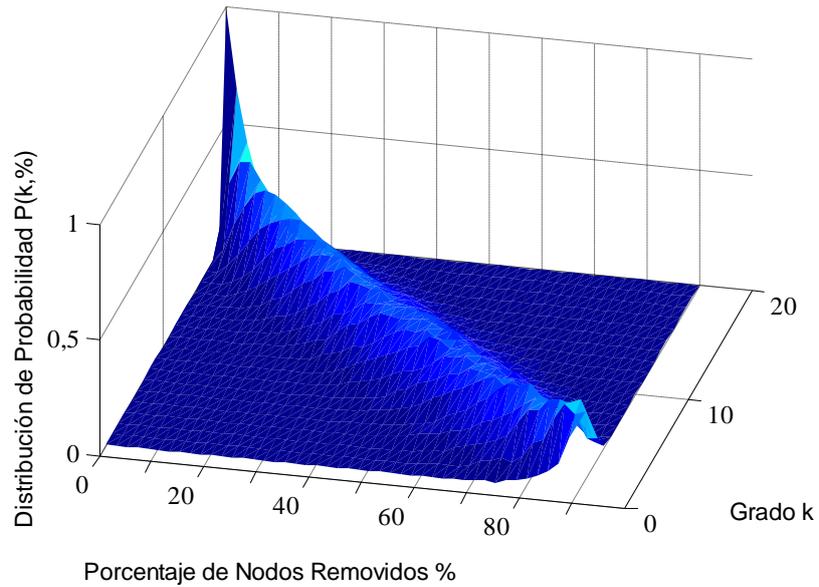


Figura 2.8 – Distribución de Grado en función de la remoción de nodos para una red con inicialmente 200 nodos y grado 20.

El coeficiente de clustering de órdenes superiores para este tipo de redes, a medida que se remueven nodos de la red, tiene un comportamiento que se muestra en la figura 2.9 para redes con 2000 nodos y grado 6. Esta figura fue realizada mediante promedios de un total de 100 redes.

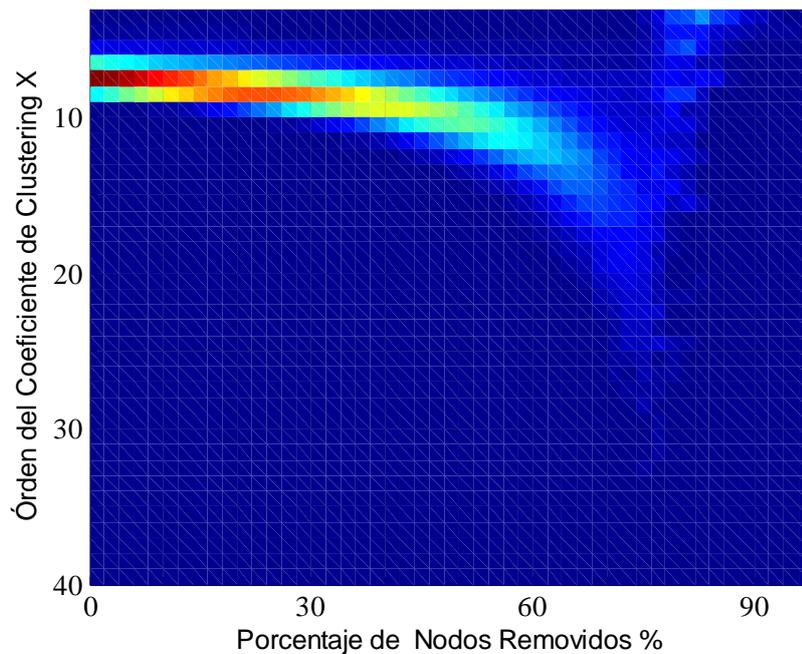


Figura 2.9 – Coeficiente de Clustering en una red con inicialmente 2000 nodos y grado 6 en función del orden y del porcentaje de nodos removidos.

En la figura 2.9 se observa que a medida que se remueven nodos, el coeficiente de clustering de órdenes superiores, además de disminuir en valor, presenta un máximo que se desplaza hacia órdenes mayores. Este efecto se entiende debido a que remover un nodo, implica que en general, los caminos que unen las neuronas se alargan. En particular, directamente de la interpretación del coeficiente de clustering de órdenes superiores, el ciclo más pequeño que pasan por un triple conectado, se vuelve cada vez más largo. Llega un punto en este proceso de remoción de nodos, en el que el coeficiente de clustering de todos los órdenes se vuelve 0. Esto significa que la red se convierte en un árbol (i.e. no existen ciclos). El comportamiento del valor medio del Coeficiente de Clustering de Órdenes Superiores (C.C.O.S) en función de la remoción de nodos se puede ver en la figura 2.10. La relevancia de este resultado se hará evidente en el capítulo 6.

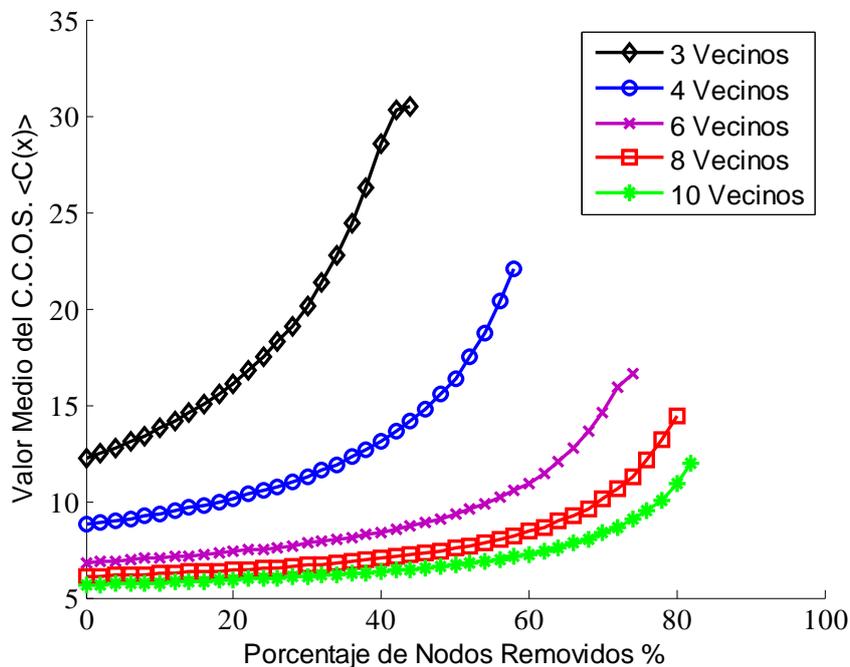


Figura 2.10 – Valor Medio del Coeficiente de Clustering en función del porcentaje de nodos removidos para redes con inicialmente 2000 nodos y {3, 4, 6, 8, 10} vecinos.

El C.C.O.S tiene su relevancia en cuanto a qué, como se verá en el capítulo 6, los sistemas con neuronas excitables requieren de la existencia de un circuito cerrado para la sustentación de su actividad eléctrica.

2.3.4 Redes de Mundo Pequeño

Muchas de las redes que subyacen a los sistemas encontrados en la naturaleza, al igual que las redes aleatorias, presentan el efecto de mundo pequeño. Dicho efecto consiste en una separación de “pocos” pasos entre cualquier par de nodos de la red. Es muy común que los sistemas de la naturaleza modelados con redes, presenten también un alto coeficiente de

clustering (como es el caso de las redes de Bravais comentada en la sección previa). Característica que, como ya se mencionó, no es propia de las redes aleatorias. Los primeros en proponer un modelo que presentase ambas características fueron Watts y Strogatz en [9].

En el modelo propuesto por Watts y Strogatz se parte de una red ordenada y, mediante la variación de un parámetro, se modifica la red en dirección a una red aleatoria. Más concretamente, el algoritmo consiste en considerar una red regular y ordenada (por ejemplo un d -toro) en el cual cada vértice está conectado a sus K vértices más próximos (por ejemplo, en cada dirección $\frac{K}{2d}$ vecinos, aunque elegidos así no serán los K más próximos, desde el punto de vista geométrico, excepto en $d = 1$). Posteriormente a esto se considera cada arista de la red y se reconecta uno de los extremos con otro vértice de la red con probabilidad p , excluyéndose auto-aristas y multi-aristas. Esta reconexión si tiene lugar, se da con equiprobabilidad entre los posibles vértices.

Para comprender el comportamiento del coeficiente de clustering y la distancia geodésica media se analiza el comportamiento de estas propiedades en función de la probabilidad p . Considerando $d = 1$ por simplicidad y bajo las condiciones comentadas previamente es $C(p = 0) = \frac{3(K-2)}{4(K-1)} \approx \frac{3}{4}$, mientras que $l(p = 0) \approx \frac{N}{2K} \gg 1$. En el otro extremo $p \rightarrow 1$ la red converge a una red aleatoria para la cual se tiene que $C(p = 1) \approx \frac{K}{N}$ y $l(p = 1) \approx \frac{\ln(N)}{\ln(K)}$.

El comportamiento de l consiste en una caída relativamente rápida desde $l(0)$ al aumentar p . Más concretamente, se encuentra que en estos modelos la dependencia funcional de l con p , K y N es de la forma:

$$l(N, K, p) \approx \frac{N^{\frac{1}{d}}}{K} f(pKN)$$

Donde $f(x)$ es una función de escala universal que obedece en los extremos:

$$f(x) = \begin{cases} const & \text{si } x \ll 1 \\ \frac{\ln(x)}{x} & \text{si } x \gg 1 \end{cases}$$

Por otro lado el comportamiento del coeficiente de clustering para valores pequeños de p (cerca de cero) es básicamente independiente del tamaño de la red pero depende de la topología, es decir depende de K y d . A diferencia de la distancia geodésica media, el coeficiente de clustering inicialmente varía más lento con p y se mantiene cercano a $C(0)$ para valores de p relativamente largos (en comparación con los valores para l). Una aproximación al coeficiente de clustering para valores de p pequeños es $C(p) \approx C(0)(1 - p)^3$. Considerando dos vecinos de un nodo cualquiera que para $p = 0$ estaban conectados, la probabilidad de que no se hayan desconectado es que ninguna de las 3 aristas del triángulo se reconectara, es decir $(1 - p)^3$. En la figura 2.11 se muestra el coeficiente de clustering y la distancia geodésica media para una red de 1000 nodos y 10 vecinos en función del parámetro del modelo p . El

coeficiente de clustering y la distancia geodésica media para éste modelo varían con el parámetro p como lo indica la bibliografía [40].

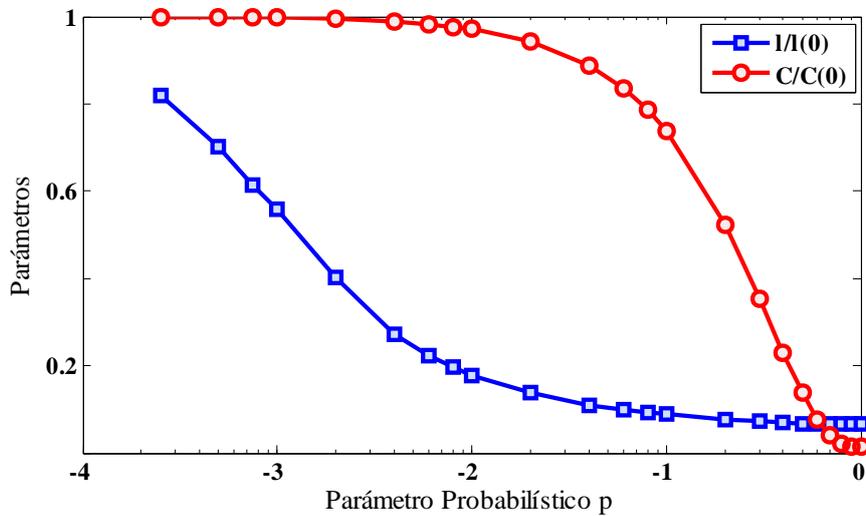


Figura 2.11 – Coeficiente de Clustering (puntos rojos) y Distancia Geodésica Media (puntos azules) en función del parámetro probabilístico p .

Similarmente a lo que sucede en las redes RRNk, este modelo comienza con una distribución de grado que es únicamente un pico en el valor del grado por nodo inicial del modelo. Al aumentar el valor del parámetro p se observa un efecto similar al de las redes RRNk cuando se removían nodos. Sin embargo, a diferencia de que en éste proceso no se eliminan aristas, el valor medio de esta distribución necesariamente se encuentra siempre en el valor del pico inicial. La distribución de grado de este modelo, para valores muy grandes de N y para valores del grado $k \geq \frac{K}{2}$ (ya que el grado mínimo posible de cada vértice es $\frac{K}{2}$ debido a que se reconecta un único extremo de cada arista) decae de forma exponencial con k según:

$$P(k) = \sum_{n=0}^{f(k,K)} C_{K/2}^n (1-p)^n p^{\frac{K}{2}-n} \frac{(pK/2)^{k-\frac{K}{2}-n}}{(k-\frac{K}{2}-n)!} e^{-\frac{pK}{2}}$$

Donde $f(k,K)$ en el límite de la sumatoria es $f(k,K) = \min\left(k - \frac{K}{2}, \frac{K}{2}\right)$. En la figura 2.12 se muestra el comportamiento de la distribución de grado en función del parámetro p para redes con 1000 nodos y 10 vecinos.

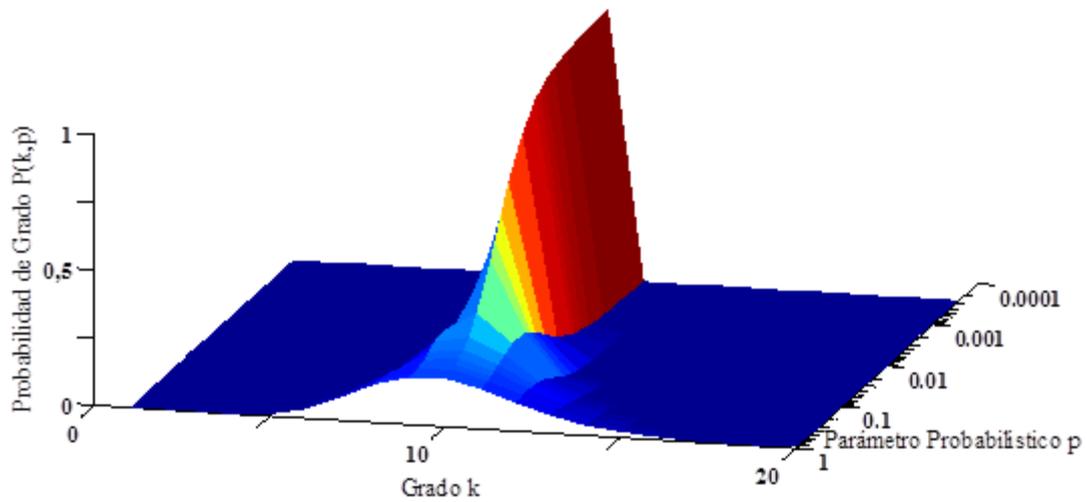


Figura 2.12 – Distribución de grado P en función del parámetro probabilístico p y del grado k .

Por último, también se calculan los coeficientes de clustering de órdenes superiores al variar el parámetro p . Este comportamiento resulta bien distinto al del caso de redes RRNk. En rojo en la figura 2.13 se vuelve a reproducir el comportamiento observado en la figura 2.11 para el coeficiente de clustering estándar.

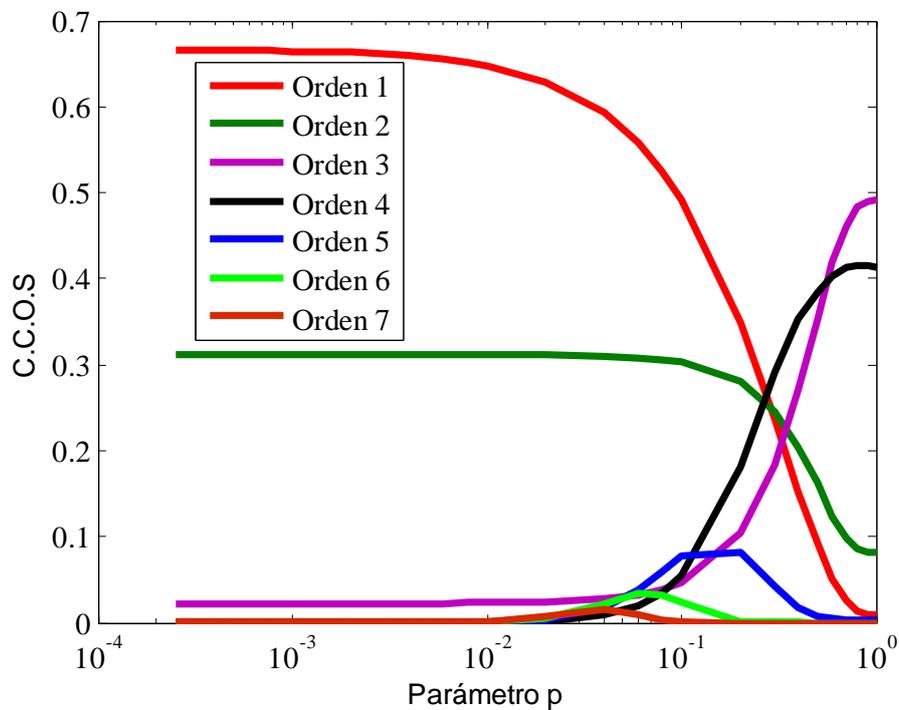


Figura 2.13 – Coeficiente de Clustering de varios órdenes en una red con 1000 nodos y $\langle k \rangle = 10$ en función del parámetro probabilístico p .

En la figura 2.13 también se pueden observar varios resultados acerca del resto de los órdenes en el C.C.O.S.. El primero de ellos es que cuando $p \rightarrow 1$ algunos coeficientes tienden a 0 y otros tienden a valores constantes, lo cual implica que para todo valor de p la red presenta ciclos. El segundo resultado a remarcar es que todos los órdenes del C.C.O.S. parecen cumplir una la condición $\left. \frac{\partial C(x,p)}{\partial p} \right|_{p=0} = \left. \frac{\partial C(x,p)}{\partial p} \right|_{p=1} = 0$.

2.3.5 Redes Libres de Escala

Resultados empíricos muestran que muchas redes presentan una distribución de grado libre de escalas para valores grandes de grado k , implicando la existencia de una cantidad no despreciable de vértices altamente conectados, denominados "hubs". Esta característica no la reproducen los modelos mencionados previamente. El modelo de Barabási-Albert fue el primero enfocado en imitar esta característica de las redes, y sus autores afirmaron que el efecto se debía al producto de dos mecanismos en los cuales se basan las redes para crearse. El modelo de Barabási-Albert se centra en reproducir un comportamiento libre de escalas en la distribución de grado de sus nodos. Este modelo está dentro de la clase de redes con evolución, básicamente debido a que se comienza con una pequeña red y se van adhiriendo unidades según se procede con el algoritmo. Esto significa que al caracterizarla es posible detenerse durante la etapa de crecimiento y analizar su estructura en instancias intermedias.

Concretamente, el punto de vista adoptado por Albert-László Barabási y Réka Albert, difiere de los anteriores en que proponen que la topología de la red se obtendrá correctamente al conocer la forma o los procesos que dan lugar al desarrollo de las redes. Un mecanismo es el *crecimiento de las redes* a partir de un número pequeño de vértices m_0 , agregando en cada paso de la evolución un vértice con un número $m (\leq m_0)$ de aristas conectadas los vértices preexistentes. El otro de los mecanismos es el de *enlazamiento preferencial*, que consiste en elegir los nodos a los cuales se van a conectar los vértices nuevos; en particular el modelo asume que la probabilidad $\Pi(k_i)$ de conectarse a un vértice con grado k_i está dado por $\Pi(k_i) = \frac{k_i}{\sum_j k_j}$. La integración numérica de este modelo concluye en una red cuya distribución de grado es libre de escalas con un exponente $\gamma_{BA} = 3$, independiente de m . Es decir, la probabilidad de encontrar un nodo con grado k eligiendo un nodo al azar entre los nodos disponibles es $P(k) \propto k^{-\gamma_{BA}}$. Este resultado se deduce de forma relativamente sencilla y puede ser encontrado por ejemplo en [40].

En primer lugar se observa cómo, a partir del grafo inicial del cual parte el algoritmo, la distribución de grado se acerca rápidamente a la esperada. Este efecto puede visualizarse en la figura 2.14 para una red inicial de $m_0 = 10$ nodos, conectados todos con todos (grafo completo) y cada nodo agregado con grado $m = 5$.

La distribución de grado de esta red se aproxima a un ley de potencia con un valor de $\gamma_{BA} \approx 3$. A fin de mostrar la independencia de la distribución con el grado del nodo agregado,

se muestra en la figura 2.15 el estado final de la distribución de grado de varias redes con diferentes configuraciones iniciales y diferentes grados en el nodo agregado. Más concretamente, se consideran redes iniciales completas con 10 nodos y, de acuerdo a las restricciones en el modelo, con el grado de nodo agregado m con $m \in \{1,5,10\}$. El estado final de todas estas redes se considera cuando éstas alcanzan los 50000 de nodos. Estas redes siguen una ley de potencias con valores de $\gamma_{BA} \in [2.99, 3.06]$.

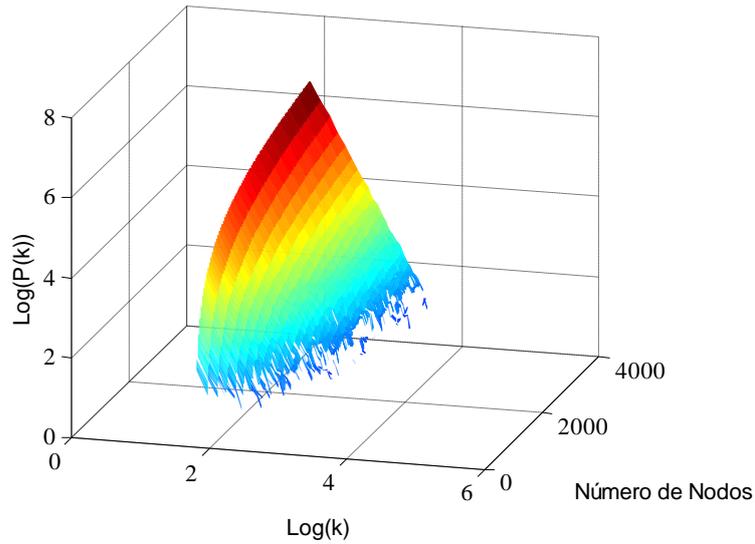


Figura 2.14 – Distribución de grado para red inicial de $m_0 = 10$ nodos, de grado completo y cada nodo agregado con grado $m = 5$.

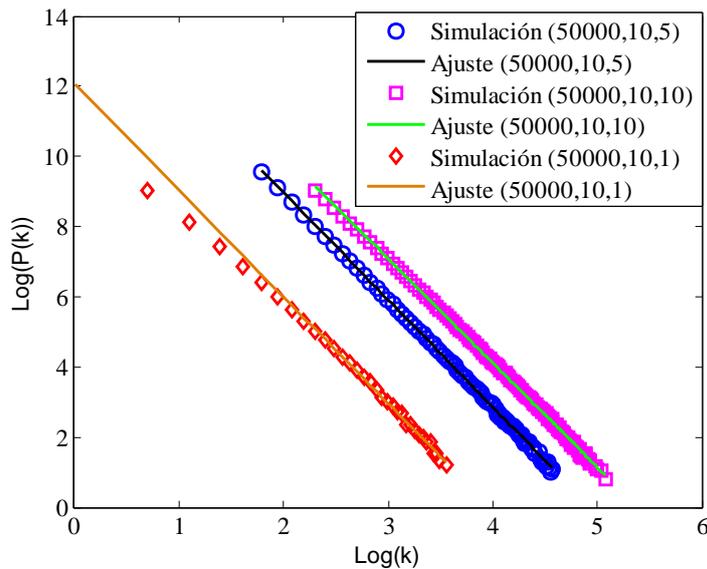


Figura 2.15 - Estado final de la distribución de grado de varias redes con diferentes grados en el nodo agregado.

En la bibliografía pueden ser encontrados algoritmos para generar redes libre de escalas que son reportados como el modelo de BA [41][42]. Sin embargo, el algoritmo sugerido en éstos es ligeramente distinto al desarrollado e implementado en este trabajo (ver sección 5.1.3). Si bien todos estos algoritmos implementan las ideas básicas del modelo propuesto por Barabási y Albert, algunos de ellos tienen una diferencia que puede pasar inadvertida. En particular, previo a derivar el algoritmo utilizado aquí, se implementó el sugerido por la bibliografía. Los motivos para el cambio en el algoritmo se deben a que el sugerido en la bibliografía, no sólo retorna valores de $\gamma_{BA} \sim 2.5$, sino que es órdenes de magnitud más lento que el algoritmo finalmente utilizado. Por el lado negativo, el algoritmo utilizado aquí requiere una mayor memoria durante el proceso de creación de la red.

En cuanto a la distancia geodésica media, se encuentra que un buen ajuste al comportamiento está dado por:

$$l = A \ln(N - B) + C$$

con A , B y C constantes. En comparación con las redes aleatorias, este modelo es más efectivo para conectar los vértices en menos pasos. Por otro lado, el coeficiente de clustering está por debajo de lo que se encuentra para las redes de mundo pequeño, en [41] se hace una estimación del mismo mediante una aproximación de campo medio obteniéndose:

$$C = \frac{6m^2((m+1)^2(\ln(t))^2 - 8m \ln(t) + 8m)}{8(m-1)(6m^2 + 8m + 3)t}$$

Donde t es el paso de iteración del modelo, es decir una medida del tamaño de la red. Dicho resultado se aproxima para $m \gg 1$ y $t \rightarrow \infty$, al comportamiento de una red aleatoria $C \sim \frac{m(\ln(t))^2}{8t}$.

En la figura 2.16 se muestra el coeficiente de clustering y la distancia geodésica media, para una red con número de nodos final $N = 5000$, $m_0 = 10$ y $m = 5$, a medida que aumentaban su tamaño. El coeficiente de clustering se compara con el obtenido en [43], mientras que la distancia geodésica media se superpone con su ajuste. Los parámetros del ajuste encontrados son $\{A = 0.2912; B = 83.5157; C = 0.9713\}$.

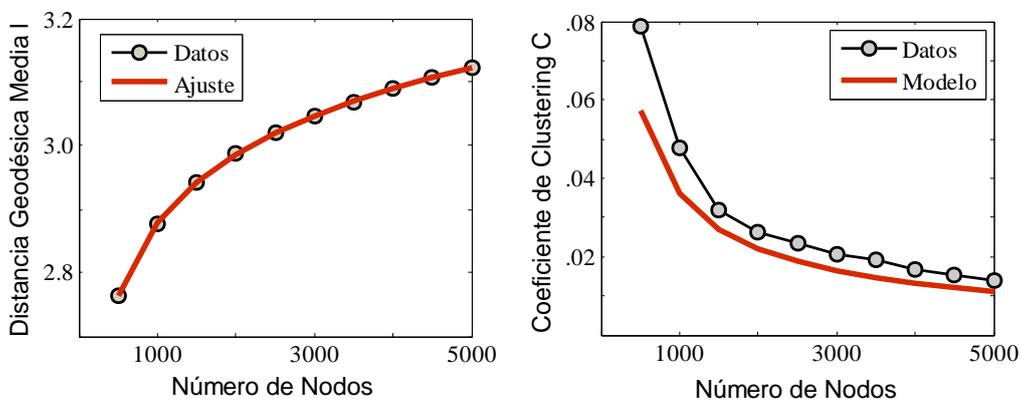


Figura 2.16 – Distancia Geodésica media l (izquierda) y Coeficiente de clustering C (derecha), en función del número de nodos.

Por otra parte, las propiedades de las redes libres de escala son muy robustas respecto a las fallas aleatorias de vértices. Sin embargo presentan una gran sensibilidad frente al ataque de sus hubs [36]. La red funcional del cerebro⁸ exhibe un comportamiento libre de escalas en su distribución de grado [25][44]. Sin embargo, no hay datos favorables de que la red anatómica del mismo sea libre de escalas [45], esto se ve justificado, en cierta medida, por las restricciones físicas que presentan las neuronas en cuanto al número de conexiones que pueden soportar. Existen evidencias de que esta restricción puede traducirse en una desaparición del régimen libre de escalas.

Por último, para una red con número de nodos finales $N = 5000$, $m_0 = 10$ y $m = 5$, se calcula cómo varía el coeficiente de clustering de órdenes superiores con el crecimiento de la red. Se presenta en la figura 2.17 la evolución de los coeficientes de clustering hasta orden 6, para la red mencionada. Se destaca que en las redes donde el nodo agregado tiene grado uno, el coeficiente de clustering tiende muy rápidamente a cero. Para el resto de las redes el comportamiento es distinto.

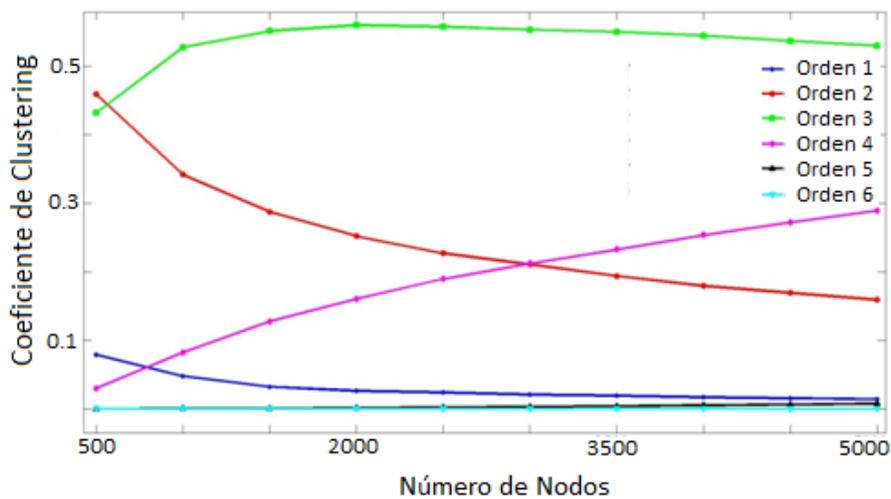


Figura 2.17 – Coeficiente de Clustering en función del número de nodos para distintos órdenes.

Los órdenes más bajos del C.C.O.S. de la red comienzan a decrecer a medida que se agregan nodos mientras que en los órdenes mayores se ve un aumento. El estado final de la red no permite sacar conclusiones acerca de cómo será el comportamiento general de los C.C.O.S. un seguimiento hacia tamaños más grandes de redes se hace ineludible para este fin.

Este capítulo consistió en una breve reseña de los modelos más típicos. Al estudiar la dinámica en redes complejas, un análisis previo de las características topológicas de las redes que subyacen permitirá comprender el porqué de lo que se observe. Para lograr este objetivo

⁸ Ésta consiste en regiones del cerebro que se conectan si sus actividades se encuentran relacionadas de alguna forma. Existen varios métodos para estudiar las redes funcionales del cerebro. En [46] se comentan algunas características de la arquitectura de éstas.

se calcularon, sobre los algoritmos generados, algunas propiedades de las redes mencionadas. Por último, se resalta que existen más modelos de redes o generalizaciones de los modelos nombrados. Otros modelos pueden ser obtenidos a partir de la dinámica del sistema tal como se realiza en [25] o en [38] donde se introduce un método denominado "Dominant Phase Advanced Driving" (DPAD) que convierte, mediante el uso de información del comportamiento dinámico de sus unidades, una red (dirigida o no) en una red dirigida con la particularidad de que cada vértice tiene grado de entrada 1.

CAPITULO 3 - SISTEMAS DINÁMICOS

Para estudiar un sistema real, es necesario realizar hipótesis sobre el mismo, es decir, ir más allá de la observación. Estas hipótesis (necesarias) sobre el objeto de estudio, si bien permiten la discusión de ciertos aspectos del mismo, establecen límites sobre otros. Este capítulo consiste en la presentación de conceptos básicos pero esenciales para el estudio del modelo que se ha utilizado en este trabajo.

El seleccionar o crear un modelo para estudiar un fenómeno, viene acompañado de ecuaciones que describen la evolución del objeto de estudio al avanzar el tiempo. En una primera clasificación se distinguirá entre sistemas dinámicos descritos por ecuaciones diferenciales o por mapas iterativos. Las ecuaciones diferenciales por un lado, describen la evolución de un sistema en los cuales el tiempo es continuo, mientras que los mapas iterativos se utilizan en sistemas con tiempo discreto.

En la sección 4.4 se realiza un estudio detallado del modelo FHN. Este estudio es necesario para la comprensión del funcionamiento de las unidades en una red neuronal y para la selección de los parámetros a utilizar. Tal estudio es realizado en base al análisis de estabilidad de los puntos fijos, bifurcaciones presentes en el sistema y algunos resultados de la teoría de sistemas dinámicos. Por ello, previo a adentrarse en el estudio del sistema FHN, se presentan aquí nociones elementales de la teoría de sistemas dinámicos.

3.1. Conceptos Básicos

Formalmente, un sistema dinámico autónomo a tiempo continuo y de orden n es aquél que está descrito por variables $\vec{X} = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ cuya evolución está determinada por la siguiente ecuación diferencial:

$$\dot{\vec{X}} = \vec{f}(\vec{X}) \quad ; \quad \vec{X}(t_0) = \vec{X}_0 \quad (3.1)$$

Donde $\dot{\vec{X}} \equiv d\vec{X}/dt$, $\vec{X}(t) \in \mathbb{R}^n$ es el estado del sistema en el tiempo t , $\vec{f}: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ es llamado el campo vectorial y $\vec{X}(t_0) = \vec{X}_0$ es una condición inicial conocida del sistema. En estos sistemas donde el campo vectorial es independiente del tiempo, el tiempo t_0 es arbitrario y se suele colocar $t_0 = 0$. Además, para expresar la dependencia de la evolución con la condición inicial, se suele escribir la solución de la ecuación 3.1 como $\vec{\phi}_t(\vec{X}_0)$, donde $\vec{X}(0) = \vec{X}_0$.

Por otra parte, un sistema dinámico no autónomo de tiempo continuo y orden n es como el autónomo, pero con la diferencia de que ahora el campo vectorial depende del tiempo, es decir:

$$\dot{\vec{X}} = \vec{f}(\vec{X}, t) \quad ; \quad \vec{X}(t_0) = \vec{X}_0 \quad (3.2)$$

A diferencia del caso autónomo, en este tipo de sistemas el tiempo para el cual se define la condición inicial, no puede ser tomado arbitrariamente y por lo tanto la solución a (3.2) que a tiempo t_0 está en el estado \vec{X}_0 se denota como $\vec{\phi}_t(\vec{X}_0, t_0)$.

Por otro lado, una función $\vec{P}: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ define un *sistema dinámico de tiempo discreto* (o *mapa iterativo*) mediante la ecuación de estado:

$$\vec{X}_{k+1} = \vec{P}(\vec{X}_k) \quad ; \quad k = 0, 1, 2, \dots$$

Donde $\vec{X}_k \in \mathbb{R}^n$ es el estado del sistema y la función \vec{P} lleva el estado del sistema desde \vec{X}_k al estado \vec{X}_{k+1} .

Un sistema dinámico se dice que es *lineal* si el campo vectorial \vec{f} es lineal en \vec{X} , es decir que $\vec{f}(\vec{X}, t) = A(t)\vec{X} + \vec{B}(t)$ donde $A \in \mathcal{M}_{n \times n}$ y $\vec{B} \in \mathbb{R}^n$. Si el sistema no se puede expresar de esta forma entonces se dice que es *no lineal*.

Lo que sigue referirá solamente a sistemas dinámicos autónomos, sin embargo mucho de lo que se exponga se puede extender a sistemas no autónomos. En un sistema dinámico a tiempo continuo, el conjunto de puntos $\{\vec{\phi}_t(\vec{X}_0) : -\infty < t < \infty\}$ es llamado la *trayectoria a través de \vec{X}_0* . El *espacio de fases* de un sistema dinámico es un espacio matemático con coordenadas ortogonales, representando cada una de las variables necesarias para especificar el estado instantáneo del sistema. Por ejemplo, el estado de una partícula moviéndose en una dimensión está especificado por su posición x y su velocidad v ; por lo que su espacio de fases es un plano en el cual los ejes representan la posición y velocidad. Para un sistema dinámico a tiempo discreto, comenzando desde una condición inicial \vec{X}_0 , repetidas aplicaciones de la función \vec{P} genera una sucesión de puntos (en el espacio de fases) $\{\vec{X}_k\}_{k=0}^{\infty}$ que se denomina *órbita*.

En muchas ocasiones el comportamiento observado en el sistema corresponde al estado estacionario ya que ocurre que los comportamientos transitorios son efímeros. En otras ocasiones, el estado estacionario es simplemente el que interesa estudiar. A continuación se distingue entre distintos tipos de estados estacionarios y se comentan sus características principales.

El estado estacionario más simple es el *punto de equilibrio* \vec{X}_{eq} , de un sistema autónomo. Éste es una solución constante de la ecuación 3.1, lo cual quiere decir que, para todo instante de tiempo t , es $\vec{\phi}_t(\vec{X}_{eq}) = \vec{X}_{eq}$.

Una *solución periódica* de un sistema autónomo es una solución $\vec{\phi}_t(\vec{X})$ de la ecuación 3.1 que cumple $\vec{\phi}_t(\vec{X}) = \vec{\phi}_{t+T}(\vec{X})$ para todo instante de tiempo t , para un cierto período mínimo $T > 0$. Se destaca que \vec{X} no es único, ya que cambiar la condición inicial a cualquier punto \vec{X}^* que esté sobre la trayectoria, de la solución periódica, equivale simplemente a un cambio en el

tiempo de la condición inicial original. Una solución está *aislada* si existe un entorno de la misma (o del conjunto de puntos de la trayectoria) de tal forma que no existe ninguna otra solución periódica dentro del entorno. En los sistemas autónomos, a una solución periódica aislada también se le llama *ciclo límite*.

Otro tipo de estado estacionario es la solución cuasi periódica. Una función $X(t)$ se dice *cuasi periódica* si puede ser expresada como suma numerable de funciones periódicas.

$$X(t) = \sum_i h_i(t)$$

Donde cada $h_i(t)$ tiene un periodo mínimo T_i (con frecuencia $f_i = 1/T_i$) y además debe existir un conjunto finito de *base de frecuencias* $\{\tilde{f}_1, \dots, \tilde{f}_p\}$ cumpliendo dos propiedades:

1. No existen un conjunto de enteros $\{k_1, \dots, k_p\}$ tal que al menos uno es distinto de cero que cumpla $k_1\tilde{f}_1 + \dots + k_p\tilde{f}_p = 0$.
2. Cada f_i se puede escribir como combinación de las mismas, es decir que existen un conjunto de enteros $\{k_{1,i}, \dots, k_{p,i}\}$ tal que $f_i = |k_{1,i}\tilde{f}_1 + \dots + k_{p,i}\tilde{f}_p|$.

Es decir que una función cuasi periódica es la suma de funciones periódicas, siendo cada una de las mismas, combinación lineal del conjunto finito de la base de frecuencias. Se debe notar que la base de frecuencias no es única, sin embargo la cantidad de elementos de la base si es único. Una solución cuasi periódica con p elementos en la base de frecuencias, es llamada p -periódica.

Por último se considera la solución caótica. Una solución al sistema (3.1) se dice caótica si la trayectoria de la misma es acotada y no es ni un punto de equilibrio, ni una solución periódica, ni tampoco cuasi periódica. El conjunto límite⁹ de una trayectoria caótica es llamado *atractor extraño* y no es un objeto geométrico simple como un círculo o un toro (los cuales están íntimamente relacionados con las soluciones periódicas y cuasi periódica). Esta terminología fue introducida en 1971 por Ruelle y Takens [47], y refiere a las propiedades inusuales que poseen las soluciones caóticas, quizás la más importante de ellas sea la sensibilidad con las condiciones iniciales.

En ocasiones puede ser útil disponer de un sistema cuyo comportamiento sea discreto en lugar de continuo. El método del mapa de Poincaré consiste en transformar la dinámica de un sistema a tiempo continuo con n grados de libertad, a una dinámica discreta con $n-1$ grados de libertad. Para lograrlo se toman los puntos en que la trayectoria del sistema, en el espacio de fases, intersecta a un plano o superficie de elección; esta idea se ilustra en la figura 3.1.

⁹ El conjunto límite es el conjunto de puntos que satisfacen que, para todo entorno del punto y para todo instante de tiempo t^* la trayectoria visita dicho entorno en algún $t > t^*$.

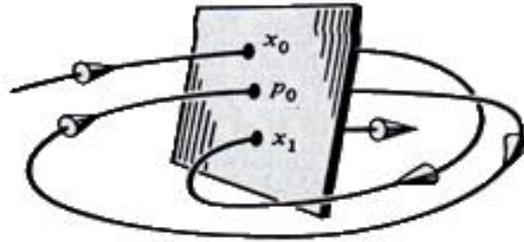


Figura 3.1 – Representación de un mapa de Poincaré en las cercanías de un ciclo límite (o trayectoria periódica). Extraída de [48].

En la trayectoria de una solución 2-periódica, la cual reposa sobre un toro, se tiene que algunos de los posibles mapas de Poincaré pueden ser los que se muestran en la figura 3.2. El mapa de Poincaré se define en general por los puntos de intersección de la trayectoria con el plano elegido, pero en una sola dirección. Es decir, si la trayectoria atraviesa el plano en una dirección y luego en otra, se toman los puntos en una sola dirección. De esta manera la órbita que determina el mapa de Poincaré en una trayectoria 2-periódica es una copia deformada de una circunferencia. El problema mayor consiste en que normalmente es muy difícil obtener una fórmula que relaciones x_{n+1} con x_n . A pesar de esta dificultad, este concepto permite tratar ideas como la duplicación del período de un ciclo límite en función de bifurcaciones de los puntos fijos de un mapa de la trayectoria.

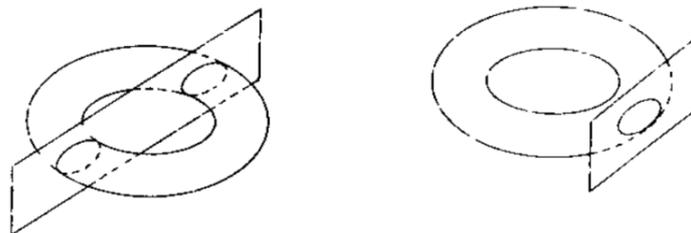


Figura 3.2 – Posibles planos que determinen los mapas de Poincaré en una solución casi periódica. Extraída de [49].

Los conjuntos límites estables de un sistema son de gran importancia experimental y numérica ya que son el único tipo de conjuntos límites que pueden ser observados dejando al sistema evolucionar. En particular, los puntos de equilibrio son un punto de partida apropiado para el estudio de los conjuntos límites estables debido a que son los más sencillos de estudiar.

El resto de esta sección está centrada en el estudio de puntos fijos en sistemas bidimensionales, sin embargo los puntos fijos en espacios de dimensiones mayores no presentan comportamientos distintos.

A grandes rasgos se puede clasificar los puntos fijos en cuatro tipos distintos: centro, fuente, sumidero, silla. El comportamiento del sistema en cercanías de dichos puntos se esquematiza en la figura 3.3.

Centro - El centro es un punto fijo estable, pero no asintóticamente estable, esto quiere decir que trayectorias cercanas al punto no se alejan ni se acercan al pasar el tiempo. Un ejemplo de punto centro es el punto de equilibrio del péndulo simple.

Sumidero - El foco es un punto de equilibrio que resulta ser asintóticamente estable. Las trayectorias que comienzan cerca de dicho punto se acercarán a este indefinidamente. Siguiendo la idea del péndulo simple, esta situación ocurre para el punto de equilibrio del péndulo simple cuando se agrega al sistema un rozamiento o disipación.

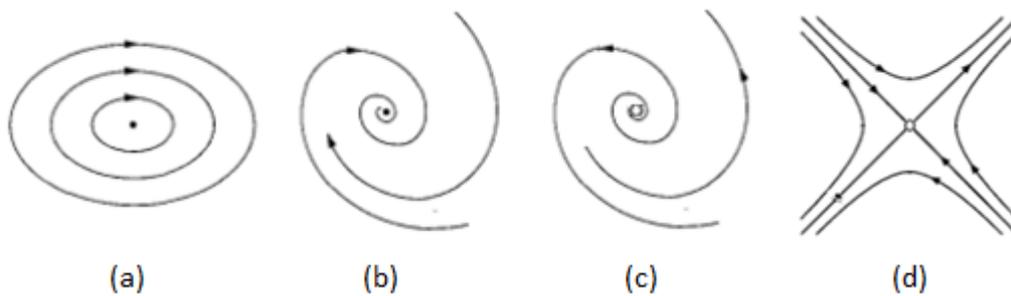


Figura 3.3 - Puntos de equilibrio (a) centro, (b) sumidero, (c) fuente y (d) silla. Extraída de [50].

Fuente - La fuente es un punto de equilibrio denominado inestable. El sistema permanecerá indefinidamente en dicho punto si comienza allí, cualquier otra trayectoria que este cerca pero que no comience exactamente en dicho punto, se alejará. Un ejemplo de esta situación es una pelota en la cima de una montaña, si la pelota se aparte de la punta se alejará.

Silla - El punto silla se denomina no estable. Se designa así debido a que las trayectorias se acercarán al punto en algunas direcciones mientras que a lo largo de otras direcciones se alejarán.

Los puntos de equilibrio sumidero, fuente y silla entran en un grupo más amplio que es el de puntos fijos hiperbólicos o no degenerados. Un punto fijo hiperbólico es aquél en la cual, la linealización del sistema en torno a éste, no presenta ningún autovalor con parte real nula. Sea un sistema dinámico autónomo a tiempo continuo y de orden 2 dado por la ecuación:

$$\dot{\vec{x}} = \vec{f}(\vec{x}) = (f_1(\vec{x}), f_2(\vec{x}))$$

Donde $\vec{x} = (x_1, x_2)^T$ y que tiene un punto fijo \vec{x}^* (definido por $\vec{f}(\vec{x}^*) = \vec{0}$). Se considera también el sistema dinámico definido por la linealización del sistema previo en torno al punto fijo, es decir:

$$\dot{\vec{x}} = Df_{\vec{x}^*}(\vec{x} - \vec{x}^*)$$

Donde $Df_{\vec{x}^*}$ es la matriz:

$$Df_{\vec{x}^*} = \begin{pmatrix} \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_1}\right)_{\vec{x}=\vec{x}^*} & \left(\frac{\partial f_1}{\partial x_2}\right)_{\vec{x}=\vec{x}^*} \\ \left(\frac{\partial f_2}{\partial x_1}\right)_{\vec{x}=\vec{x}^*} & \left(\frac{\partial f_2}{\partial x_2}\right)_{\vec{x}=\vec{x}^*} \end{pmatrix}$$

Existe un conocido resultado en la teoría de sistemas dinámicos¹⁰ [51] que establece que si el punto fijo \vec{x}^* es hiperbólico, en un entorno suficientemente pequeño de \vec{x}^* , el comportamiento del sistema (3.1) es equivalente al comportamiento del sistema (3.2).

Según el signo de los autovalores $\lambda_{\pm} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}$ de la matriz $Df_{\vec{x}^*}$, donde τ y Δ son, respectivamente, la traza y el determinante de la matriz $Df_{\vec{x}^*}$, se tienen tres situaciones distintas (con puntos fijos hiperbólicos). Ambos autovalores con parte real positiva correspondiendo a un punto fijo inestable o 'fuente' (cuadrante superior derecho del esquema de la figura 3.4), ambos con parte real negativa correspondiendo a un punto fijo estable o 'sumidero' (cuadrante inferior derecho de la figura 3.4) y finalmente el caso de un valor propio con parte real positiva y otro con parte real negativa para el caso de un punto fijo en silla (mitad izquierda en de la figura 3.4).

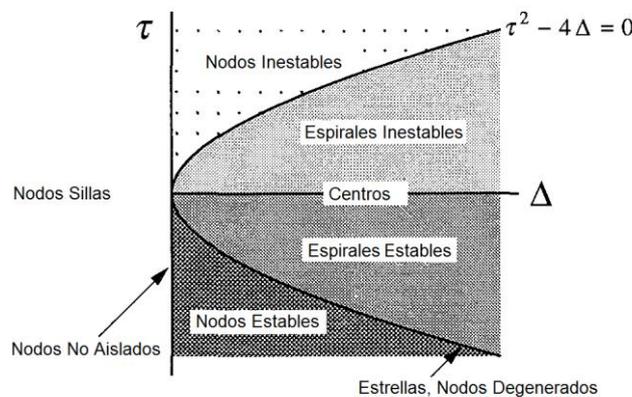


Figura 3.4 - Esquema del comportamiento de las trayectorias cercanas a un punto fijo en dos dimensiones. Extraída de [50].

En la figura 3.4 se muestra el caso de los centros también, esta situación no está incluida en la equivalencia entre el sistema y su linealización. Cuando las partes reales de los autovalores son nulas (equivalente a $\tau = 0$) los términos dominantes en el comportamiento del sistema (3.1) son de órdenes superiores en $\vec{x} - \vec{x}^*$ y en principio no se corresponden con el comportamiento del sistema (3.2). Sin embargo, en ocasiones el comportamiento de sistemas

¹⁰ Teorema de Hartman-Grobman. Este teorema es válido para dimensión n arbitraria.

puede ser representado mediante la linearización cuando sus autovalores tienen parte real nula, un ejemplo de esto es el del péndulo simple.

3.2. Bifurcaciones

El comportamiento cualitativo de un sistema puede cambiar drásticamente al variar parámetros del mismo. Estos cambios que sufre el sistema se denominan bifurcaciones, y el valor del parámetro en el que suceden es llamado punto de bifurcación. Las bifurcaciones son de gran interés ya que proveen modelos para las transiciones e inestabilidades de un sistema cuando un parámetro es variado (dicho parámetro se designa como parámetro de control).

Para estudiar las bifurcaciones en su totalidad, es necesario tener una descripción detallada del flujo de un sistema, situación que muchas veces no es posible. Las bifurcaciones más simples son aquellas que se dan en el cambio de estabilidad de puntos fijos y de órbitas periódicas. Estos cambios se estudian a partir del comportamiento del campo vectorial, de un sistema dinámico, cercano a los puntos fijos o a las trayectorias periódicas.

La bifurcación más simple (además de muy frecuente) es cuando los puntos fijos en un sistema dinámico son creados o destruidos al variar el parámetro de control, la bifurcación nodo-silla (o "saddle-node") es el mecanismo básico mediante el cual se crean y se destruyen éstos. El ejemplo más sencillo consiste en un sistema dinámico cuya linearización respecto al punto fijo y al parámetro de control es:

$$\dot{x} = \mu + x^2 \quad (3.3)$$

Si $\mu < 0$ se puede observar directamente que el sistema (3.3) posee dos puntos fijos, a saber $\pm\sqrt{-\mu}$. Un análisis de estabilidad de dichos puntos mostraría que el punto $-\sqrt{-\mu}$ es un foco, mientras que el punto $\sqrt{-\mu}$ es un punto en fuente. El comportamiento del sistema en esta situación se muestra en la figura 3.5a. Al disminuir el parámetro de control μ , la fuente y el nodo se acercan y colisionan para $\mu = 0$ dando un comportamiento que se ilustra en la figura 3.5b. Finalmente cuando $\mu > 0$ no existen puntos de equilibrio, situación que se ilustra en la figura 3.5c.

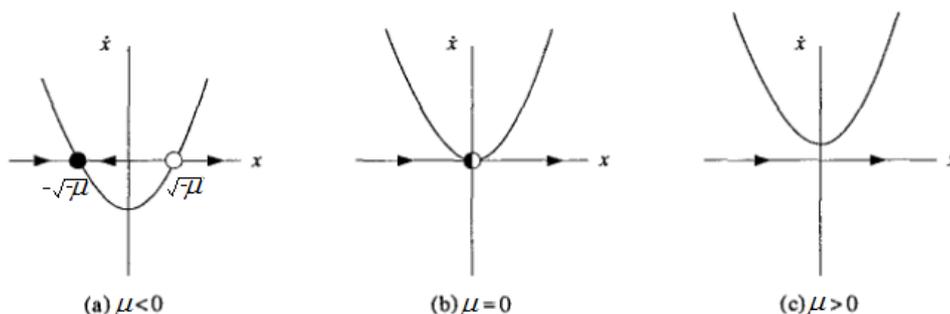


Figura 3.5 – Diagrama de flujo y puntos fijos del sistema (3.3) para distintos valores del parámetro μ . Extraída de [50].

Este ejemplo se denomina forma normal de la bifurcación nodo-silla y el punto de bifurcación es $\mu_c = 0$. Las formas normales son expresiones típicas del comportamiento de los sistemas cerca del parámetro crítico en el que se produce la bifurcación. El nombre de la bifurcación proviene de que, en un espacio bidimensional, previo a la “colisión” de los puntos, uno de ellos se comporta como un punto en silla mientras que el otro es un nodo atractivo o repulsivo.

Más genéricamente, un sistema autónomo unidimensional que depende de una variable x y un parámetro h se puede escribir como:

$$\dot{x} = f(x, h) \quad (3.4)$$

Cerca de un punto de bifurcación h_c , de un punto fijo x^* , se puede hacer un desarrollo de Taylor y conservar únicamente los términos de menor orden:

$$\dot{x} = f(x^*, h_c) + \left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_{x=x^*, h=h_c} (x - x^*) + \left. \frac{\partial f}{\partial h} \right|_{x=x^*, h=h_c} (h - h_c) + \frac{1}{2} \left. \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} \right|_{x=x^*, h=h_c} (x - x^*)^2 + \dots \quad (3.5)$$

Se puede observar que los primeros dos términos de esta expansión son nulos: por la definición de punto fijo es $f(x^*, h_c) = 0$, y por la condición de tangencialidad que se ilustra en la figura 3.6 es $\left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_{x=x^*, h=h_c} = 0$. Esta condición es reflejo de que, en la bifurcación, el punto fijo es no hiperbólico. Despreciando términos de orden cuadrático en h y cúbico en x se llega a una expresión de la forma:

$$\dot{x} = a(h - h_c) + b(x - x^*)^2 \quad (3.6)$$

Donde $a = \left. \frac{\partial f}{\partial h} \right|_{x=x^*, h=h_c}$ y $b = \frac{1}{2} \left. \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} \right|_{x=x^*, h=h_c}$. La forma de la ecuación (3.6) es similar a la forma de la ecuación (3.3).

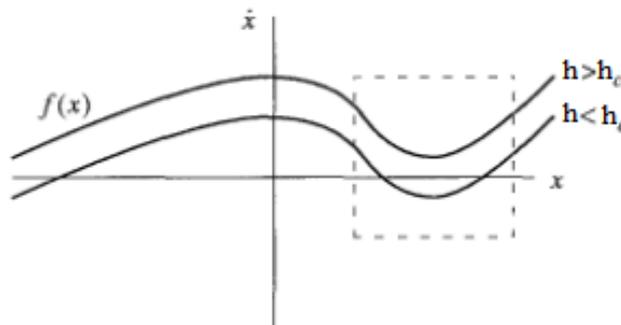


Figura 3.6 – Condición de tangencialidad de la bifurcación nodo silla. Al variar el parámetro h , el mínimo de f es tangente a la recta $\dot{x} = 0$. Extraída de [50].

Otro tipo de bifurcación es la transcítica, la cual surge cuando un sistema tiene un punto fijo para todo valor del parámetro, pero sin embargo dicho punto fijo cambia de estabilidad para cierto valor del parámetro de control. La bifurcación transcítica es el

mecanismo estándar por el que se producen estos cambios de estabilidad. En el desarrollo de Taylor en (3.5), esto corresponde a la situación en que se anula la derivada primera respecto al parámetro, pero no así las derivadas cruzadas de segundo orden. Despreciando derivadas de orden cúbico y superiores en x y de orden cuadrático y superiores en h . La forma normal de esta bifurcación en el caso de $h_c = 0$ está dada por:

$$\dot{x} = hx - x^2 \quad (3.7)$$

El comportamiento del sistema (3.7) se ilustra para los distintos valores del parámetro h en la figura 3.7. A diferencia de la bifurcación nodo-silla, en la bifurcación transcritical los puntos fijos no se aniquilan sino que intercambian su estabilidad.

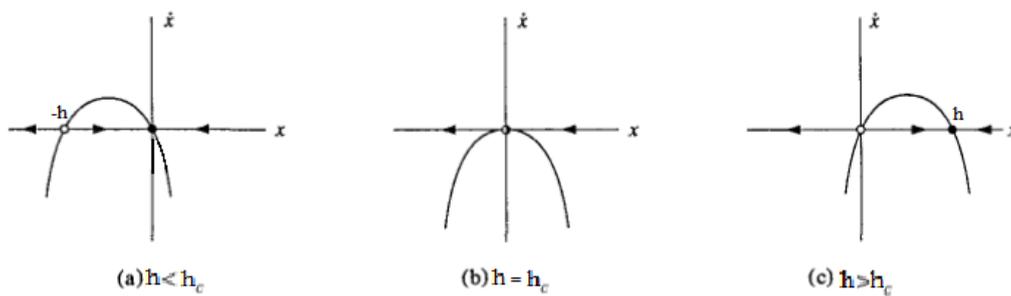


Figura 3.7 – Diagrama de flujo y puntos fijos del sistema (3.7) para distintos valores del parámetro h . Extraída de [48].

La bifurcación denominada tridente, la cual puede ser separada en dos tipos, supercrítica y subcrítica. Cuando $h_c = 0$ la bifurcación tridente supercrítica tiene forma normal:

$$\dot{x} = hx - x^3 \quad (3.8)$$

La bifurcación tridente es común en problemas en los que el sistema tiene una simetría espacial y por lo tanto los puntos fijos aparecen en pares simétricos. El sistema (3.8) es invariante ante el cambio $x \rightarrow -x$, lo cual no es más que la expresión matemática de la simetría espacial. El comportamiento de este sistema para distintos valores del parámetro h se muestra en la figura 3.8. A partir de $h > h_c = 0$ aparecen dos nodos en las posiciones $x = \pm\sqrt{h}$.

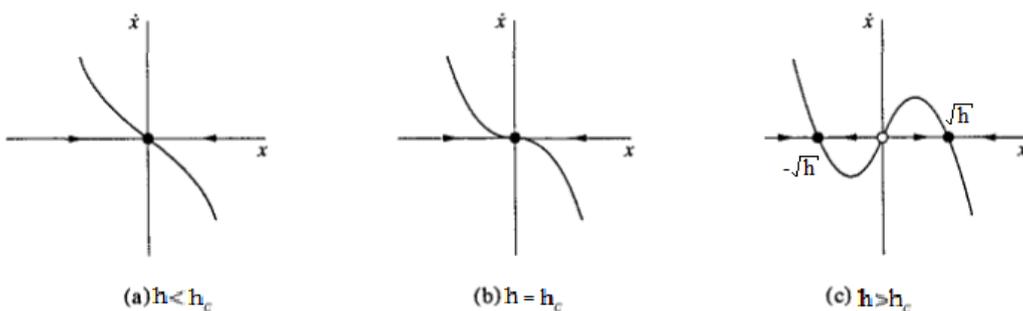


Figura 3.8 – Diagrama de flujo y puntos fijos del sistema (3.8) para distintos valores del parámetro h . Extraída de [50].

La bifurcación tridente subcrítica es muy similar a la supercrítica, pero con la diferencia de que se crean dos fuentes simétricas. El sistema está descrito por la ecuación:

$$\dot{x} = -hx + x^3 \quad (3.9)$$

El comportamiento de este sistema para distintos valores del parámetro h se ilustra en la figura 3.9. En la bifurcación subcrítica si el sistema está a la derecha del punto fijo \sqrt{h} , o a la izquierda del punto fijo $-\sqrt{h}$, éste tenderá al infinito. En los sistemas físicos esta situación normalmente está contrarrestada por un término restitutivo de mayor orden. Dado que el sistema presenta simetría espacial, dicho término deberá ser $-x^5$, por lo que el sistema pasará a ser de la forma $\dot{x} = -hx + x^3 - x^5$.

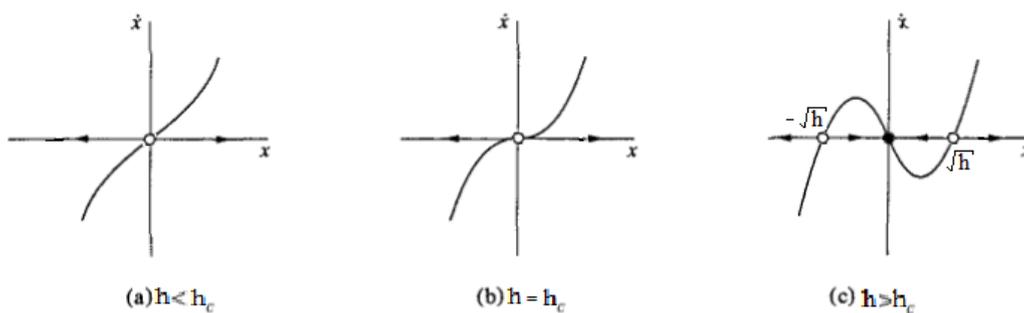


Figura 3.9 – Diagrama de flujo y puntos fijos del sistema (3.9) para distintos valores del parámetro h .

Las bifurcaciones nombradas hasta ahora tienen su análogo en dimensiones mayores. Sin embargo, al pasar a dimensiones mayores o iguales a 2 aparece una nueva clase de bifurcación denominada bifurcación de Hopf en honor al matemático austro-húngaro Eberhard Hopf. Al linearizar un sistema en torno a un punto fijo, los valores propios de la linearización son reales o bien aparecer de a pares complejos conjugados. Las bifurcaciones de Hopf surgen cuando un punto fijo, pierde/gana estabilidad con el pasaje de una pareja de valores propios complejos conjugados cruza el eje imaginario del plano complejo. Es decir, sus partes reales pasan de negativas a positivas o viceversa.

En esta bifurcación ocurren dos sucesos. Por un lado, un sistema que decae al equilibrio por espirales descendentes, al variar el parámetro de control, decae cada vez más lento hasta que, para un cierto valor crítico del parámetro, el sistema pasa a tener espirales ascendentes. Por otra parte, luego de esta desestabilización del punto fijo, el movimiento final es un ciclo límite de pequeña amplitud. Cuando ocurren ambos eventos se dice que el sistema sufrió una bifurcación de Hopf supercrítica. Es decir, una espiral estable cambia a una espiral inestable rodeada por un ciclo límite.

Por otro lado, la bifurcación de Hopf subcrítica es similar; un sistema que depende de un parámetro de control tiene una espiral estable rodeada por un ciclo límite inestable. Al variar el parámetro, el ciclo límite inestable se encoje hasta colapsar con el nodo (que provoca la

espiral descendente) y genera que el nodo se vuelva una fuente, causante de una espiral ascendente. En los sistemas físicos el ciclo límite inestable normalmente está rodeado por otro ciclo límite estable que luego de la bifurcación es el único atractor presente. La forma normal de la bifurcación de Hopf supercrítica y subcrítica es:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -y + x(\mu + \alpha(x^2 + y^2)) \\ \dot{y} &= x + y(\mu + \alpha(x^2 + y^2)) \end{aligned} \quad (3.10)$$

Donde $\alpha = -1$ en el caso supercrítico y $\alpha = 1$ en el caso subcrítico. En la figura 3.10 se puede observar el diagrama de bifurcación correspondiente al caso supercrítico.

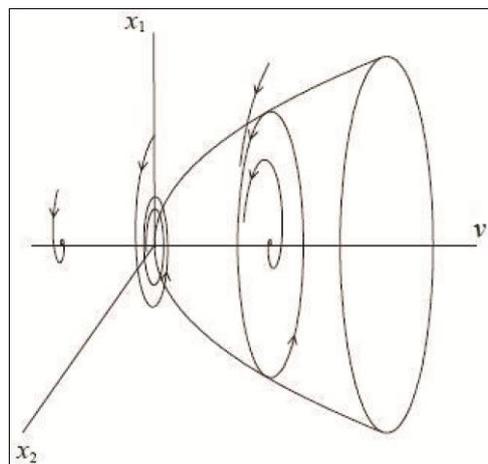


Figura 3.10 – Diagrama de bifurcación de la bifurcación de Hopf, sistema (3.10). Extraída de [52].

Todas las bifurcaciones mencionadas son bifurcaciones de codimensión 1. Es decir, bifurcaciones que requieren de un único parámetro para poder ocurrir.

Es de resaltar que en los sistemas bidimensionales hay otros tres tipos de bifurcaciones que dan lugar a la creación o aniquilación de ciclos límites: bifurcación de ciclos nodo-silla, bifurcación de período infinito y bifurcación homoclínica.

Según el teorema de Poincaré-Bendixson no puede haber caos en dimensiones inferiores a 3 [53][54]. Es decir que las posibilidades dinámicas son muy limitadas en el plano de fase. Si una trayectoria está confinada a una región cerrada y acotada que no contiene puntos fijos, entonces la trayectoria debe alcanzar eventualmente un ciclo límite y por lo tanto no puede haber caos. El teorema de Poincaré-Bendixson ya no es cierto para dimensión mayor o igual a 3. En dimensiones 3+, puede suceder que las trayectorias sean atraídas hacia un objeto de geometría compleja denominado atractor extraño, en donde el movimiento es aperiódico y sensible a las condiciones iniciales.

CAPÍTULO 4 - MODELOS DE NEURONAS

Las unidades básicas en las redes neuronales tanto referidas al cerebro como RNA, son las neuronas. En la sección 4.1 se introduce el marco histórico en el que surge su descubrimiento y varias de sus características. La sección 4.2 se centra en algunos modelos de redes neuronales, principalmente se comenta el modelo de Hodgkin y Huxley y su reducción para la obtención del modelo de FitzHugh-Nagumo. Las interacciones entre neuronas, que se dan por medio de las sinapsis, se mencionan en la sección 4.3 donde se comentan las sinapsis químicas y sinapsis eléctricas. Por último en la sección 4.4 se discute y analiza en profundidad el modelo de FitzHugh-Nagumo.

4.1. Introducción

El surgimiento del concepto de neuronas como unidades funcionales en el sistema nervioso data de fines del siglo XIX. Camillo Golgi desarrolló un método para el estudio de los tejidos nerviosos que consistía en la tinción del tejido mediante cromato de plata [55]. Golgi utilizó este método y encontró células nerviosas que presentaban ramificaciones a través de las cuales tenían contacto con otras células. Esto se debía a que la técnica marcaba las células en toda su extensión y no sólo una sección. Santiago Ramón y Cajal [56], fundador de la doctrina de la neurona, modificó esta técnica y la aplicó en muestras de cerebros más jóvenes (los cuales presentaban características más propicias para el uso de esta técnica). El resultado fue una clara distinción de las neuronas y de su morfología. A partir de sus observaciones mediante microscopio, Ramón y Cajal realizó dibujos de las neuronas como el de la figura 4.1.



Figura 4.1 – Dibujos realizados por Ramón y Cajal de neuronas a partir de observación mediante microscopio.

Existen varios tipos de neuronas diferentes, pero que sin embargo en su gran mayoría comparten algunas características básicas [57]. En la figura 4.2 se muestran varios tipos de neuronas distintas. En dicha figura se observa qué, a pesar de las diferencias, todas estas neuronas presentan características similares. Una neurona genérica podría verse como en la figura 4.3 [58][59]. Básicamente, la neurona consiste en un cuerpo denominado “soma” a partir del cual surgen muchas ramificaciones finas llamadas “dendritas”. Estas ramificaciones tienen la función de conducir las señales al soma de la neurona (más recientemente se sabe de dendritas que llevan señales desde el soma hacia otras neuronas) [58]. A partir del soma surge también una fibra muy larga llamada “axón” y que por lo general se separa en muchas fibras más finas conocidas como “arborización axonal”. Las puntas de estas ramificaciones son las “terminales nerviosas” que inciden en dendritas, axones o somas de otras neuronas, contacto que se conoce como sinapsis.

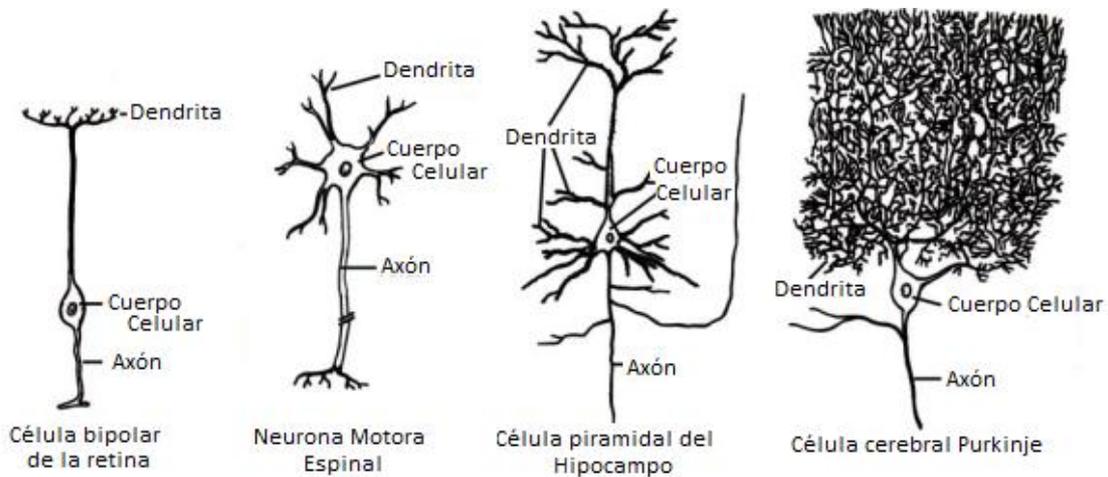


Figura 4.2 – Algunos tipos de neuronas. Modificada de [57].

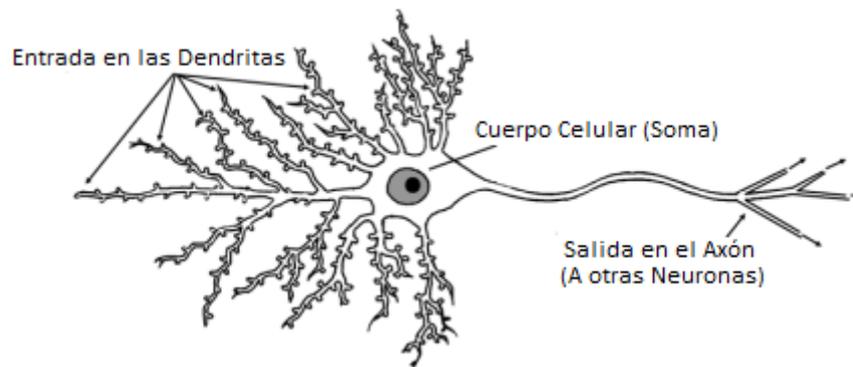
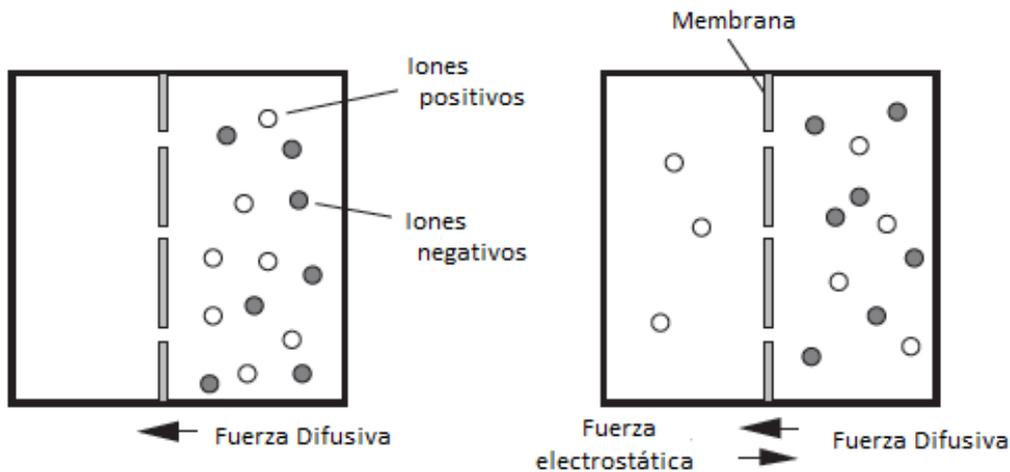


Figura 4.3 – Esquema de una neurona genérica. Modificada de [57].

Una de las características centrales de las neuronas es la actividad eléctrica de su membrana que determina la forma en que se propagan los estímulos a lo largo de los axones y las dendritas. Esta actividad eléctrica se debe a que algunas sales presentes en el cuerpo se

disocian en el medio intracelular y extracelular en iones positivos y negativos. Por ejemplo, el cloruro de sodio se separa en un ion positivo de sodio (Na^+) y un ion negativo de cloro (Cl^-), otros iones presentes en estos medio son el potasio (K^+) y el calcio (Ca^{+2}). La membrana de las neuronas, compuesta por dos capas de moléculas, presenta diferentes permeabilidades a cada tipo de ion, que depende de los canales iónicos. Estos canales están formados por macromoléculas que son selectivas respecto al sodio, potasio o calcio. Esta diferencia en las permeabilidades tiene como consecuencia diferentes concentraciones de iones en el interior y el exterior de las neuronas; lo cual a fin de cuentas deriva en un interior celular negativamente cargado respecto al exterior [60]. Este fenómeno se explica de la siguiente manera, considérese la figura 4.4 en la cual se muestra una región extracelular (partes izquierda), una membrana con poros, representando los canales iónicos (sólo permeables a un tipo de ión), y una región intracelular (partes derecha).



**Figura 4.4 – Esquema de la difusión de iones a través de la membrana neuronal.
Modificada de [61].**

Si inicialmente no hay iones en el exterior de la neurona, la difusión hará que, a través de los canales, fluyan iones positivos al exterior (son los únicos a los cuales la membrana es permeable en este ejemplo). A medida que el exterior aumenta su concentración de iones positivos, hay una disminución en el flujo neto hacia el interior debido a un menor gradiente de concentración. Por otro lado, comienza a generarse una repulsión electrostática debido a la carga que se está acumulando en el exterior. Eventualmente se alcanza un equilibrio entre la difusión y la repulsión electrostática que da lugar a una situación de equilibrio en la cual el interior está cargado más positivamente que el exterior [61]. En concreto, si inicialmente el interior celular tiene una mayor concentración de potasio (y este es el único ion con sus canales iónicos abiertos), el potasio difundirá hacia el exterior, dando lugar a una diferencia de potencial que competirá con la difusión y derivará en un interior celular más negativamente cargado.

En la neurona los flujos iónicos principales son los del sodio y el potasio. El potencial de equilibrio del potasio es cercano a los $-80mV$ (interior respecto al exterior) mientras que el del sodio es del orden de los $58mV$. Debido a que la membrana neuronal es bastante más permeable al potasio, el potencial de equilibrio está dominado mayoritariamente por éste y como resultado, en el equilibrio, el potencial de la neurona resulta cercano a los $-70mV$.

Un potencial de acción consiste en un pulso que se propaga a lo largo del axón de la neurona. Cuando la diferencia de potencial entre el interior y el exterior alcanza un cierto umbral (posiblemente debido a corrientes externas inyectadas, interacciones con otras neuronas, etc.), los canales de sodio se abren automáticamente y se produce un flujo positivo de iones de sodio hacia el interior de la neurona. Esta corriente iónica tiene como consecuencias una despolarización de la membrana neuronal. A su vez, esta despolarización provoca que los canales de potasio se abran, induciendo un flujo de iones de potasio hacia el exterior, restaurando así la diferencia de potencial original. Previo a retornar a la diferencia de potencial de equilibrio de la membrana, ésta pasa por un estado de hiperpolarización (es decir, yendo más allá del potencial de equilibrio). Todos estos fenómenos concatenados son lo que se conoce como potencial de acción, que se da en una región de la membrana y se propaga a lo largo de la misma.

La teoría del cable que modela el fenómeno de la propagación del potencial de acción se aplica a las dendritas o axones. Consiste básicamente, en dividir una dendrita o axón en partes muy pequeñas, cada una de las cuales se comporta como un circuito electrónico. Cada uno de estos circuitos (Modelo de Hodgkin-Huxley para la membrana, ver figura 4.6) está concatenado con el resto formando una especie de cable no lineal. Un análisis detallado de este modelo da lugar a una ecuación diferencial que describe la propagación del de estas obteniéndose una ecuación diferencial que modela la propagación del potencial de acción a lo largo de la dendrita o el axón.

4.2. Modelos Neuronales

Las redes neuronales surgieron, al menos conceptualmente, hacia finales del siglo XIX cuando se concluyó que el procesamiento de la información, los conocimientos adquiridos, en definitiva la actividad cognitiva del ser humano, estaba principalmente apoyada en un gran número de unidades básicas llamadas neuronas, que se interconectaban (interacción denominada sinapsis) entre ellas formando una estructura tipo red.

El cerebro presenta características muy interesantes desde el punto de vista de un computador: es robusto y tolerante a fallas (las neuronas mueren a diario sin afectar el rendimiento), es flexible (se auto regula y aprende a adaptarse a nuevos ambientes), puede manejar información difusa, con ruido o inconsistente. En la figura 4.5 se muestra una imagen de un perro dálmata en blanco y negro con un fondo ruidoso. Para una persona es relativamente sencillo ver el dálmata en la figura 4.5, sin embargo, la exigencia que le presenta a un computador secuencial es enorme.



Figura 4.5 - Ejemplo de un patrón complejo. Foto en blanco y negro de un dalmata con un fondo ruidoso que lo camufla. Extraída de [62].

Esta actividad de reconocimiento, el cerebro la puede realizar gracias a sus componentes. El cerebro está formado por un gran número de neuronas (10^{11}) las cuales están acopladas con receptores y efectores, que reciben los estímulos, lo transfieren a las neuronas y luego de procesarlo transmiten la respuesta generada. Los estudios anatómicos y fisiológicos indican que desde el punto de vista organizativo, las neuronas del cerebro tienen un gran número de conexiones entre ellas y forman patrones de interconexión muy complejos. Por otro lado, dentro del cerebro no hay un único tipo de neuronas sino que hay varias diferentes con tipos de señales distintas. Estas señales, que recibe cada neurona, interactúan de forma altamente no lineal y a su vez dependen de muchos factores, los cuales varían con la acumulación de experiencia. Los estados por los que pasa la membrana de una neurona son, en la gran mayoría de éstas, de tipo todo o nada. Es decir, su potencial de membrana está en reposo o despolarizado (aunque la variación entre estos estados es continua).

Finalmente, se sabe que el cerebro se organiza en subredes tanto desde un punto de vista funcional como anatómico; la densidad de conexiones en las subredes es muy alta, habiendo conexiones a neuronas distantes (o de otras subredes) con menor densidad. Este tipo de conectividad permite que, cuando el cerebro tiene que resolver un problema, cada una de estas unidades trabaja independiente de las otras pero de forma colectiva en sus salidas; logrando un procesamiento en paralelo masivo seguido de un procesamiento en serie e integrador de esas señales.

Los trabajos realizados por A. L. Hodgkin y A. F. Huxley en torno a la actividad eléctrica de la membrana del axón gigante de calamar los llevaron a formular un modelo de esta actividad que reproduce una gran variedad de comportamientos de las neuronas [63]. Este modelo, denominado aquí HH, fue fundado a partir de mediciones y suposiciones sobre el axón del calamar gigante pero sus resultados lo conciben como el modelo más aceptado para describir la dinámica de las corrientes iónicas a través de la membrana neuronal. El modelo HH

consiste de cuatro variables y es el precursor de los modelos modernos de neuronas. Por tales motivos se presentan a continuación las ecuaciones que describen su dinámica.

$$\begin{aligned}
 C \frac{dV}{dt} &= -\bar{g}_K n^4 (V - V_K) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) - \bar{g}_L (V - V_L) + I \\
 \frac{dm}{dt} &= \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m \\
 \frac{dn}{dt} &= \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n \\
 \frac{dh}{dt} &= \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h
 \end{aligned}
 \tag{4.1}$$

Donde V representa el potencial de membrana; I es una corriente externa aplicada; m , n y h , que varían entre 0 y 1, determinan la activación de la permeabilidad de la membrana al pasaje del ion sodio, la inactivación de la membrana al pasaje del ion sodio y la activación de la membrana al pasaje del ion potasio, respectivamente; C es la capacitancia de la membrana; \bar{g}_K , \bar{g}_{Na} y \bar{g}_L representan la conductancia máxima de la membrana respecto al potasio, sodio y a fugas (principalmente debidas al cloro) de corriente; V_K , V_{Na} y V_L representan los potenciales de Nernst [64][65][66] de equilibrio para el potasio, el sodio y las corrientes de fuga. Las funciones α_x y β_x , con $x \in \{m, n, h\}$, son funciones determinadas experimentalmente, que dependen del potencial instantáneo de la membrana V , y representan las tasa de cambio de las variables $\{m, n, h\}$. Este modelo surge de varios trabajos previos en los cuáles Hodgkin y Huxley [67][68][69][70] determinaron que el comportamiento del potencial de membrana se podía representar por un circuito análogo como el mostrado en la figura 4.6.

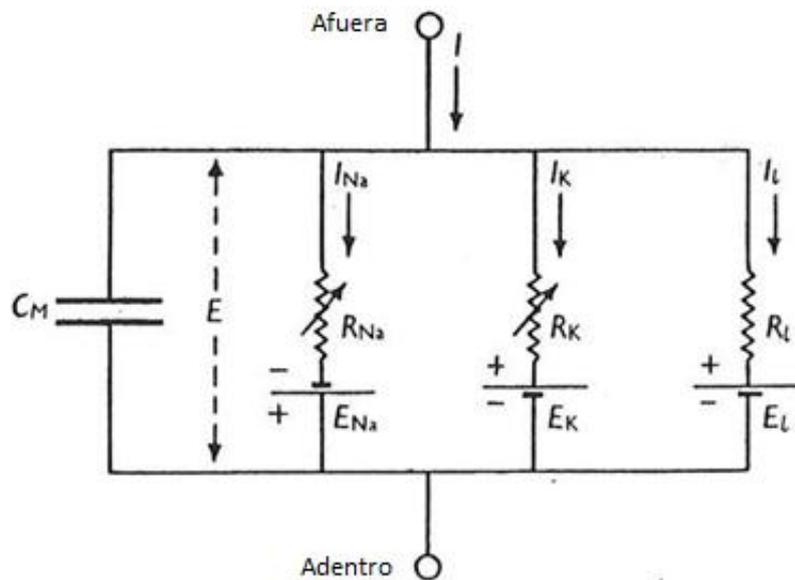


Figura 4.6 – Circuito eléctrico que representa la membrana neuronal. Modificado de [63].

A comienzo de los años 60 Richard FitzHugh [15] observó que una determinada proyección de las variables del sistema HH en el espacio de fases, tenía un comportamiento muy similar al que él denominó modelo Bonhoeffer-Van der Pol (BVP). FitzHugh notó que dos

de las variables del modelo HH (4.1) tienen una dinámica con una escala de tiempo rápida (V, m), y otras dos con una escala de tiempo más lenta (n, h) [71]. Basado en eso propuso un modelo más sencillo que el modelo HH, para reproducir la actividad excitatoria de la membrana neuronal [15]. Más concretamente, una proyección que observó FitzHugh y su comparación con el modelo que propuso se ilustra en la figura 4.7.

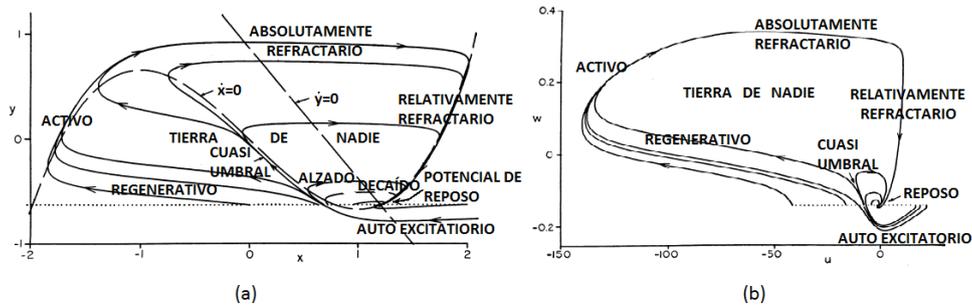


Figura 4.7 – (a) Espacio de fases y diagrama del estado fisiológico del modelo BVP. (b) Diagrama del estado fisiológico obtenido mediante una proyección desde el espacio de fases del sistema HH en un plano determinado por $u = V - 36m$, $w = (n - h)/2$. Modificado de [15].

Posteriormente Jin-Ichi Nagumo, Suguru Arimoto, y Shuji Yoshizawa propusieron un circuito que era modelado por esas mismas ecuaciones [16]. Desde entonces el modelo es conocido como el modelo de FitzHugh-Nagumo. El circuito propuesto por Nagumo se observa en la figura 4.8a, donde la curva de voltaje corriente característica del diodo que aparece en el circuito se muestra en 4.8b.

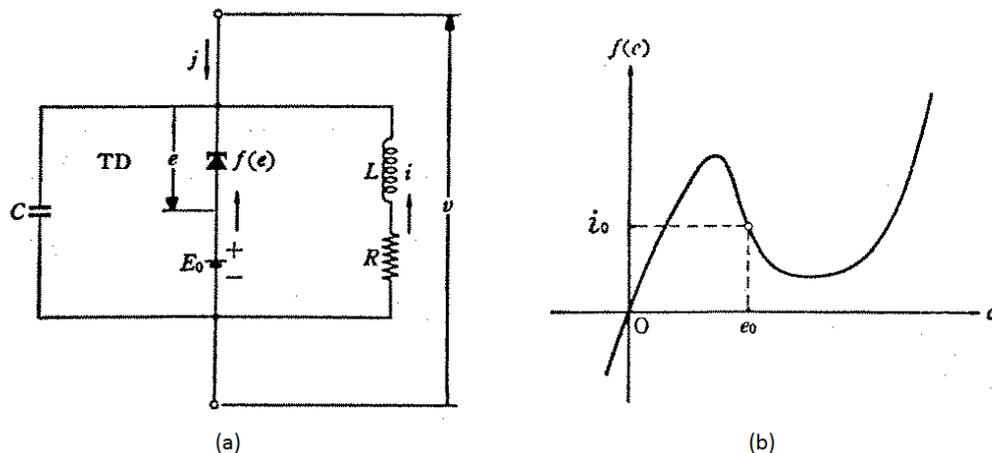


Figura 4.8 – (a) Circuito electrónico modelado por el sistema BVP propuesto por Nagumo. (b) Curva de voltaje corriente característica del diodo en (a). Extraído de [16].

Existen varios modelos que han surgido a partir de los trabajos de Hodgkin y Huxley. Entre ellos está el de Catherine Morris y Harold Lecar qué, siguiendo los pasos de Hodgkin y Huxley, publicaron un modelo de dos variables que tenía parámetros con significado biológico y que modela bien las características excitatorias de las células [72]. Otro modelo muy utilizado es el de Hindmarsh-Rose [73] que también está basado en el modelo HH, pero a diferencia del modelo FHN, tiene tres variables y para ciertos parámetros puede presentar comportamiento caótico (es una consecuencia del teorema de Poincaré-Bendixson). Un último modelo a mencionar es el de Bär-Eiswirth [20], éste surge en un intento de modelar dinámica de espirales en medios excitables.

El modelo Bär-Eiswirth (BE) es un modelo bidimensional que surge en el ámbito de medios excitables y por tal motivo tiene un gran parentesco con el FHN. Para un nodo i con variables u_i y v_i sus ecuaciones son:

$$\frac{du_i}{dt} = -\frac{1}{\varepsilon} u_i (u_i - 1) \left(u_i - \frac{v_i + b}{a} \right)$$

$$\frac{dv_i}{dt} = f(u_i, v_i)$$

Con:

$$f(u, v) = \begin{cases} -v & u \leq \frac{1}{3} \\ 1 - 6.75u(u-1)^2 - v & \frac{1}{3} \leq u \leq 1 \\ 1 - v & u \geq 1 \end{cases}$$

Los puntos fijos del sistema y su estabilidad en función de los parámetros a y b , con un valor de $\varepsilon = 0.04$, pueden observarse en la figura 4.9. Allí se muestra la superficie de puntos fijos \mathcal{M} en el espacio (u, a, b) .

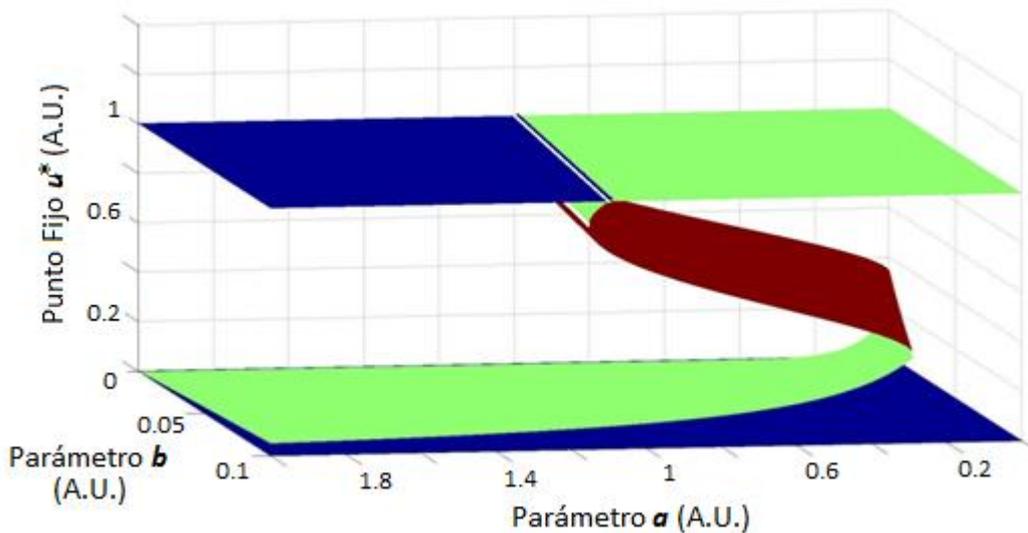


Figura 4.9 – Punto fijo u^* en función de los parámetros a y b .

En color verde están los nodos silla, en azul los nodos estables y en rojo los inestables, las líneas blancas que se observan sobre las superficies resaltan las bifurcaciones. Varias bifurcaciones pueden observarse en esta sistema para el rango de valores de $u \in [0, 1 + \delta]$. El motivo de colocar $\delta > 0$ es para poder observar una bifurcación transcítica en $u^* = 1$. Por otra parte se observan dos bifurcaciones de tipo nodo-silla especificadas por los dobleces de la superficie \mathcal{M} .

4.3. Modelos de Sinapsis

En las sinapsis, por lo general, el flujo es desde las dendritas hacia el soma y convergiendo en el comienzo del axón para propagarse a lo largo del mismo hacia otras sinapsis. La membrana de la terminal nerviosa se denomina membrana pre sináptica y la membrana de la neurona en la cual incide la terminal nerviosa es la membrana post sináptica. Existen dos tipos de sinapsis entre las neuronas, las sinapsis químicas y las sinapsis eléctricas [74].

4.3.1 Sinapsis químicas

Las sinapsis químicas son las principales encargadas del flujo de información entre las neuronas. En la figura 4.10 se muestra una sinapsis química típica. La sinapsis entre las neuronas consiste en un pequeño espacio llamado “hendidura sináptica” que separa a las neuronas. El proceso de transmisión de información se produce en una emisión, hacia la hendidura sináptica, de neurotransmisores (sustancia química) contenidos en pequeños paquetes denominados vesículas sinápticas. Esta emisión es debida a la llegada de un potencial de acción a la membrana pre sináptica. Los neurotransmisores difunden a través de la hendidura sináptica hacia la membrana post sináptica donde son captados por receptores ubicados en ésta. Este proceso tiene por resultado un cambio en el potencial eléctrico de dicha membrana.

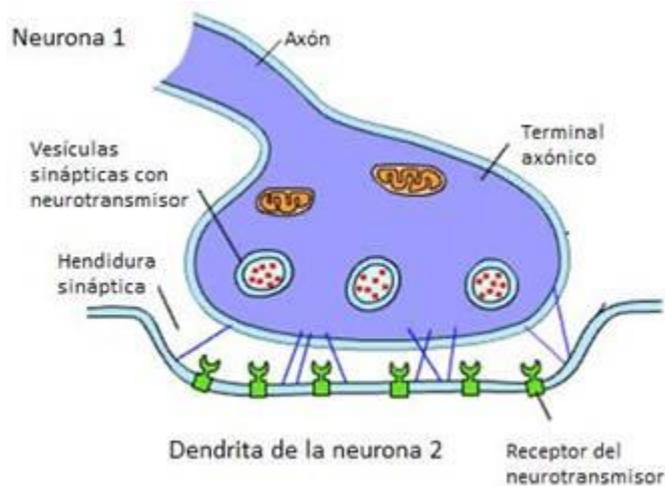


Figura 4.10 – Esquema de una sinapsis química. Extraído de [75].

Según el efecto que causen, las sinapsis pueden ser excitatorias o inhibitorias. Es decir, si generan un aumento del potencial de membrana de la neurona post sináptica se dice que las sinapsis son excitatorias, y si generan una disminución del potencial de membrana se dicen inhibitorias. Los modelos de estas sinapsis por lo general no consideran el proceso de difusión intermedio ya que experimentalmente se constata que, debido a la estrechez de la hendidura sináptica, el tiempo requerido para la difusión de los neurotransmisores es mucho menor que el tiempo del proceso de emisión y recepción de éstos.

Varios modelos de este tipo de sinapsis describen el comportamiento de la concentración de neurotransmisores contenidos en la hendidura sináptica en función del potencial de membrana de la neurona pre sináptica junto a parámetros a determinar experimentalmente. Otros modelan la mencionada concentración mediante un modelo con reacciones y una cinética concreta. Posteriormente se modela el cambio en el potencial de membrana de la neurona post sináptica con un término aditivo, por ejemplo en la primer ecuación de (4.1) similar a uno de los sumandos, de una conductividad asociada a un tipo de receptor multiplicado por la fracción de canales abiertos y una diferencia de potencial entre el potencial de la membrana post sináptica y el potencial de Nernst del canal iónico correspondiente. A su vez, la fracción de canales abiertos tiene una dinámica modelada como una función de los tiempos en que dispara la neurona, la concentración de neurotransmisores y algunos otros parámetros.

4.3.2 Sinapsis eléctricas

Las sinapsis eléctricas se modelan de forma más sencilla. Experimentalmente se constata que es una buena aproximación el modelar la dinámica de las neuronas con una sinapsis eléctrica como un término de corriente aditivo en la primer ecuación de (4.1). Dicha corriente es igual a una cierta conductividad multiplicada por la diferencia de potencial entre las neuronas involucradas y el signo de dicha corriente depende de qué neurona está siendo considerada.

Desde un punto de vista biológico, la sinapsis eléctrica consiste en proteínas de la membrana neuronal que hacen de uniones (o canales) entre los citoplasmas de ambas neuronas, ofreciendo una baja resistencia al flujo de iones y moléculas. Se puede apreciar en la figura 4.11 un esquema de esto. Algunos iones y moléculas pueden pasar a través de estos canales generando una corriente y es por ello que estas sinapsis son mayoritariamente bidireccionales, aunque existen uniones que restringen el flujo a una única dirección. Debido a como es el proceso en este tipo de sinapsis resulta claro que estas son más rápidas que las sinapsis químicas (en un orden de magnitud). Por esta razón este tipo de sinapsis está involucrada en procesos que requieren una respuesta rápida como por ejemplo en reflejos defensivos o en la retina.

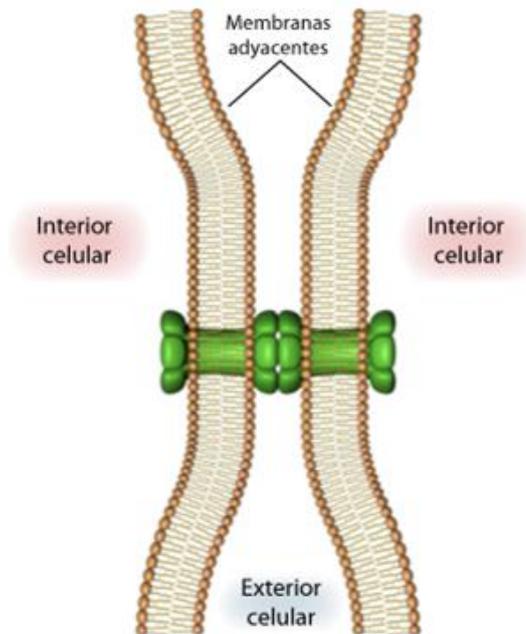


Figura 4.11 – Esquema de una sinapsis eléctrica. Extraído de [76].

Cuando este tipo de uniones vincula a muchas neuronas de un mismo tipo tiende a sincronizar los potenciales de acción de las mismas y se comportan como una unidad. Experimentalmente se encuentra que las sinapsis eléctricas no ocurren entre todos los tipos de neuronas. Aunque se sabe que ocurren entre neuronas excitables [77] además de en células cardíacas y gliales.

4.4. Análisis del Modelo de FitzHugh-Nagumo (FHN)

Según las características que se quieran representar de las neuronas, se trabaja sobre un modelo u otro. En general, un modelo más completo implica un sistema más complejo, con un número de variables y parámetros muy grande. En este trabajo se utiliza el sistema de FitzHugh-Nagumo por su simplicidad y por ser una buena representación de la excitabilidad de las neuronas.

4.4.1 Estudio de Estabilidad

El modelo de FitzHugh-Nagumo (FHN) es una reducción del modelo de neurona de Hodgkin-Huxley (HH), que consiste de dos variables, una excitatoria y una inhibitoria. Richard FitzHugh notó cómo, en el modelo HH, una proyección adecuada del espacio de fases en un plano revela un comportamiento muy similar al que presenta el modelo BVP. Este modelo reproduce de forma simplificada la propiedad excitatoria de las neuronas.

El sistema de ecuaciones para el modelo FHN está dado por:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = F(u, v) = \begin{pmatrix} F_1(u, v) \\ F_2(u, v) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -u(u-1)(u-a) - v \\ \epsilon(u - bv + c) \end{pmatrix} \quad (4.2)$$

Respecto al modelo HH, la variable excitatoria u está asociada al potencial de membrana V y a la activación del canal de sodio m , mientras que la variable v está relacionado con la activación del canal del potasio n y la inactivación del canal del sodio h . El parámetro a está relacionado con el umbral de disparo del potencial, ϵ con las diferentes escalas de tiempo de las variables, b y c junto con el resto de los parámetros determinan el tipo de estabilidad y puntos fijos del sistema. FitzHugh puso restricciones en los parámetros para que el sistema tenga un único punto fijo estable reproduciendo la característica de las neuronas de mantenerse con su potencial de membrana de reposo hasta ser excitada externamente. Si una corriente externa se aplicase a la membrana, la diferencia de potencial en la misma aumentaría o disminuiría de acuerdo a su capacidad C de la forma $\frac{dV}{dt} = \frac{I}{C}$; en el modelo FHN se coloca una corriente adimensionada I como un término aditivo en F_1 .

Para obtener un comportamiento deseado del sistema, se debe conocer cómo varía la dinámica del mismo con los parámetros. El modelo FHN (4.2) puede tener uno, dos o tres puntos fijos. Para saber cuántos o cuáles son los puntos fijos se observan las nullclines.

$$\begin{aligned} \frac{du}{dt} = F_1(u, v) &= -u(u-1)(u-a) - v = 0 \\ \frac{dv}{dt} = F_2(u, v) &= \epsilon(u - bv + c) = 0 \end{aligned}$$

De donde se obtiene que los puntos fijos (u^*, v^*) del sistema satisfacen la ecuación cúbica y las ecuaciones:

$$f(u^*) = u^{*3} - (1+a)u^{*2} + (a+b^{-1})u^* + cb^{-1} = 0 \quad (4.3a)$$

$$v^* = \frac{u^* + c}{b} \quad (4.3b)$$

A partir de la función f es posible obtener la cantidad de puntos fijos del sistema. Sin embargo, haciendo uso de la derivada primera de dicha función se obtienen condiciones simples.

$$f'(u) = 3u^2 - 2(1+a)u + a + b^{-1}$$

A partir de lo cual se concluye que el sistema FHN tiene un único punto fijo si se cumple alguno de las siguientes condiciones:

- I. Si $(1+a)^2 \leq 3(a+b^{-1})$.
- II. Si $\{f(u_{m_+}) > 0\}$ o $\{f(u_{m_-}) < 0\}$ con $u_{m_{\pm}} = \frac{1+a \pm \sqrt{(1+a)^2 - 3(a+b^{-1})}}{3}$ las soluciones de la ecuación $f'(u) = 0$.

El sistema de FHN tendrá únicamente dos puntos fijos si se cumple la siguiente condición:

- I. $\{f(u_{m_+}) = 0 \text{ y } f(u_{m_-}) > 0\}$ o $\{f(u_{m_+}) < 0 \text{ y } f(u_{m_-}) = 0\}$ donde, al igual que antes, $u_{m_{\pm}} = \frac{1+a \pm \sqrt{(1+a)^2 - 3(a+b^{-1})}}{3}$ son las soluciones de la ecuación $f'(u) = 0$.

Finalmente, el sistema de FHN tendrá tres puntos fijos para el caso en que se cumpla la condición:

- I. $\{f(u_{m_+}) < 0 \text{ y } f(u_{m_-}) > 0\}$ donde $u_{m_{\pm}} = \frac{1+a \pm \sqrt{(1+a)^2 - 3(a+b^{-1})}}{3}$ son las soluciones de la ecuación $f'(u) = 0$.

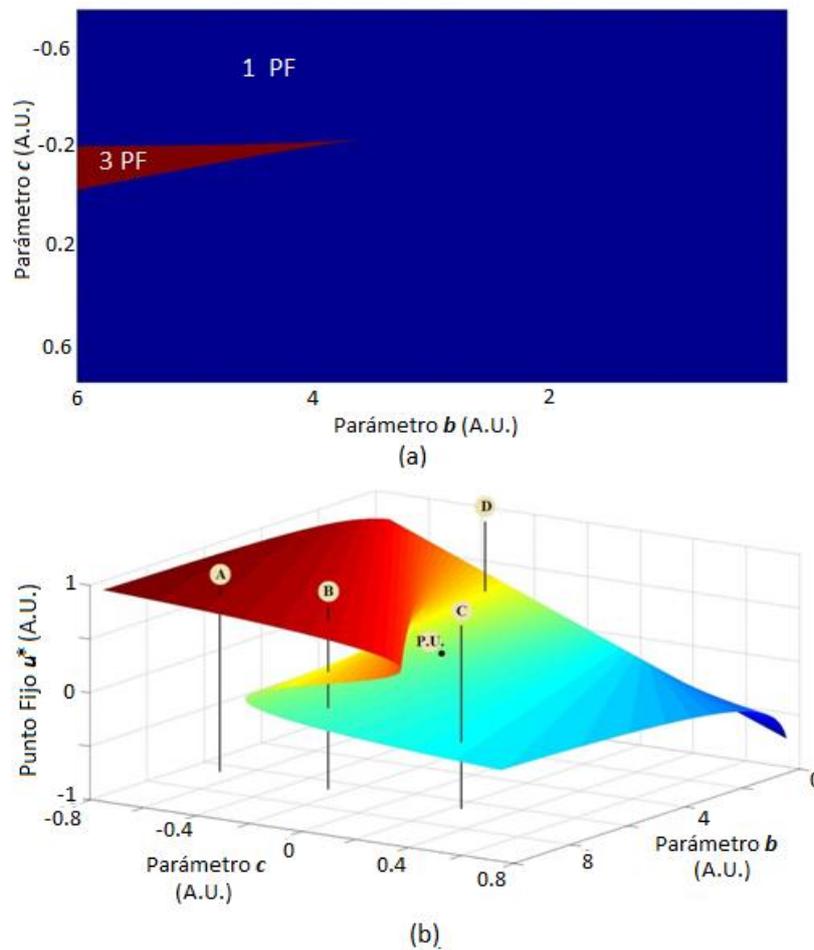


Figura 4.12 – (a) Cantidad de puntos fijos en el espacio de parámetros (b, c) , y (b) Superficie \mathcal{M} con la variable u^* de los puntos fijos en función de los parámetros. El punto negro, con etiqueta $P. U.$, corresponde a los parámetros usados en este trabajo.

En la figura 4.12 se ilustra, en el espacio de parámetros (b, c) , la cantidad de puntos fijos que presenta este modelo. En la parte superior de la figura 4.12 se puede observar una proyección en el plano (b, c) , esta gráfica revela información acerca de algunas bifurcaciones

que presenta este sistema. Más concretamente, la curva que limita las regiones de uno (curvas rojas en la figura 4.13) y tres puntos fijos (curvas verdes en la figura 4.13), es una curva en el espacio de parámetros donde existen únicamente 2 puntos fijos (curvas azules en la figura 4.13). Por otro lado, en la parte inferior se observa la superficie de puntos fijos \mathcal{M} , en el espacio (b, c, u) . Los puntos fijos del sistema consisten en dos variables (u^*, v^*) , pero dada la relación lineal entre éstas, a saber $v^* = \frac{u^* + c}{b}$, no hay riesgo de colapsar dos (o más) puntos fijos del espacio (b, c, u, v) en un mismo punto de la superficie \mathcal{M} en el espacio (b, c, u) .

Estas condiciones también se ilustran en la figura 4.13, donde se observan las tres posibles situaciones desde el punto de vista de la función $f(u^*)$ y de las funciones $F_1(u, v)$ y $F_2(u, v)$.

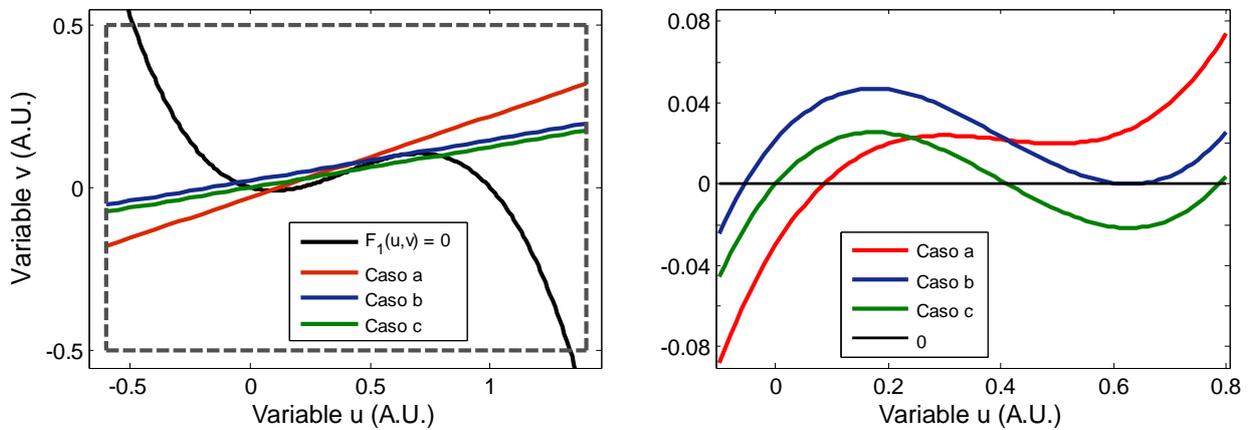


Figura 4.13 – Dos representaciones de posibles intersecciones entre las nullclines para dar lugar a diferente cantidad de puntos fijos. Los parámetros utilizados fueron: (a){ $b = 4 ; c = -0.12$ }, (b){ $b = 8 ; c = +0.172$ }, (c){ $b = 8 ; c = 0$ }.

Una vez obtenidas las condiciones para los puntos fijos, es posible tener una primera aproximación al rango de parámetros que conlleven a la dinámica deseada. Sin embargo aún es necesario conocer, entre otras cosas, la estabilidad de los puntos fijos.

Para analizar la estabilidad de un punto fijo hiperbólico¹¹ (u^*, v^*) se realiza un desarrollo de Taylor de primer orden en torno a dicho punto. Definiendo las perturbaciones $x \equiv u - u^*$ e $y \equiv v - v^*$:

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = DF|_{(u^*, v^*)} \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + t.o.s. \quad (4.4)$$

Donde *t.o.s.* significa términos de orden superior. La matriz $DF|_{(u^*, v^*)}$ es la matriz Jacobiana de la función F definida como:

¹¹ Este procedimiento está asegurado por el teorema de Hartman-Grobman.

$$DF|_{(u^*,v^*)} \equiv \begin{pmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial u}|_{(u^*,v^*)} & \frac{\partial F_2}{\partial u}|_{(u^*,v^*)} \\ \frac{\partial F_2}{\partial u}|_{(u^*,v^*)} & \frac{\partial F_2}{\partial v}|_{(u^*,v^*)} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -3u^{*2} + (1+a)u^* - a & -1 \\ \epsilon & -\epsilon b \end{pmatrix}$$

Las soluciones a una ecuación de la forma de (4.4) están determinadas por los valores propios λ_+ y λ_- de la matriz $DF|_{(u^*,v^*)}$ y sus correspondientes vectores propios (vp_{+x}, vp_{+y}) y (vp_{-x}, vp_{-y}) como:

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} vp_{1x} \\ vp_{1y} \end{pmatrix} e^{\lambda_+ t} + \begin{pmatrix} vp_{2x} \\ vp_{2y} \end{pmatrix} e^{\lambda_- t}$$

Los valores propios, que son determinantes para la estabilidad del punto fijo, están dados por $\tau \equiv tr(DF|_{(u^*,v^*)})$ y $\Delta \equiv det(DF|_{(u^*,v^*)})$ de acuerdo con

$$\lambda_{\pm} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}$$

Es decir, la estabilidad de un punto fijo para un sistema de dos dimensiones está determinada por la traza y el determinante de la matriz Jacobiana previamente mencionada, ecuación 4.4. Un punto fijo hiperbólico tendrá sus dos valores propios con el mismo signo (significando que el punto es, o bien estable, o bien inestable) si $\Delta > 0$, lo cual implica, en función de los parámetros del modelo, que:

$$\epsilon(3bu^{*2} - (1+a)bu^* + ab + 1) > 0$$

Si se considera $\epsilon > 0$ (basado en su interpretación de introducir diferentes escalas temporales en las variables) la condición anterior se transforma en que la expresión en paréntesis sea positiva. Esta condición asegura que los valores propios serán del mismo signo, pero para que el punto fijo sea estable (ambos valores propios negativos) se debe cumplir además que la traza $\tau = \lambda_+ + \lambda_-$ sea $\tau < 0$. Si fuese $\tau > 0$ entonces ambos valores propios serían positivos y el punto fijo será inestable. En términos de los parámetros, las condiciones para la estabilidad de los puntos fijos son:

I. Estable

$$3bu^{*2} - (1+a)bu^* + ab + 1 > 0 \quad (4.5a)$$

$$3u^{*2} - (1+a)u^* + a + \epsilon b > 0 \quad (4.5b)$$

II. Inestable

$$3bu^{*2} - (1+a)bu^* + ab + 1 > 0 \quad (4.6a)$$

$$3u^{*2} - (1+a)u^* + a + \epsilon b < 0 \quad (4.6b)$$

III. Silla

$$3bu^{*2} - (1 + a)bu^* + ab + 1 < 0 \quad (4.7)$$

En la figura 4.14 se muestra la estabilidad de todos los puntos fijos (abajo) sobre la superficie \mathcal{M} . También se pueden observar allí varias bifurcaciones de puntos fijos. Las líneas blancas sobre la superficie \mathcal{M} denotan los dobleces de la misma o la proyección de éstos sobre la otra región de la superficie. En los valores de parámetros, que corresponden a dichas líneas, se dan bifurcaciones de tipo nodo-silla en las cuales se crean dos puntos fijos. Al tratarse de un sistema bidimensional y como dicha bifurcación se da en una única dimensión, uno de los puntos fijos creados ha de ser un punto silla. Las siguientes bifurcaciones evidentes se dan en los límites entre la región de puntos fijos estables (azul) y la región de puntos fijos inestables (rojo), estas bifurcaciones corresponden a bifurcaciones de Hopf. Los parámetros utilizados en gran parte de este trabajo se muestran como un punto negro sobre esta superficie y corresponden a un único punto fijo estable en una región cercana a una bifurcación de Hopf.

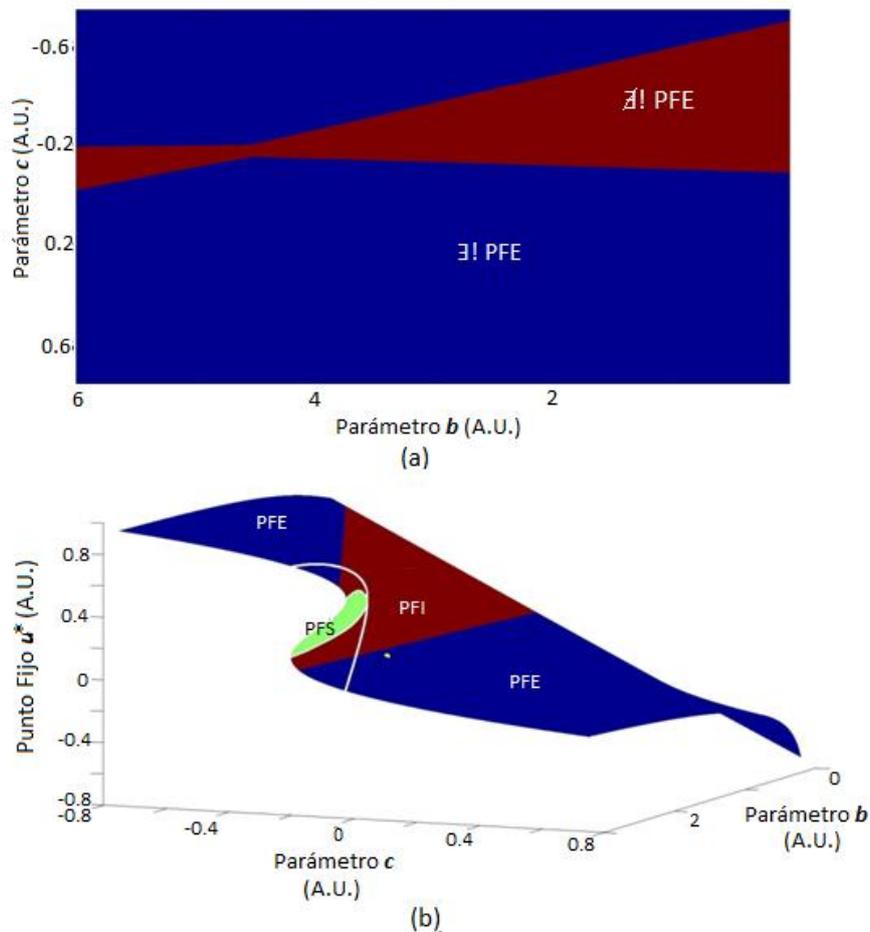


Figura 4.14 – (a) Regiones del espacio de parámetros con condiciones necesarias para corresponder al régimen excitable, (b) Estabilidad de los puntos fijos sobre la superficie \mathcal{M} , el punto amarillo corresponde a los parámetros utilizados en este trabajo.

Se resalta en la parte de arriba de la figura 4.14 la intersección de las regiones de parámetros que corresponden a un único punto fijo y la región en el espacio de parámetros que corresponde a la existencia de al menos un punto fijo estable. La zona en el espacio de parámetros en que el sistema es excitable se encuentra dentro de esta intersección (arriba en la figura 4.14). Para que el sistema se comporte como una neurona excitable, en primera instancia debe tener un único punto fijo estable.

4.4.2 Excitabilidad

No existe una definición matemática exacta del concepto de excitabilidad. La excitabilidad implica que pequeños estímulos del sistema respecto al punto fijo derivan en un retorno inmediato al punto de equilibrio, pero si estos estímulos superan un cierto umbral, el resultado es una excursión del sistema por el espacio de fases previo a retornar al punto de equilibrio. Se podría intentar establecer un criterio para la excitabilidad de la siguiente forma:

Se clasifica un sistema bidimensional como excitable si:

1. Posee un único punto fijo asintóticamente estable.
2. Una perturbación del punto de equilibrio $\delta\vec{u}_1(0)$, arbitrariamente chica cumple que $|\delta\vec{u}_1(t)| \leq |\delta\vec{u}_1(0)| \forall t \geq 0$.
3. Existe una perturbación umbral $\delta\vec{u}_2(0) \neq \vec{0}$ definida como $\delta\vec{u}_2(0) = \min\{\delta\vec{u}(0) : \max_{t \geq 0}\{|\delta\vec{u}(t)|\} \geq 2|\delta\vec{u}(0)|\}$ donde el mínimo hace referencia a la menor norma. Es decir, existe una perturbación umbral para la cual la trayectoria se aleja el doble de su condición inicial.

Esta última condición podría hacerse sobre una dirección determinada del espacio de fases. Por ejemplo, en el caso del sistema FHN donde la variable u representa el potencial, podría definirse la perturbación, respecto del punto fijo, únicamente en la variable u . Es decir, si (u^*, v^*) es el punto fijo, entonces la perturbación umbral se definiría como $(u^* + \delta_{umb}, v^*) = \min_{\delta}\{(u^* + \delta, v^*) : \max_{t \geq 0}\{|\delta\vec{u}(t) - (u^*, v^*)|\} \geq 2\delta\}$ siendo $\delta\vec{u}(t)$ la trayectoria de la perturbación inicial $(u^* + \delta, v^*)$.

A pesar de esto, tal definición de excitabilidad es difícil de aplicar a un sistema ya que requiere conocer las órbitas del mismo. Por este motivo es que simplemente se manejará una noción intuitiva de excitabilidad. La excitabilidad se debe a que el punto fijo está *cercano* a perder su estabilidad y volverse inestable [60], en este caso mediante una bifurcación de Hopf ya que luego de la desestabilización, aparece un ciclo límite. Esto se observa en la figura 4.13 (izquierda), donde un recuadro de trazo gris demarca una región del espacio de fases donde las trayectorias en su borde son hacia el interior de ésta. En el caso en que el sistema tiene un único punto fijo inestable (es decir, posterior a la desestabilización), el teorema de Poincaré-Bendixson [53] asegura la existencia de un ciclo límite dentro de dicha región. Teniendo en cuenta esto, se podría utilizar estos rangos de parámetros para modelar una neurona oscilatoria o

cambios en el comportamiento de una neurona según ésta se encuentre en diferentes circunstancias. En particular, la introducción de una corriente constante a la neurona (un término aditivo en la ecuación para el potencial de membrana), se traduce en una neurona con una frecuencia de *disparo* definida.

Luego de que la variable excitatoria *disparó*, el sistema aunque reciba estímulos tan grandes como el que provocó su excitación, no podrá volver a hacerlo durante un intervalo de tiempo. Esto se condice con el período refractario de una neurona real [78]. Estos factores son los que hacen al sistema de FitzHugh-Nagumo, el modelo más simple que reproduce la dinámica excitatoria de las neuronas.

CAPITULO 5 - METODOLOGÍA

En la realización de esta tesis fue necesaria la implementación y desarrollo de algoritmos para los modelos de las redes y su caracterización, así como también para la evolución dinámica del sistema al introducir un modelo neuronal y de interacción. En este capítulo se explica y esquematiza la metodología utilizada para la generación de las redes de neuronas y su posterior procesamiento. En la sección 5.1 se explica la estructura del programa que genera las redes e integra la dinámica, se describen los algoritmos utilizados para generar las redes Small-World, Libre de Escalas y Regulares Aleatorias; y por último se delinea el método utilizado para la integración de la dinámica, comentando algunas variantes del programa que, aunque no utilizadas, permiten un estudio más completo si así se deseara. En la sección 5.2 se presenta la descripción de los algoritmos utilizados para la caracterización de las redes, distancias geodésicas medias, diámetros, coeficiente de clustering, etc. Además se detalla el procesamiento de las series temporales con la información dinámica del sistema. En el apéndice A se encuentra el paso a paso de algunos algoritmos utilizados.

5.1. Generación de redes

Existen dos tipos de problemas que se desean abordar en este trabajo de tesis. Por un lado el estudio de la estructura de la red, es decir el cambio en las variables que caracterizan las redes, como la distancia geodésica media o el coeficiente de clustering, en función de los parámetros que utiliza el modelo. Por otro lado se estudia la evolución de una red de neuronas, en un modelo de red, bajo un determinado modelo de neurona con un determinado tipo de interacción. La conexión entre estos dos problemas permite investigar la relación entre la topología de la red y la dinámica de un modelo dado.

Para generar las redes e integrar la dinámica fue utilizado el IDE NetBeans 7.3.1 y el lenguaje C++. El programa permite seleccionar entre dos procedimientos: Sin integración de la dinámica o con integración de la dinámica. El primer procedimiento se utilizó para el estudio de la estructura de la red, evitando así el tiempo requerido en la evolución temporal y generando un gran número de redes, para diversos valores de los parámetros. La estructura del programa puede dividirse en dos partes.

En la primera parte, se definen *clases*: red y nodo, cada una de las cuales tiene propiedades o variables que la caracterizan. Junto a estas clases genéricas se introducen un conjunto de operaciones que facilitan y transparentan el código. Estas operaciones son: la suma y resta de un *objeto red* y un *objeto nodo*, y suma, resta, división y multiplicación entre *objeto nodo* y *objeto nodo*. Como la nomenclatura lo sugiere, la adición de un *objeto nodo* a un *objeto red* tiene por resultado la adición de dicho nodo a la estructura de la red; la resta en esta situación elimina dicho nodo de la red. En el caso de las operaciones entre nodos, la suma

(resta) del nodo A más (menos) un nodo B, tiene por consecuencia que el nodo A apunte (deje de apuntar) al nodo B, la multiplicación (división) del nodo A por (sobre) el nodo B deriva en que el nodo A es (deja de ser) apuntado por el nodo B.

En la figura 5.1 se muestran el esquema de funcionamiento del programa. Se trabajó con tres algoritmos distintos: RRN, SW y SF. El programa también cuenta con un algoritmo manual para el testeo del mismo. Los modelos SF y SW parten de una condición inicial determinada, mientras que la red RRN es generada desde cero. Una vez seleccionado el modelo de red a utilizar se establece el parámetro (o rango de parámetros) a utilizar y, se generan y guardan cada una de estas redes (si el proceso que se realiza tiene integración dinámica, se integran las ecuaciones previo a generar una nueva red).

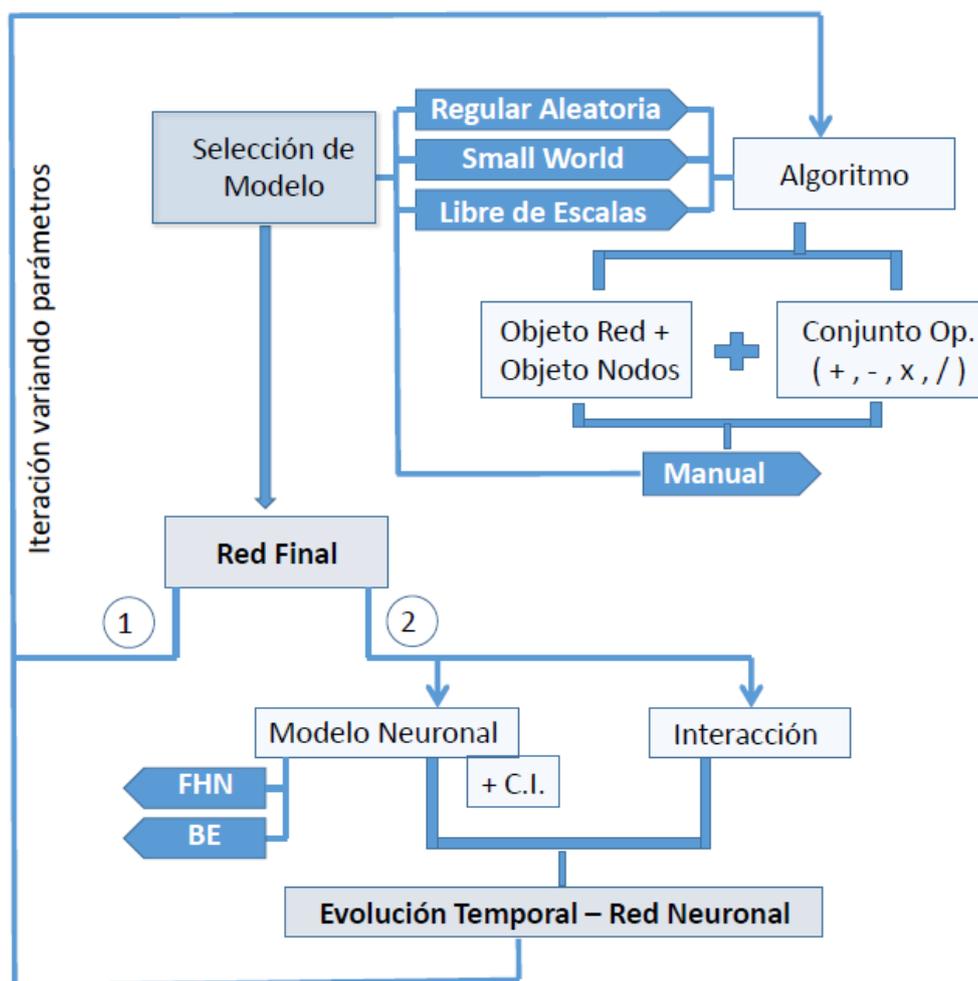


Figura 5.1 - Esquema del funcionamiento del programa para la generación de redes y evolución de la red.

A continuación se describen los algoritmos utilizados para generar los distintos modelos RRN, SW y SF.

5.1.1 Redes Regulares Aleatorias (RRN):

El algoritmo para la generación de RRN toma como insumo el número de nodos de la red y el grado de los nodos (todos los nodos tienen el mismo grado). Sin embargo, estos deben satisfacer la condición de que el número de nodos N y el número de vecinos de cada nodo k no pueden ser ambos impares a la vez. Esto es porque si cada nodo tiene k vecinos y hay N nodos, entonces hay $\frac{kN}{2}$ aristas y kN no puede ser impar. Este algoritmo se esquematiza en la figura 5.2 y una posible red de 10 nodos y 3 vecinos, generada por este algoritmo, se puede observar en la figura 5.3.

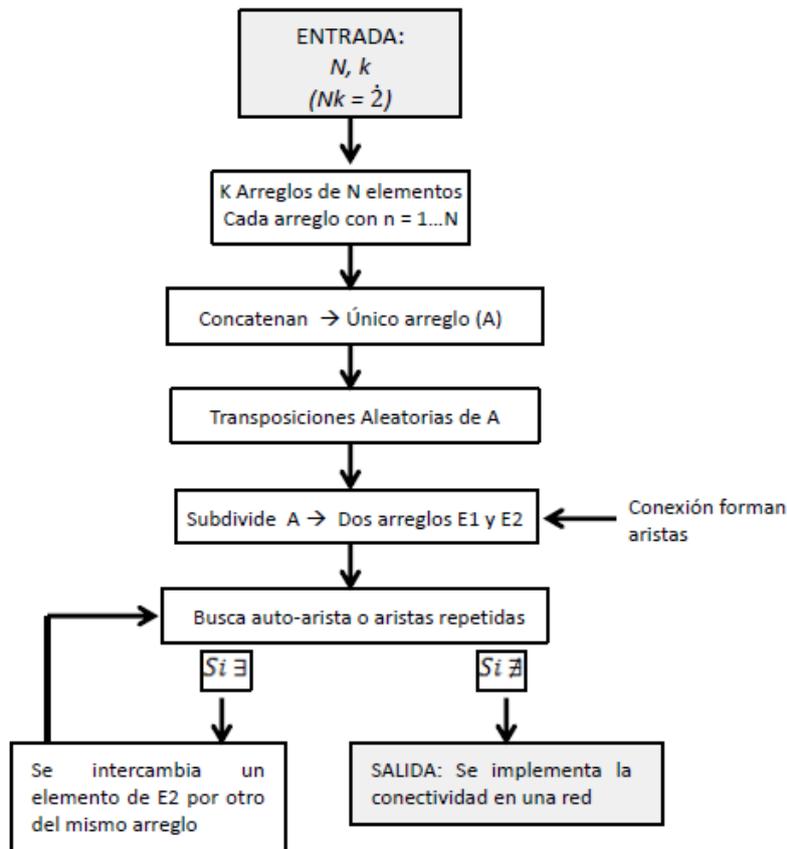


Figura 5.2 – Esquema del algoritmo para generar redes regulares aleatorias.

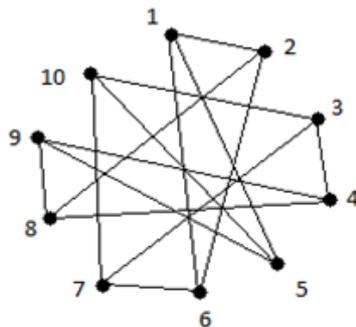


Figura 5.3 – Ejemplo de red regular aleatoria generada por el algoritmo que se esquematiza en la figura 5.2. En este caso se muestra una red con $N = 10$ y $k = 3$.

5.1.2 Redes de Mundo Pequeño (SW):

En la generación de redes de mundo pequeño, se sigue el algoritmo descrito por Watts y Strogatz en [9]. A diferencia del método para la generación de RRN, en este algoritmo, esquematizado en la figura 5.4, la red parte de un estado inicial determinado por N , el número de nodos de la red, y k , el número de vecinos de cada nodo (para todos igual), pero con la restricción de que k debe ser par. Esta restricción surge del hecho de que inicialmente los nodos se disponen de forma ordenada en un anillo y cada uno de ellos se conecta a sus k vecinos más cercanos (es decir, $\frac{k}{2}$ vecinos en sentido horario y $\frac{k}{2}$ en sentido anti horario). Este estado inicial, que es una red regular de orden k , se puede observar a la izquierda en la figura 5.5.

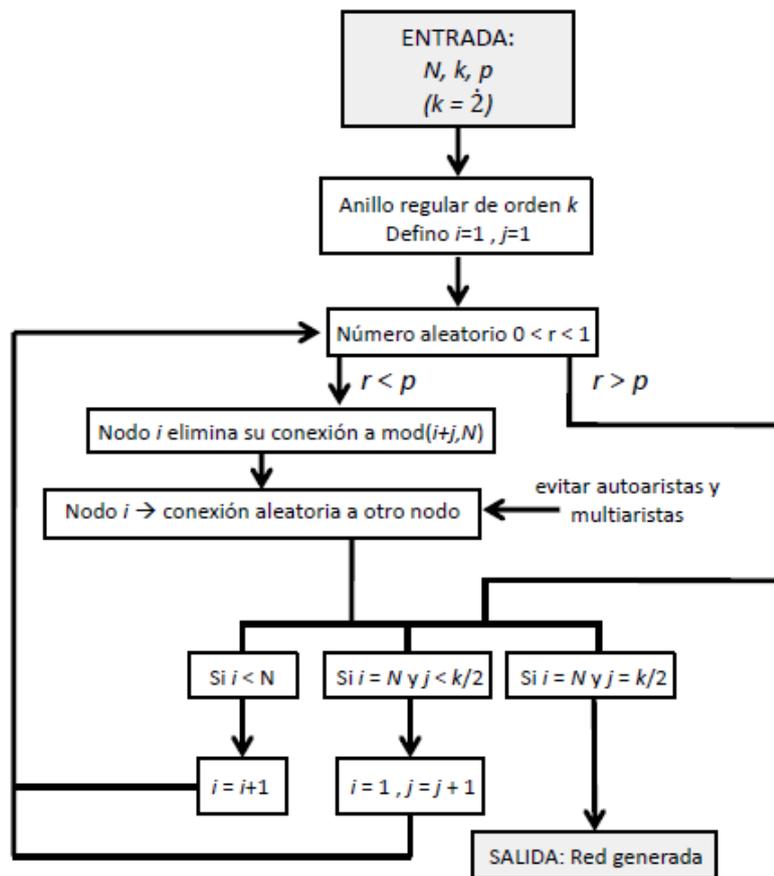


Figura 5.4 – Esquema del algoritmo para generar redes Small-World.

El algoritmo toma entonces como punto de partida, el número de nodos N , el número de vecinos k (par) y un parámetro $p \in [0,1]$. Este parámetro cumple el rol de establecer un grado de desorden, para $p = 0$ la red permanece en su estado de red regular de orden k , y para $p = 1$ se acerca a la estructura de un grafo aleatorio.

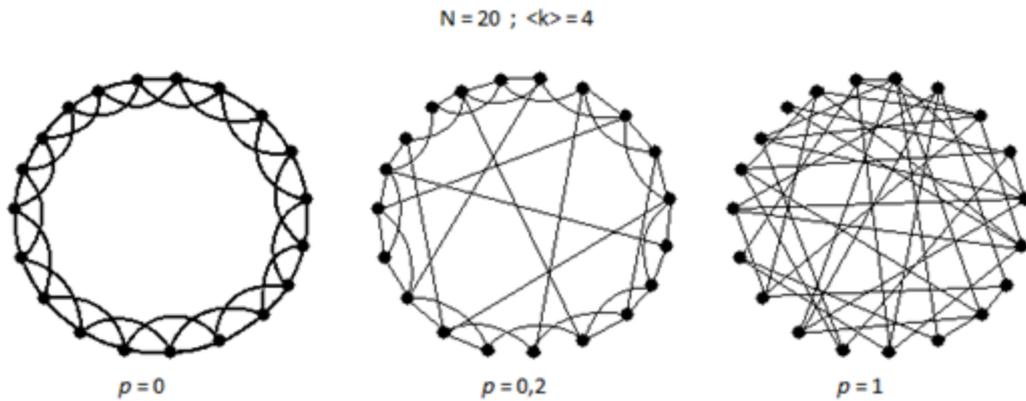


Figura 5.5 – Ejemplo de red Small-World generada por el algoritmo que se esquematiza en la figura 5. 4. En este caso se muestra una red con $N = 20$ y $k = 4$ para $p = 0$ (izquierda), $p = 0,2$ (centro), $p = 1$ (derecha).

Como se puede apreciar, eventualmente todas las aristas tienen la posibilidad de ser reconectadas una única vez. Se destaca que si bien para $p = 1$ toda arista es reconectada, el resultado final de la red (derecha en la figura 5.5) no es una red aleatoria como la de Erdős-Rényi (ver sección 2.3.1). La diferencia más evidente radica en que cada nodo tendrá como mínimo $\frac{k}{2}$ vecinos al final del algoritmo. Se muestra en el centro de la figura 5.5 una representación del grafo obtenido para un valor de p intermedio ($0 < p < 1$).

5.1.3 Redes Libres de Escala (SF):

El modelo libre de escala a utilizar será el de Barabási-Albert. Al igual que en el caso de las redes SW, para generar redes SF se parte de una red inicial que debe ser especificada. En este algoritmo el estado inicial de la red tiene una libertad relativamente grande. Se parte de un grafo G conectado y sobre éste se implementa el algoritmo. En esta implementación se ha partido de un grafo completo de N_0 nodos que se denota K_{N_0} . Este algoritmo toma como argumentos de entrada dos parámetros, el número de nodos N a agregar a la red (o el número de nodos finales $N + N_0$) y el número de vecinos m_0 a los cuales se conectará cada nodo agregado. Claramente el número m_0 debe cumplir $m_0 \leq N_0$. En la figura 5.6 se muestra un esquema del algoritmo. Se hace notar que si $m_0 = 1$, el modelo de Barabási-Albert genera una red que tiene los mismos ciclos que el grafo de partida. Por consiguiente, si el grafo inicial era un árbol, el grafo final también lo será.

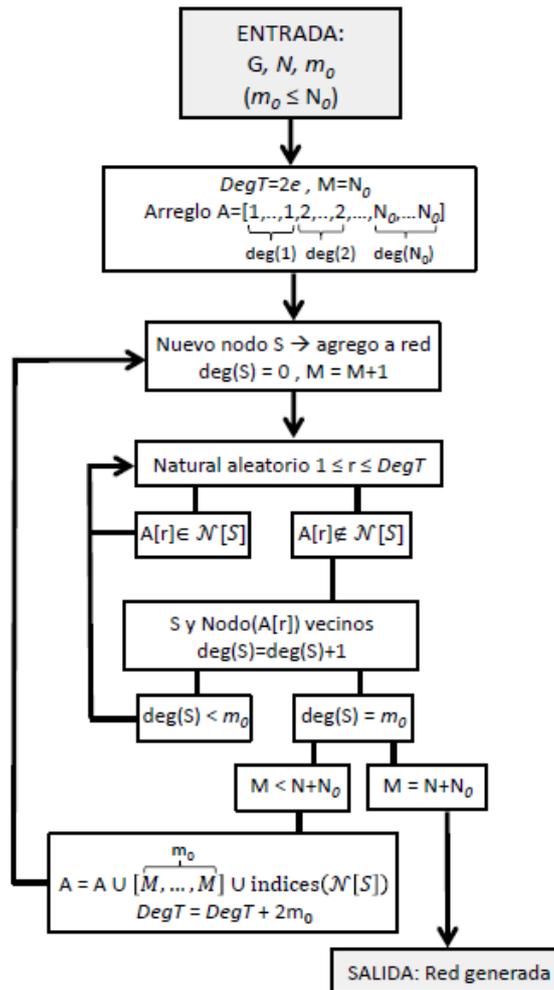


Figura 5.6 – Esquema del algoritmo para generar redes libres de escala.

No se muestra un ejemplo de red libre de escala generada por el algoritmo ya que, para apreciar la libertad de escalas, se requiere un gran número de nodos y no se utilizaron programas para graficar automáticamente las redes generadas. Ejemplos de redes libres de escala muy extensas se pueden apreciar en la figura 2.5.

5.2. Integración e Interacciones

Una vez conformada la red, si se desea que el programa tenga una integración de la dinámica en la red, se selecciona el modelo neuronal a utilizar y, en caso de ser necesario, el valor o rango de valores de la constante de acoplamiento entre las neuronas. El programa integra el sistema de ecuaciones del modelo mediante el método Runge-Kutta de orden 2 (siendo también posible seleccionar un Runge-Kutta de orden 4). Las series temporales de las variables de los nodos son guardadas durante la integración numérica. El programa permite implementar un forzamiento de la neurona más conectada (o las dos más conectadas) mediante un tren de pulsos cuadrados de período, ancho del estímulo y amplitud a especificar.

Las condiciones iniciales de los estados de las neuronas pueden elegirse entre aleatorias o en el punto fijo del sistema.

Los modelos utilizados fueron el de FitzHugh-Nagumo (FHN) y el Bär-Eiswirth (BE). Además de seleccionar uno de los modelos, se debe agregar una cierta interacción. En el modelo BE las interacciones que se trabajaron fueron las mismas que se utilizan en [37] y [79]. Mientras que en el caso del modelo FHN se utilizaron dos posibles interacciones.

La primera de estas interacciones es difusiva en la variable excitatoria, esto es, para el nodo i -ésimo cuyo conjunto de vecinos es $\mathcal{N}[i]$, el acople es un término aditivo en la ecuación para la variable excitatoria u_i de la forma:

$$D \sum_{j \in \mathcal{N}[i]} (u_j - u_i) = D \sum_j A_{ij} (u_j - u_i)$$

Siendo (A_{ij}) la matriz de adyacencia de la red y D el acople entre las neuronas.

El otro tipo de interacción utilizada, que se designa como “*difusiva positiva*” es una modificación de la primera y consiste en tomar en cuenta las interacciones que tiendan a excitar a la neurona. Es decir, el acople utilizado es:

$$D \sum_{j \in \mathcal{N}[i]} [u_j - u_i] \theta(u_j - u_i) = D \sum_j A_{ij} [u_j - u_i] \theta(u_j - u_i)$$

Donde nuevamente (A_{ij}) es la matriz de adyacencia de la red, D es el acople entre las neuronas y $\theta(x)$ es la función de Heaviside:

$$\theta(x) = \begin{cases} 0 & \text{si } x < 0 \\ 1 & \text{si } x \geq 0 \end{cases}$$

Este acople tiene por efecto que una neurona *sentirá* a sus vecinas cuyo potencial sea superior al suyo. La justificación de este tipo de acople ya fue discutida en el capítulo 3, y se volverá a hacer referencia a su utilización durante el capítulo 6.

Las sinapsis consideradas en el caso de las neuronas BE son de tipo difusivo dadas por un término aditivo en la ecuación de la variable u de la forma Dw_i determinado por la interacción con sus vecinos, donde D es una constante y w_i está dado por:

$$w_i = \frac{\sum_j A_{ij} u_j}{\sum_j A_{ij} u_j + K} - u_i$$

Siendo K una constante y $(A_{i,j})$ la matriz de adyacencia de la red.

5.3. Procesamiento de Datos

Una vez generados los datos, tanto de las redes para variados parámetros como de las series temporales de las evoluciones de los nodos en las mismas, se pasa al procesamiento de estos. En esta sección se describen brevemente los algoritmos para caracterizar las redes y estudiar la dinámica de las neuronas. Primeramente se describe cómo se calculan las propiedades *distancia geodésica media*, *diámetro de la red*, la *distribución de grado*, la obtención de las componentes y el *coeficiente de clustering generalizado* [30]. Posteriormente se describen las medidas cuantitativas y cualitativas que se utilizaron para la caracterización de la dinámica. Entre ellas, se destaca el método EPTC utilizado en la caracterización de la respuesta de una neurona ante un forzamiento periódico y el *método DPAD* como herramienta para reducir la complejidad topológica de la red a partir de la dinámica observada. También se implementó la interacción entre unas pocas neuronas con el modelo de FitzHugh-Nagumo para analizar los tiempos característicos de tal tipo de neurona ante las interacciones con sus pares.

5.3.1 Estructura de Redes

Una vez generada cada red, éstas son caracterizadas por un conjunto de propiedades ya mencionadas. La estructura de la red está retenida en la matriz de adyacencia y para cualquiera de los cálculos a realizar ese es el punto de partida.

a. Distancia geodésica media y diámetro:

La distancia geodésica media y el diámetro de las redes se calculan en conjunto durante un mismo algoritmo. A medida que se calculan las distancias entre cada par de nodos, se retiene por otro lado la información de la mayor de estas distancias y al finalizar el algoritmo se tiene la información buscada.

Si la red está desconectada el resultado de $Diam$ y l es infinito, no así el de l^* . En caso de que la red esté desconectada, se aplica un algoritmo para hallar las componentes, y es posible volver a calcular $Diam$ y l en cada una de las componentes.

b. Distribución de grado

El algoritmo para el cálculo de la distribución de grado es bastante simple y consiste, básicamente, en contar la cantidad de entradas no nulas en cada una de las filas o columnas de la matriz de adyacencia.

El resultado del algoritmo es una matriz cuyas filas son dos elementos, el segundo de los cuales es el número de nodos que tienen grado igual al primer elemento de dicha fila. Este algoritmo no distingue en componentes. En caso de que la red no sea conectada, y el interés sea en obtener la información de cada componente, debe primero extraerse la información de cuáles son las componentes.

c. Componentes

Varias de las propiedades a calcular varían si la red sobre la que se están calculando está conectada o no. El diámetro y la distancia geodésica media no aportan información por verse saturadas por distancias *infinitas* entre algunos nodos, la distancia geodésica media armónica puede tener valores muy distintos en dos componentes de una red y promediarse dando una información que quizás no es de gran utilidad. Para resolver estos inconvenientes es necesario obtener las distintas componentes de la red y sobre ellas efectuar las medidas relevantes. Una red no conectada es, en cierto modo, dos redes las cuales pueden tener propiedades muy distintas. El procedimiento consiste en tomar un nodo de la red y observar a que nodos está conectado, todos esos nodos forman una componente. Posteriormente se toma un nodo no perteneciente a la componente ya encontrada y se busca a que nodos está conectado, encontrándose así una segunda componente. Este procedimiento se itera hasta agotar los nodos de la red, a la par de la obtención de las componentes deben ser creadas las matrices de adyacencia de estas subredes que son las componentes.

d. Coeficiente de clustering generalizado

El coeficiente de clustering de ordenes mayores (o generalizado) propuesto por A. Fronczak en [30], es una extensión del coeficiente de clustering C_i definido en el capítulo 2. La interpretación de este coeficiente es la siguiente, así como C_i es la fracción de pares de vecinos del nodo i que son también vecinos entre sí, $C_i(x)$ es la fracción de pares de vecinos del nodo i cuya distancia más corta sin pasar a través de i es x . Es decir, la fracción de ciclos de largo $x + 2$ entre pares de vecinos del nodo i , tal que el par de nodos no pertenecen a un mismo ciclo más pequeño. El procedimiento para calcular el coeficiente generalizado consiste en ir tomando uno a uno los nodos de la red y obtener, para cada nodo i , el ciclo más corto que une cada uno de sus pares de vecinos. En el elemento s -ésimo de un vector se almacena la información de cuantos pares de nodos, del nodo seleccionado, tienen como camino más corto, sin pasar por i , un camino de largo s . Una vez obtenido este vector para cada nodo se obtiene un valor de $C_i(s)$ dividiendo el vector previamente nombrado entre el número de pares de vecinos del nodo i . Finalmente se promedia, para cada s , entre todos los nodos i .

5.3.2 Dinámica en Redes de Neuronas

En contraparte a la caracterización estructural de la red, está el comportamiento dinámico de las neuronas que ocupan los sitios de los nodos en la red. El variar parámetros estructurales de la red, que en consecuencia tienen un cambio en las propiedades de las mismas, puede producir un cambio cualitativo (o cuantitativo) en la evolución del sistema. En esta sección se describen los métodos utilizados para caracterizar los diversos comportamientos que el sistema bajo estudio presentó. En una primer parte se estudia un número reducido de neuronas interactuando, en ausencia o en presencia de forzamiento.

Posteriormente se extiende la caracterización realizada a redes con un mayor número de neuronas.

a. Sistemas con Pocas Neuronas

Para poder establecer algún tipo de relación entre la topología de la red y la dinámica que ésta presenta, es necesario primero caracterizar el comportamiento de unas pocas neuronas. Es decir, cuánto se afectan las unas a las otras, qué consecuencias tienen los distintos tipos de interacción, cómo responde una neurona a un forzamiento, etc.

Para el modelo de FitzHugh-Nagumo uno de los procedimientos realizados fue el de forzar una neurona, tanto con un tren pulsos cuadrados como con *disparos* periódicos de otras neuronas bajo una de las interacción ya descritas. Para esta caracterización se realizaron diagramas de bifurcaciones utilizando el método de la curva de transición de fase extendida (EPTC por su sigla en inglés “Extended Phase Transition Curve”) [80].

Método EPTC y diagramas de bifurcaciones

El método EPTC consiste en discretizar el sistema continuo, definiendo, sobre la trayectoria del sistema en el espacio de fases, un mapa. En el sistema de FHN en régimen excitable y para valores de ε pequeños, al producirse el disparo, la trayectoria pasa cerca al tramo izquierdo de la función cúbica que se muestra a la izquierda en la figura 4.13. Se puede definir entonces, una fase θ sobre dicho tramo. Este mapa que se denota $P_T(\theta_n) = \theta_{n+1}$ se define a partir de un forzante periódico, de período T . Dicho mapa consiste en mapear la fase θ_n que tiene la trayectoria del sistema en el momento en que llega el n -ésimo pulso del forzante, al valor de la fase θ_{n+1} , que tiene el sistema en el momento en que llega el pulso $(n + 1)$ -ésimo.

Utilizando este mapeado se realizan diagramas de bifurcación. Estos se efectúan mediante la gráfica de todos los valores θ_n de la órbita del mapa P_T para, cada uno de los valores del período T considerados y para una amplitud fija A_0 , o para cada uno de los valores considerados de la amplitud A y para un período fijo T_0 .

Tiempos característicos

Para estimar el período refractario de una neurona de la red, se somete a ésta a dos *disparos* de otras neuronas FHN espaciados un tiempo dT . A continuación se cuenta cuántas veces (0, 1 o 2), la neurona influenciada supera el umbral de disparo en función de la intensidad del acople D y del espaciado de los estímulos dT . Para un valor de intensidad de acople fija, la curva que separa la región de 2 disparos del resto corresponde al período refractario de la neurona T_{ref} en función de la intensidad de acople.

Otro tiempo característico que juega un rol relevante es el tiempo τ_d que tarda una neurona en *disparar* luego de que el disparo de una neurona vecina la estimula. Este tiempo, como es de esperar, depende de la intensidad del acople. Para la obtención del tiempo τ_d se mide la diferencia temporal en que cada neurona supera el umbral de disparo. Este tiempo característico está directamente relacionado con la velocidad con que se propagan los pulsos en la red.

Por último, se puede definir un *período* T para la neurona en régimen excitable. Éste está basado en el período de oscilación resultante de forzar a la neurona con un estímulo constante. El *período* en el régimen excitable se define entonces como el período cuando el estímulo es el mínimo necesario para llevar a la neurona a un régimen oscilatorio, en el cual sus oscilaciones superan el umbral de disparo.

b. Sistema con Muchas Neuronas

Al estudiar el comportamiento de muchas neuronas interactuando, las dimensiones del problema se disparan. Resulta muy lento (y complejo) estudiar cada una de las interacciones de la red y cómo éstas se afectan entre sí. El método DPAD propuesto en [38], reduce este problema mediante el uso de información del comportamiento dinámico del sistema, para obtener una red "efectiva" topológicamente más sencilla. La característica central de ésta es poseer un único ciclo por cada componente. En el caso de neuronas excitables, en cada una de las componentes, el comportamiento de las neuronas del ciclo se asemeja al de las neuronas en un anillo. Por tal motivo, al pasar a estudiar la dinámica en redes complejas, se realizará previamente un estudio de la dinámica en un anillo de neuronas.

En el método DPAD se selecciona una neurona $v_i \in V_{G_{orig}}$ de la red original G_{orig} . Se observa la evolución de una de sus variables. En el caso FHN se utiliza la variable excitatoria u , y la misma variable de cada uno de sus neuronas vecinas, éstas son aquellas neuronas $v_j \in V_{G_{orig}}$ tal que $\{v_i, v_j\} \in E_{G_{orig}}$. Tal situación se ve ejemplificada en la figura 5.7a para la variable u de una neurona (rojo) y la variable u de sus tres neuronas vecinas (azul, verde y negro). Éste grupo de neuronas pueden estar inmersas en una red como la que se muestra en la figura 5.7b.

Se puede observar en la figura 5.7a que es posible establecer un orden temporal en los disparos de cada una de las neuronas. De no ser posible distinguir de forma sencilla el orden temporal de los disparos en las distintas neuronas, se deberá establecer un criterio razonable para decidir. Debido a la excitabilidad de las neuronas, es necesario que ocurra antes el disparo de una neurona vecina a la neurona en rojo, que el disparo de la neurona en rojo.

Se denomina t_{rojo} , t_{azul} , t_{verde} y t_{negro} los tiempos en que dispara la neurona bajo observación y sus tres vecinas, respectivamente, y $A = \{t_{azul}, t_{verde}, t_{negro}\}$ el conjunto de tiempos de los disparos de las neuronas vecinas a la neurona en rojo. Entonces la neurona que fuerce a la neurona en rojo, y para la cual se establecerá una arista dirigida hacia ésta, será

aquella cuyo tiempo de disparo sea $t_{forz} = \max\{t \in A / t < t_{rojo}\}$. En este caso $t_{forz} = t_{azul}$, y por tanto la única arista que apuntará hacia la neurona en rojo, en la nueva red obtenida con el método DPAD, provendrá de la neurona en azul.

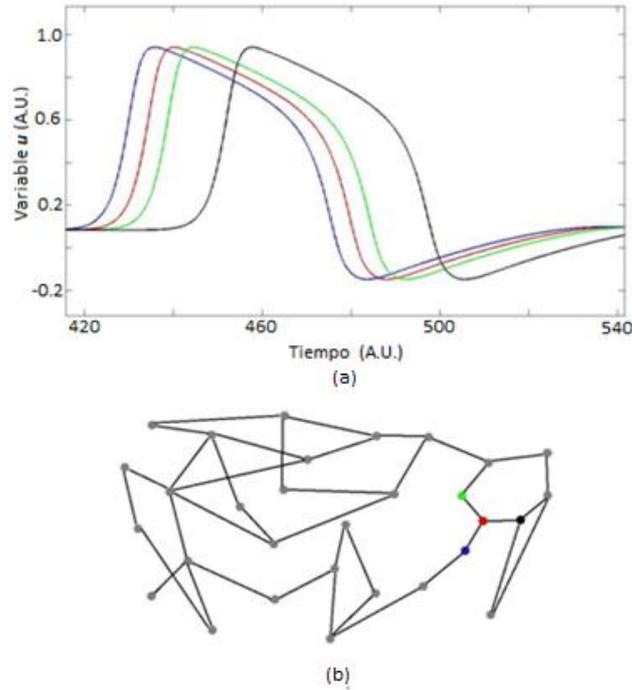


Figura 5.7 – (a) Variable u de una neurona en función del tiempo, y variable u para sus tres vecinas, (b) Esquema de la red donde pueden aparecer este tipo de configuraciones.

Al finalizar este procedimiento en todas las neuronas, se obtendrá una red modificada $G_{DPAD} = (V_{G_{DPAD}}, E_{G_{DPAD}})$ donde $V_{G_{DPAD}} = V_{G_{orig}}$ y $E_{G_{modif}}$ consistirá en las aristas dirigidas obtenidas para cada uno de las neuronas pertenecientes a $V_{G_{orig}}$. En la figura 5.8a se observa la red G_{orig} del ejemplo y en la figura 5.8b se puede ver una posible red G_{DPAD} obtenida mediante el método DPAD, se resaltan los nodos y las aristas que determinan el ciclo único de la red G_{DPAD} .

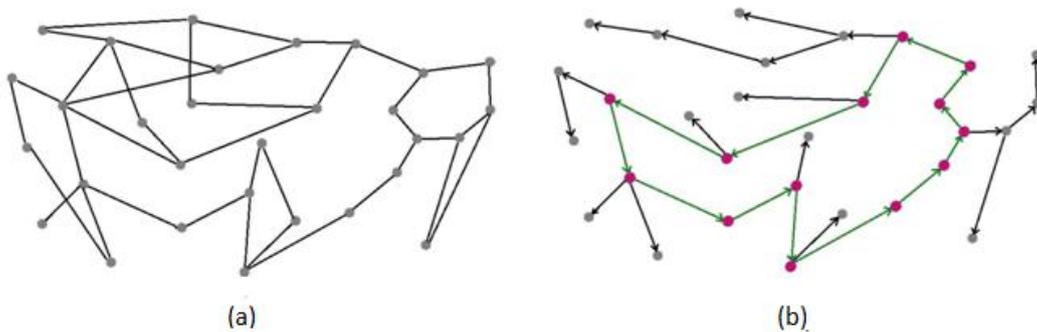


Figura 5.8 – (a) Red G_{orig} , (b) posible red G_{DPAD} obtenida mediante el método DPAD, se resaltan los nodos y las aristas que determinan el ciclo único de la red G_{DPAD} .

Por último en lo que respecta al método DPAD, se nota que una componente con N nodos tendrá N aristas, debido a que el método introduce una única arista entrante en cada nodo, cada componente tendrá un único ciclo. Esto se puede entender en base a dos argumentos. Primero, tomando un nodo al azar y siguiendo la dirección contraria a la dirección de las aristas (este es un camino bien definido ya que hay una única arista que apunta hacia cada nodo), eventualmente se tendrá que repetir algún nodo ya que siempre existe una arista entrante en un nodo y éstos son finitos. Este razonamiento concluye en que necesariamente existe algún ciclo. En segundo lugar, este ciclo es único ya que, si se remueve una arista perteneciente al ciclo, la red bidireccional equivalente (es decir, remplazar las aristas dirigidas por aristas no dirigidas) seguirá siendo una red conectada. Pero una red conectada con N nodos y $N - 1$ aristas es, necesariamente, un árbol [21].

CAPITULO 6 – RESULTADOS

Para estudiar el comportamiento de una red compleja con unidades cuya dinámica no es trivial se realizó un enfoque de menos a más. Se partió de la situación que se consideró más simple y se fue añadiendo poco a poco la complejidad del problema completo. En primer lugar se presentan algunos resultados concernientes a neuronas FHN aisladas. Posteriormente se incluye la interacción entre unas pocas de éstas, prestando especial atención en cómo los parámetros del modelo e interacción, determinan la dinámica. El último paso, previo a considerar la integración de las unidades neuronales y la red compleja, es considerar éstas inmersas en una red trivial, concretamente un anillo. Finalmente se incluyeron las neuronas FHN en redes Small-World y se estudió cómo algunas propiedades topológicas influyen en la dinámica resultante. Para concluir se presentan brevemente algunos resultados acerca de neuronas Bär-Eiswirth en redes regulares aleatorias.

Según los valores de los parámetros que se utilizaron, las neuronas FHN pueden tener una dinámica excitable u oscilatoria. En el régimen oscilatorio se consideró una sinapsis eléctrica típica, lo cual implica un término aditivo $\left(D(u_i - u_j)\right)_0$ en la ecuación 4.2. Esto se debe a que favorece la sincronización entre las neuronas ya que el acople tiende a aumentar el potencial de membrana de la neurona con menor potencial y a disminuir el de la neurona con mayor potencial. Si las neuronas de FitzHugh-Nagumo se encuentran en régimen excitable, acoplarlas mediante una sinapsis eléctrica típica reduce la posibilidad de tener una dinámica no trivial (todas las neuronas en su punto de equilibrio). Por este motivo, en el caso de las neuronas excitables, el acople utilizado fue una modificación de la sinapsis eléctrica. Esta modificación consistió en que la neurona que tiene mayor diferencia de potencial en su membrana fuerza a la otra para que ésta aumente su diferencia de potencial, pero no viceversa. Esta interacción es descrita en la sección 5.2 y su expresión, recapitulada aquí, es $D(u_i - u_j)\theta(u_i - u_j)$ siendo $\theta(x)$ la función de Heaviside. Con esta interacción los disparos en las neuronas se ven favorecidos y no así el retorno al equilibrio.

Especial atención es dedicada a los tiempos característicos involucrados en la dinámica de las neuronas ya que éstos son una propiedad relevante en el estudio de redes de neuronas. Estos tiempos pueden ser intrínsecos a la dinámica de una determinada neurona, o pueden estar relacionados con la interacción y la interconectividad entre varias de éstas.

En lo concerniente a los “disparos” de las neuronas, a lo largo de toda esta sección se considera como tal, que la variable u supere el valor crítico $u_c = 0.4$. Las neuronas en régimen excitable no tienen un comportamiento discontinuo respecto de la perturbación inicial $(u - u^*)$. Sin embargo, en un rango muy pequeño de la perturbación inicial en la variable u (intervalo de ancho $\delta u \sim 0,02$), ésta pasa de llegar a valores de aproximadamente 0,1 o 0,2 (para una perturbación $u - u^*$) a valores del entorno de 0,9 (para una perturbación $u + \delta u - u^*$).

6.1. Neurona Aislada

Con el objetivo de complementar, y recapitular aquí, el análisis realizado sobre el modelo FHN en el capítulo 4, se muestra en las figura 6.1 – 6.4 el campo vectorial F para los valores de parámetros $\{A, B, C, D\}$ resaltados en la figura 4.12*b*.

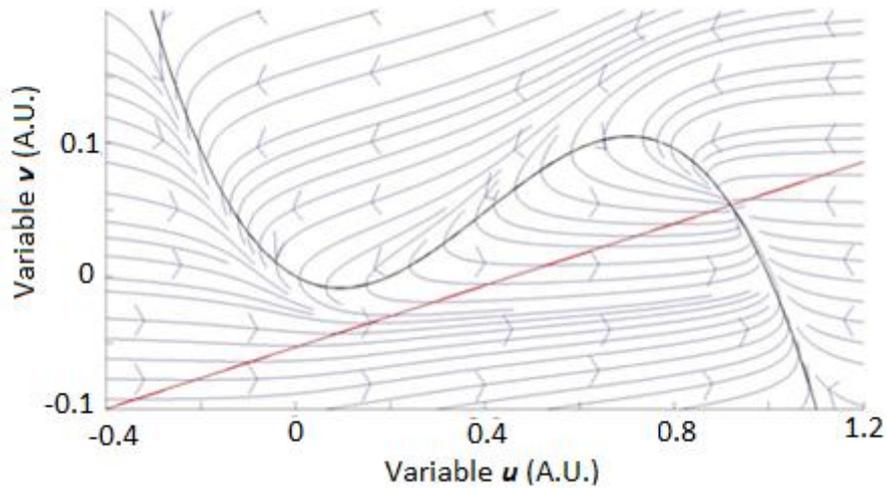


Figura 6.1 – Campo vectorial F para los parámetros correspondientes al punto A en la figura 4.12*b*.

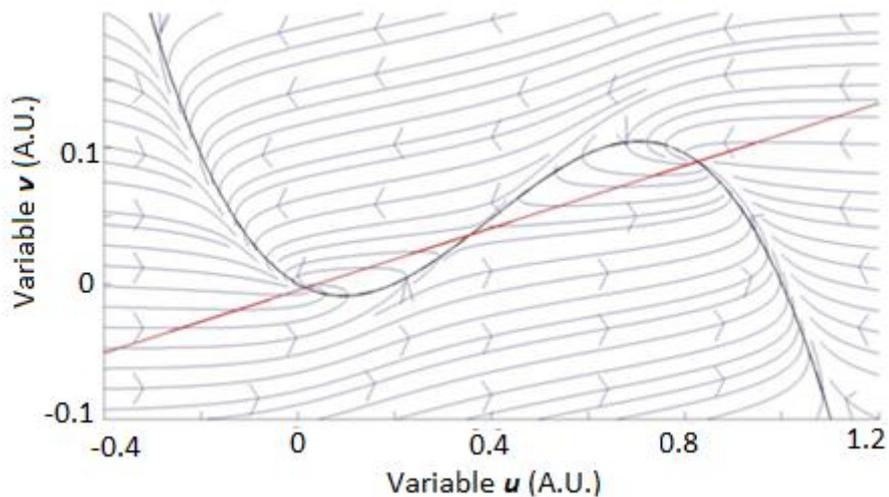


Figura 6.2 – Campo vectorial F para los parámetros correspondientes al punto B en la figura 4.12*b*.

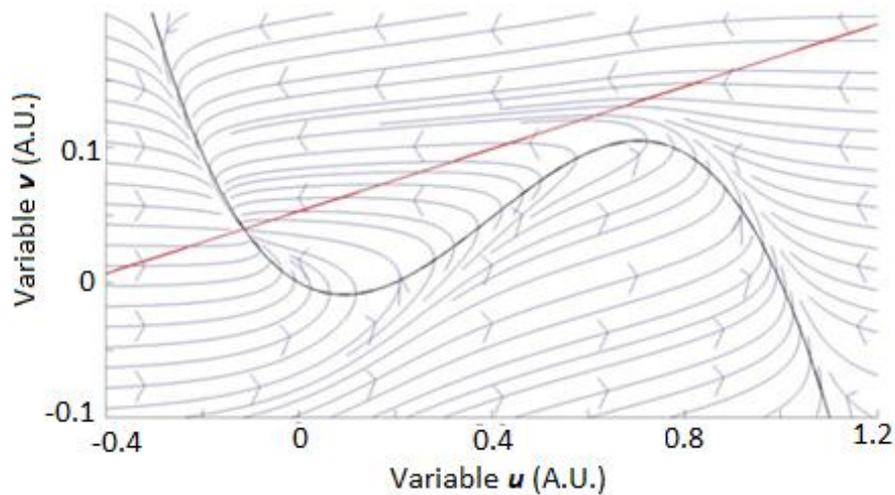


Figura 6.3 – Campo vectorial F para los parámetros correspondientes al punto C en la figura 4.12b.

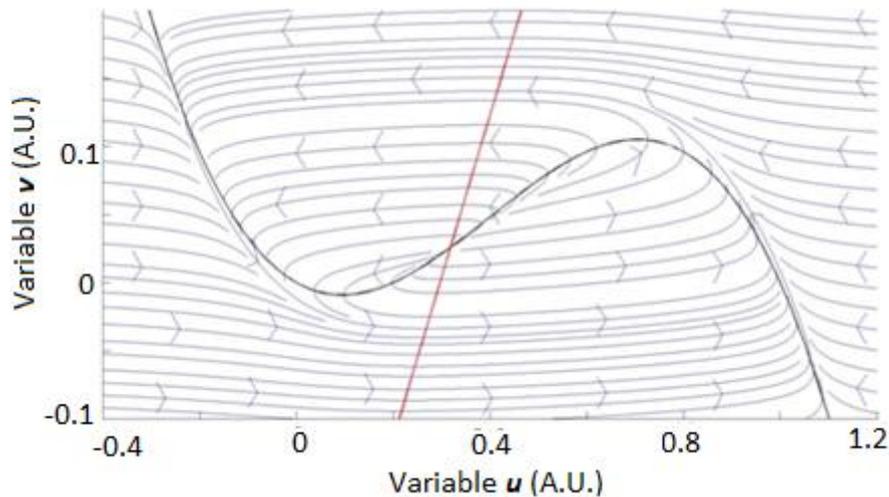


Figura 6.4 – Campo vectorial F para los parámetros correspondientes al punto D en la figura 4.12b.

La concordancia entre el análisis del modelo FHN y sus puntos fijos (sección 4.4) y los comportamientos del sistema según se aprecia en las figuras 6.1 – 6.4 corrobora la validez de ambos enfoques. Sobre éstas se grafican las nullclines para los valores de parámetros correspondientes a cada punto. El punto A en la figura 4.12b está en una región del espacio de parámetros donde el sistema presenta un único punto fijo estable cuya variable u^* es cercana a 1 (ver figura 4.12b), en concordancia con las líneas de campo que se observan en la figura 6.1. El punto B se encuentra en la región del espacio de parámetros en que el sistema presenta dos puntos fijos estables y un punto en silla. La figura 6.2 correspondiente al punto B está en acuerdo con el análisis realizado en la sección 4.4. Análogamente para los puntos C y D se corrobora el análisis de la sección 4.4.

6.1.1 Régimen Oscilatorio

Uno de los tiempos característicos más importantes en el sistema estudiado, es el de período de oscilación en el caso de neuronas en régimen oscilatorio. Este período está dominado en gran medida por el parámetro ε de la ecuación 4.2. Para la existencia del régimen oscilatorio, es necesario que el valor de ε sea suficientemente pequeño (ecuación 4.6b). Además, el parámetro ε introduce diferentes escalas temporales entre las variables u y v , por lo cual tiene sentido físico centrarse en valores de ε pequeños. Es posible un enfoque analítico aproximado del modelo FHN para valores del parámetro muy pequeños y en régimen oscilatorio. Esto permite estimar cuantitativamente el valor de éste período, teniendo un error cada vez mayor a medida que aumenta el valor de ε (siempre inferior a su cota). En la figura 6.5 se muestra el período calculado numéricamente mediante simulaciones.

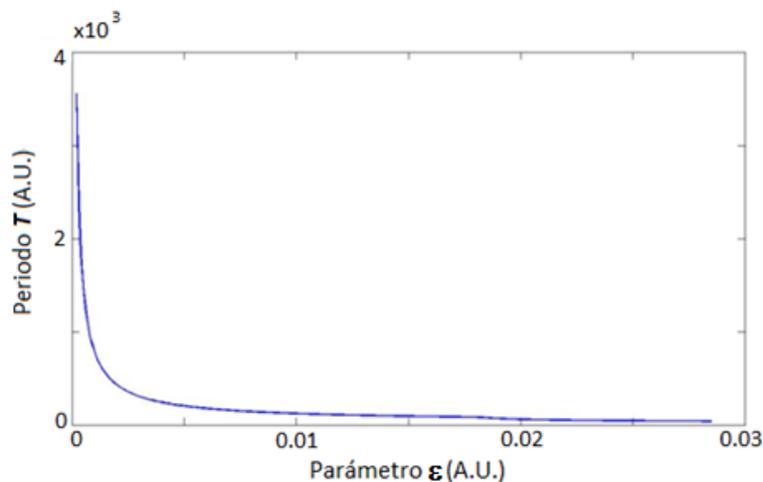


Figura 6.5 – Período de oscilación T para la neurona FHN en régimen oscilatorio en función del parámetro ε .

El comportamiento observado en la figura 6.5 muestra que, para valores de $\varepsilon \ll 1$, el período T de la neurona se comporta como $T \propto \varepsilon^{-1}$. Los valores analíticos (accesibles mediante la suposición de oscilaciones de relajación) no son calculados ya que no aportan datos relevantes, sin embargo en el apéndice B se da una expresión analítica para el período en el límite $\varepsilon \rightarrow 0$. Dada la relación entre ε y T , se puede considerar al parámetro ε en relación directa con la frecuencia de la neurona. Por lo que es posible controlar la frecuencia de las neuronas mediante el control del parámetro ε .

6.1.2 Régimen Excitable

Para el caso de neuronas excitables, un tiempo característico similar al período es el del tiempo mínimo que debe transcurrir para que una neurona pueda ser excitada, luego de haber sido excitada previamente. Este tiempo depende de varios factores tales como, el tipo de

sinapsis considerado, la intensidad de la sinapsis entre la neurona y su forzante, la forma en que se comporta el forzante y la definición que se considere de "disparo" o excitación.

Debido a esta variabilidad para controlar el "período" de la neurona excitable, se optó por considerar a la neurona en régimen excitable con un término aditivo de corriente constante (I_0) en la ecuación 4.2. Esto hará que a partir de cierto valor crítico de corriente, el sistema ingrese en régimen oscilatorio como puede ser demostrado mediante un análisis detallado de las ecuaciones, siempre y cuando se respete el criterio establecido en la ecuación (4.6b). El período de una neurona excitable fue definido en la sección 5.3. Los valores de período obtenido para varios valores de ε se muestran en la figura 6.6. Sobre la misma gráfica se pueden ver los valores de la corriente crítica I_c en función de ε para el resto de los parámetros fijos.

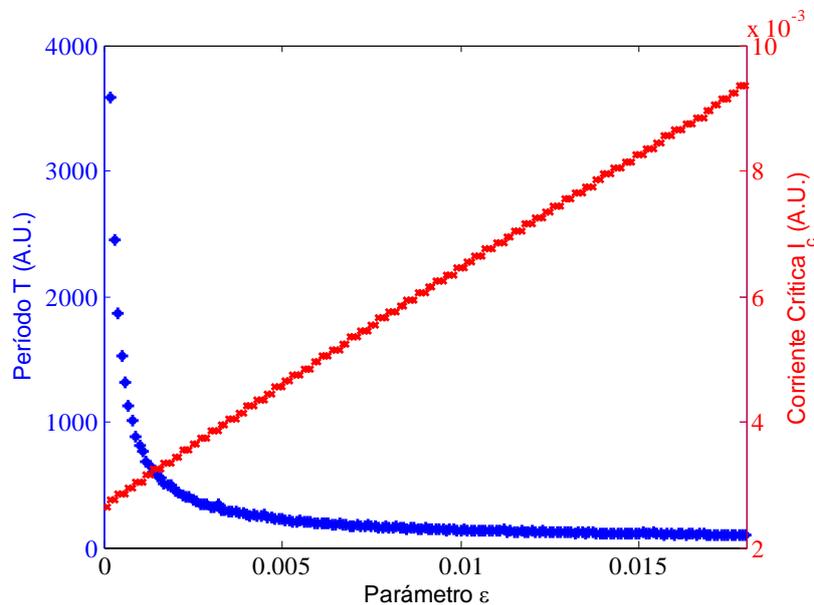


Figura 6.6 – Corriente Crítica I_c (curva roja) y “Período” Excitable (curva azul) en función del parámetro ε .

Los valores pequeños de la corriente crítica son indicios de la cercanía, en el espacio de parámetros, del régimen excitable al régimen oscilatorio. Los parámetros utilizados en el caso del régimen excitable son $\{a = 0,2 ; b = 4 ; c = -0,12\}$, mientras que en régimen oscilatorio se usaron los parámetros $\{a = 0,2 ; b = 1 ; c = -0,12\}$. Es claro que tanto en el régimen excitable como en el régimen oscilatorio, los períodos siguen un comportamiento muy semejante ($\propto \varepsilon^{-1}$). Esta semejanza se debe en parte, a que los parámetros del régimen excitable se eligieron cercanos a una bifurcación de Hopf, límite entre ambos regímenes. Si los parámetros que definen uno u otro régimen no son demasiado diferentes, la semejanza en los períodos es cuantitativa. Por ejemplo, para el valor de $\varepsilon = 10^{-4}$ (valor más pequeño considerado), la diferencia entre estos dos períodos es del 0,8%. Aunque la semejanza entre

los dos regímenes no es explotada aquí, la misma permite explorar comportamientos en el régimen excitable que pueden ser más fácilmente analizados en el régimen oscilatorio. Por ejemplo la estabilidad de la trayectoria de la excitación en diferentes regiones del espacio de fases.

6.2. Dos neuronas

Una neurona aislada tiene una dinámica que puede ser relativamente rica o pobre dependiendo del modelo utilizado. Sin embargo, el interés principal en las neuronas se debe a su comportamiento al interactuar entre varias de éstas en estructuras complejas (redes). Para comenzar a comprender cómo es esta interacción y qué características del sistema completo son las más relevantes para uno u otro tipo de dinámica, se comienza por estudiar la interacción entre dos neuronas.

6.2.1 Régimen Oscilatorio

La interacción entre un par de neuronas en régimen oscilatorio puede ser caracterizada en función de los patrones de sincronización entre éstas al estar conectadas por una sinapsis eléctrica. Dicha caracterización se realiza en función de la diferencia entre los períodos y la intensidad del acople entre éstas.

El mapa de la figura 6.7 provee información acerca de cómo interactúan dos neuronas, cuyas dinámicas individuales están caracterizadas por ciertas frecuencias, al variar la intensidad de interacción (D) y la frecuencia de una de las neuronas (ε_2). La frecuencia de las neuronas fue fijada mediante el parámetro ε acorde a lo discutido al comienzo de este capítulo. La ecuación 4.6b establece una cota superior para el valor del parámetro ε que puede tener una neurona para estar en régimen oscilatorio (esto se debe a que los puntos fijos son independientes del parámetro ε , ver ecuación 4.3). Los parámetros utilizados en la figura 6.7 son $\varepsilon_1 = 0.059$, $a = 0.2$, $b = 0.2$ y $c \approx -0.1513$.

Los patrones observados en la figura 6.7 son lo que se conoce como lenguas de Arnold. Las mismas consisten en regiones del espacio de parámetros en las cuales se da una sincronización de frecuencias entre dos neuronas. En esta figura se observan, con diferentes colores, las regiones en el espacio de parámetros (ε_2, D) en que la respuesta en frecuencias de las neuronas guardan una relación de racional y de orden bajo (es decir, si el cociente entre las frecuencias resultantes de las neuronas se puede escribir como $\frac{p}{q}$ siendo $p, q < 5$, valor elegido arbitrariamente). Las regiones en blanco corresponden a valores de parámetros para los cuales no hay una relación racional entre las frecuencias de las neuronas.

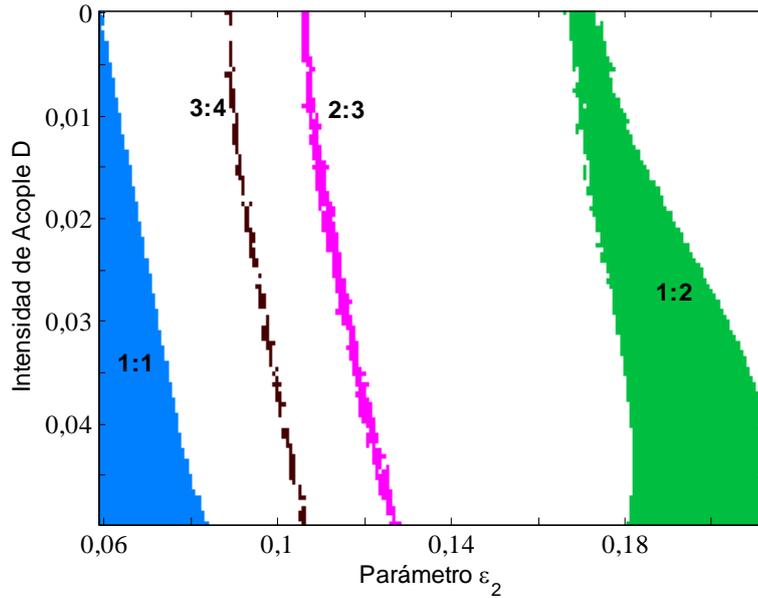


Figura 6.7 - Diferencia entre las frecuencias de respuesta de las neuronas en función de la intensidad del acople entre las mismas y en función de la frecuencia de una de éstas siendo que la otra tiene una frecuencia fija.

6.2.2 Régimen Excitable

En el régimen excitable la situación es ligeramente distinta. En este régimen, las neuronas naturalmente no oscilan, y por lo tanto toda su actividad tendrá origen en su interacción con otra. Dentro de esta interacción, se pueden observar algunas características interesantes. Una de ellas es la existencia de un tiempo característico denominado *tiempo de retardo* τ_d , definido como el tiempo desde que una neurona “disparó” hasta que su vecina lo hace. Este tiempo de retardo es dependiente de la intensidad con que están acopladas las neuronas y está directamente relacionado con la velocidad de propagación de la información en la red. Por otra parte, el tiempo τ_d no existe para cualquier valor del acople D entre las neuronas sino que es necesario una intensidad de acople crítica mínima D_{min} .

En la parte superior de la figura 6.8 se muestra en rojo la variable excitatoria de una neurona que fuerza a una vecina cuya variable se muestra en azul. En la figura 6.8 también se muestra el tiempo de retardo τ_d . En la parte inferior de la figura 6.8 se muestra el tiempo de retardo τ_d en función de la intensidad de acople D entre las neuronas y del parámetro ε (el mismo para ambas neuronas). En el mismo gráfico se proyecta sobre el plano (D, ε) la curva implícita $f(D_{min}, \varepsilon) = 0$ que relaciona el acople crítico D_{min} con el parámetro ε .

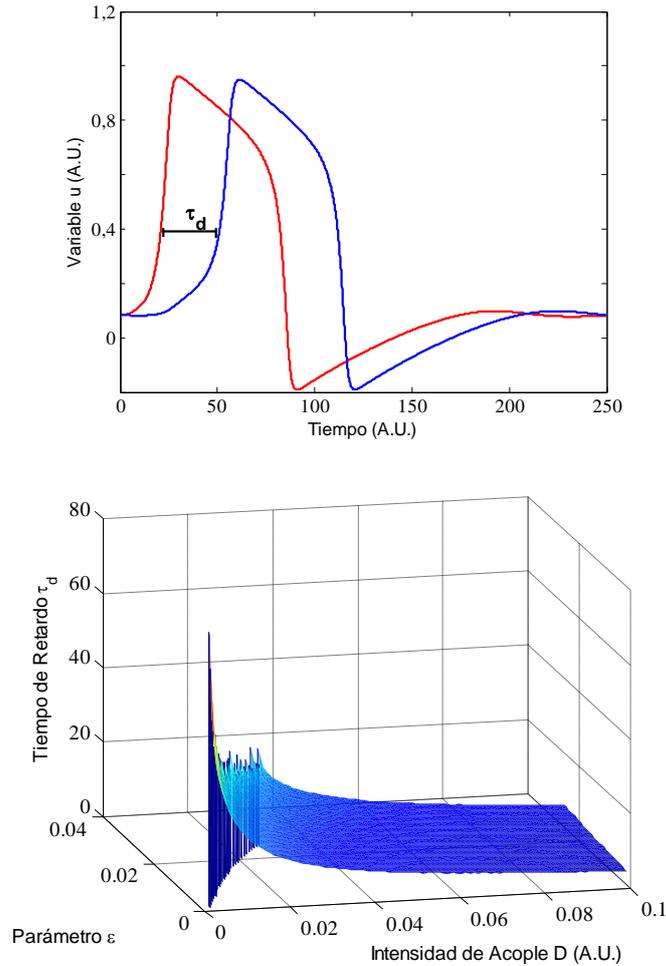


Figura 6.8 – Dependencia temporal de la variable u para las neuronas forzada y forzadora (superior). Tiempo de retardo τ_d en función del acople D entre las neuronas y del parámetro ϵ (inferior).

Como se observa en la parte inferior de la figura 6.8, la intensidad de acople mínima necesaria para excitar una neurona, disminuye con el valor del parámetro ϵ . Esto se debe a que, a medida que el parámetro ϵ tiende a cero, la dinámica de la neurona forzadora se hace más lenta y, en particular, el tiempo que pasa excitada es aún mayor. Como consecuencia se obtiene una disminución en la intensidad del acople necesaria para excitar a la neurona vecina dado que la fuerza durante más tiempo. Por otro lado, el valor del tiempo de retardo está acotado superiormente ya que para una intensidad de acople $D_{min}(\epsilon) + \delta$, con $\delta \rightarrow 0$, el tiempo de retardo deberá, necesariamente, ser inferior al tiempo que la neurona forzante está excitada.

Además del tiempo de retardo τ_d , hay otro tiempo para las neuronas excitables que es relevante, el cual es semejante al “período” definido para la neurona excitable. Se denota aquí este tiempo como el período refractario T_{ref} de la neurona (aunque incluye el tiempo en que la neurona permanece excitada). Para definir el período refractario, se fuerza una neurona

mediante otras dos, con espaciados temporales dT . El período refractario T_{ref} será el espaciado temporal mínimo para que la neurona bajo forzamiento dispare dos veces. En la parte superior de la figura 6.9 se muestran las variables excitatorias de las 3 neuronas (las dos forzantes en verde y rojo, y la forzada en azul) para un espaciado temporal dT genérico y una intensidad de acople D también genérica. En la parte inferior de la figura 6.9 se muestra el número de disparos de la neurona forzada en función de la separación temporal de los forzamientos dT y de la intensidad del acople D .

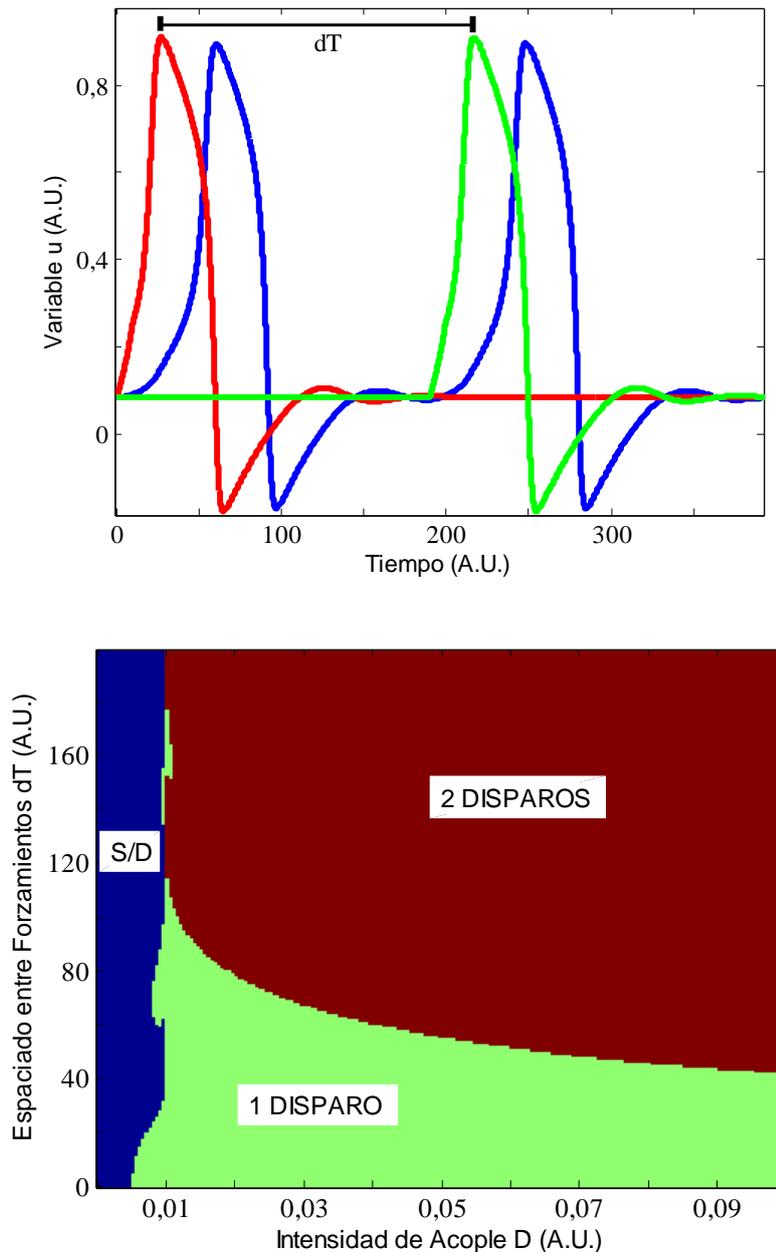


Figura 6.9 – Dependencia temporal de la variable u para la neurona forzada y las dos forzadoras (superior). Número de disparos de la neurona forzada en función del espaciado entre los forzamientos y la intensidad de acople D (inferior).

La línea divisoria entre dos disparos y el resto es una curva que define el período refractario en función de D como $g(dT, D)|_{dT=T_{ref}} = 0$. Se puede observar que hay otra división de regiones, las cuales corresponden a la separación de cero disparos y un disparo. Cuando los forzamientos están suficientemente separados, la intensidad de acople límite entre no disparar y disparar es aproximadamente constante (D_1) debido a que sólo se debe a la influencia de una única neurona. Sin embargo, para separaciones temporales pequeñas, las dos neuronas forzantes cooperan y la intensidad de acople mínima disminuye hasta alcanzar, para una separación $dT = 0$, un valor de $\frac{D_1}{2}$. Este tiempo refractario T_{ref} , en conjunto con tiempo de retardo τ_d y a las intensidades de acoples D , determinan la posibilidad o imposibilidad de existencia de actividad eléctrica en el sistema excitable.

La respuesta de una neurona FHN excitable ante estímulos de sus vecinas tiene un espectro más extenso de lo analizado hasta ahora. A continuación se estudia la respuesta de la neurona cuando ésta es forzada mediante dos formas distintas: un forzante de período T con pulsos cuadrados de amplitud I y ancho w , y un pulso con la forma del disparo de una neurona FHN excitable (con parámetros idénticos) también de período T . Un ejemplo del tren de pulsos cuadrados forzando a una neurona se muestra en la figura 6.10. Se observa claramente que la presencia del pulso cuadrado de alta intensidad pero corta duración actúa trasladando de forma "instantánea" la variable u de un valor u_0 a un valor aproximadamente $u_0 + Iw$, siendo I la intensidad del pulso cuadrado y w el ancho temporal del mismo.

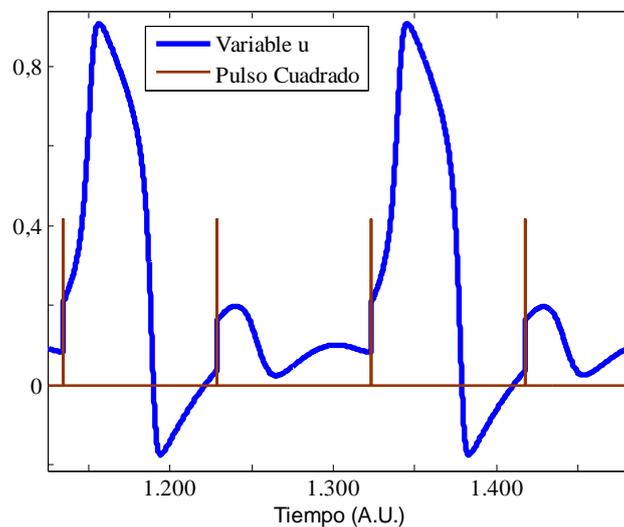


Figura 6.10 – Oscilación de las variables u y v de una neurona superpuesta al forzamiento de un pulso cuadrado con valores $I = 0,418$, $T = 94,5$ y $w = 0,2$.

En las figuras 6.11 y 6.12 se muestra en un mapa de colores el cociente entre el número de disparos de la neurona y el número de pulsos forzantes, en función del período del forzante y de la intensidad del acople entre éste y la neurona bajo estudio. Estos patrones de

respuesta son semejantes a los mostrados en la figura 6.7 para el caso de dos neuronas en régimen oscilatorio. En este caso, el patrón de respuesta consiste en regiones del espacio de parámetros para los cuales la neurona se sincroniza con el forzante en una relación de frecuencias sencilla, por ejemplo 1:1 (corresponde al valor 1 en el mapa de colores), 1:2 (corresponde al valor 0,5 en el mapa de colores), etc. Otra diferencia entre estos patrones de respuesta y los de la figura 6.7, consiste en que la neurona forzada está en régimen excitable. En consecuencia, sucederá que la neurona, de acuerdo con el criterio discutido respecto al período refractario T_{ref} , no disparará debido a que no se encuentra en un estado capaz de hacerlo.

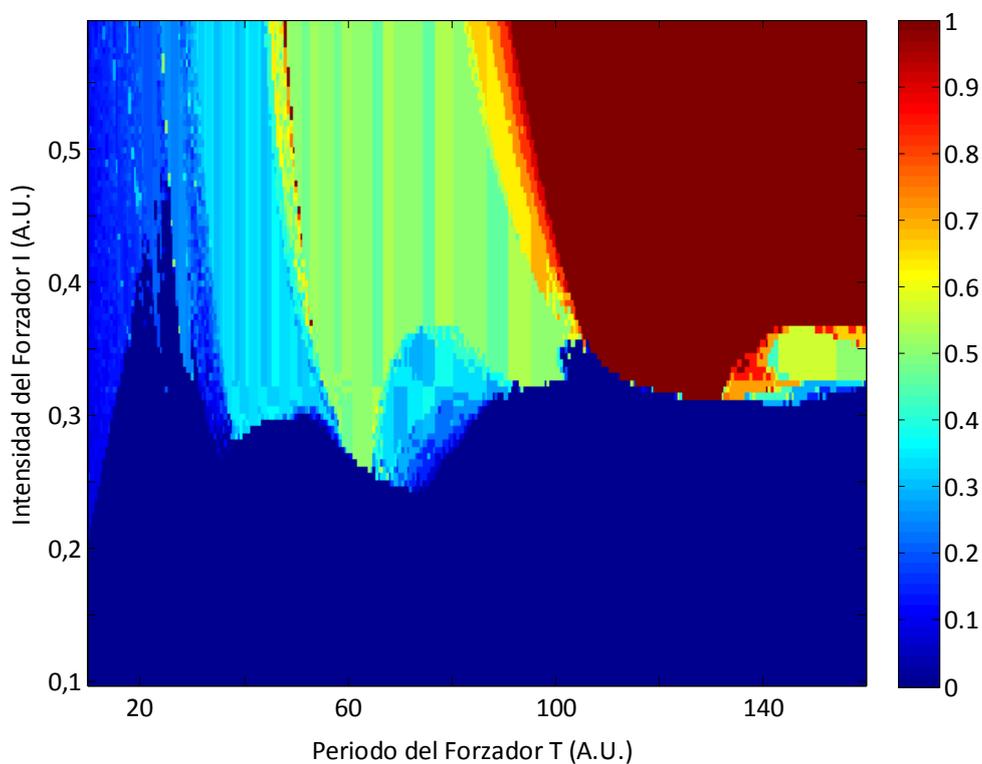


Figura 6.11 - Patrones de respuesta dado por el cociente entre la frecuencia de la neurona y la frecuencia del forzador (con la forma de un pulso cuadrado) en función del período del forzante y del acople entre el forzante y la neurona bajo estudio.

La figura 6.11 corresponde a un tren de pulsos cuadrados de amplitud I , ancho temporal del impulso w y período T . En la figura 6.12 se muestra, similarmente al caso del tren de pulsos de onda cuadrada (ver figura 6.11), la respuesta de una neurona ante el forzamiento por parte de un tren de pulsos con la forma de “disparos” de neurona FHN.

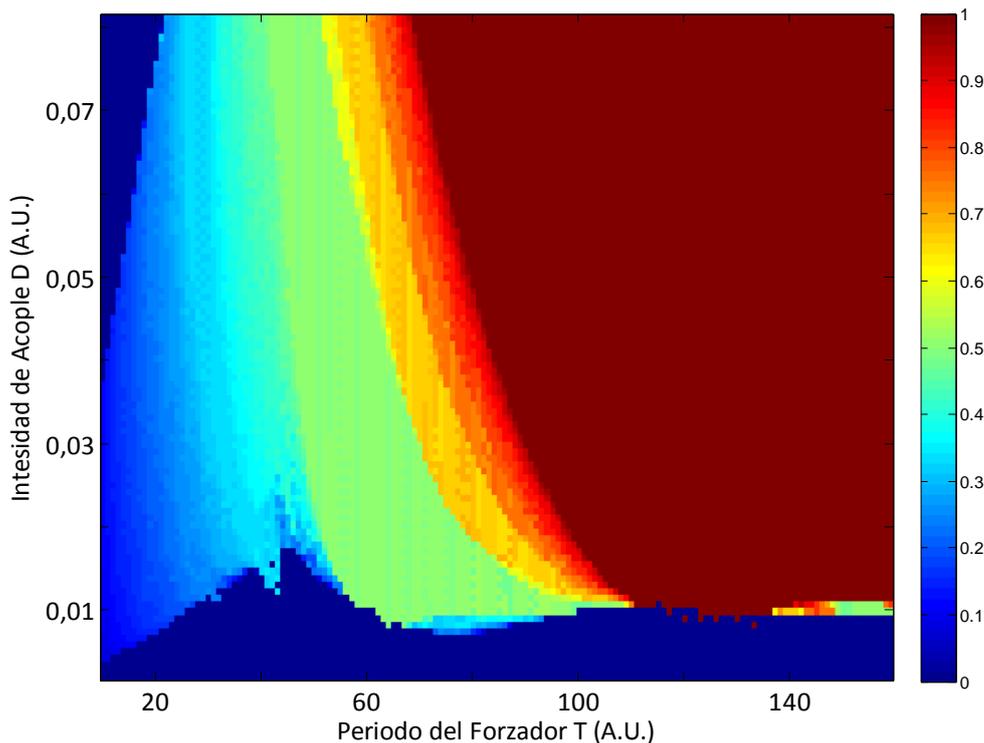


Figura 6.12 – Patrones de respuesta dado por el cociente entre la frecuencia de la neurona y la frecuencia del forzador (con la forma de un pulso de neurona) en función del período del forzante y del acople entre el forzante y la neurona bajo estudio.

Utilizar un tren de pulsos con la forma del disparo de una neurona FHN, como es el caso en la figura 6.12, tiene una implementación más compleja. Esto se debe a que el ancho del pulso de la neurona es del orden del período definido para una neurona excitable. En consecuencia, los impulsos ejercidos sobre la neurona, se superponen para un tren de pulsos con período cercano al ancho temporal de un disparo, y por lo tanto requiere la coordinación de los tiempos en los cuáles se encuentra cada pulso que participa en el solapamiento. Sin embargo, dada la semejanza entre las respuestas para uno y otro tipo de forzamiento, se optó por evitar estos obstáculos.

Para los dos tipos de forzamientos considerados, se puede observar regiones bien definidas que separan los diferentes regímenes de la neurona excitable ante los forzamientos. Estas regiones se denominan lenguas de Arnold de forma análoga a la figura 6.7. La diferencia central radica en qué, en el caso excitable, las neuronas responden únicamente a los forzamientos externos en lugar de seguir una dinámica interna naturalmente. Con el acople considerado, tanto para un pulso cuadrado de período T como para el pulso con la forma del disparo en el modelo FHN, la respuesta de la neurona es muy similar (ver figuras 6.11 y 6.12). Tal semejanza da lugar a la interpretación que la forma del forzante en sí, no tiene implicancias profundas. Por otra parte, esta similitud entre ambos forzantes permite considerar uno como un

buen representante del otro y así centrar la atención en uno de ellos. En particular, la transición desde una lengua de Arnold a otra puede ser estudiada bajo el forzante de un tren de pulsos cuadrados.

Al aumentar la intensidad del acople pasando de la región verde (valor 0,5 en el mapa de colores) a la región bordó (valor 1 en el mapa de colores), la neurona pasa de tener una respuesta de $\{1,0\}$ (es decir, dispara con los pulsos del forzador una vez sí y una vez no) a tener una respuesta $\{1\}$ (disparar ante cada estímulo del forzante). Este pasaje de una lengua de Arnold a otra, se da a lugar mediante graduales estados $\{1^2, 0\} \equiv \{1,1,0\}$, luego $\{1^3, 0\}$ y así sucesivamente, como puede ser observado en la figura 6.13. Dicha figura fue realizada utilizando el método EPTC discutido en la sección 5.3.

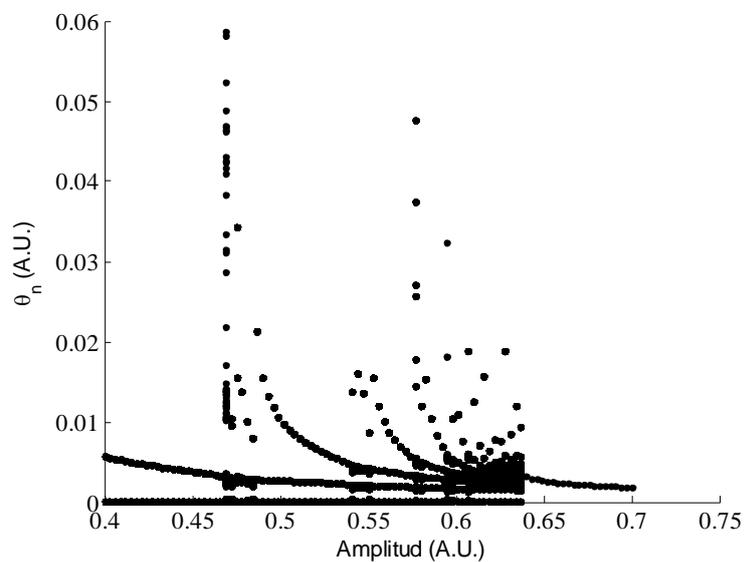


Figura 6.13 – Diagrama de bifurcaciones, θ_n en función de la amplitud, para valor de $T = 85$.

Si se analiza la transición desde el estado $\{1,0\}$ (figura 6.14) al estado $\{1^2, 0\}$ (figura 6.15), se podrá ver un diagrama de bifurcaciones mediante duplicación de períodos que, eventualmente, alcanza un comportamiento caótico. Tal diagrama de bifurcaciones (y en particular, el comportamiento caótico de la neurona) se observa en una región muy pequeña del espacio de parámetros como se muestra en [19]. Además, debido a la semejanza en la respuesta de la neurona forzada por ambos pulsos (ver figuras 6.11 y 6.12), es esperable que el régimen caótico sea alcanzable en el caso del tren de pulsos con forma de "disparos".

En las figuras 6.14 – 6.17 se pueden observar las series temporales para la variable u de la neurona en algunos de estos estados.

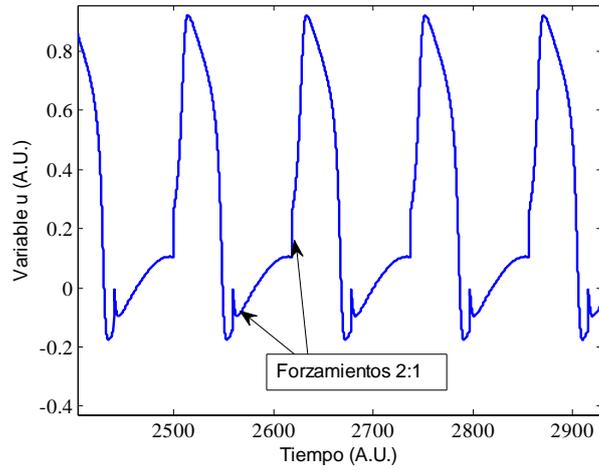


Figura 6.14 – Dependencia temporal de la variable U para un forzamiento 2: 1, con $T = 59,5s$ y $amp = 0,49$.

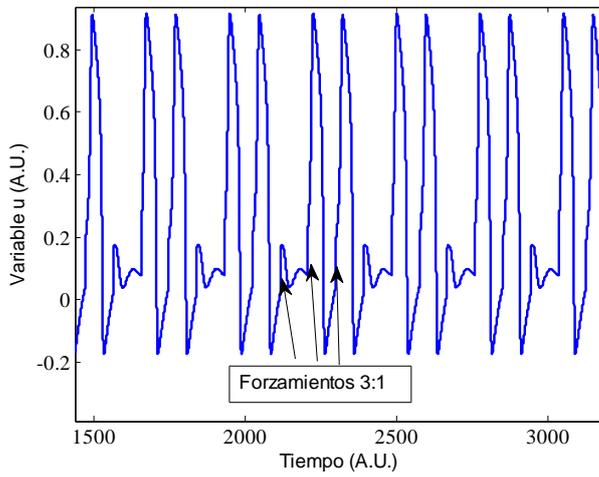


Figura 6.15 - Dependencia temporal de la variable U para un forzamiento 3: 1, con $T = 89,5$ y $amp = 0,49$.

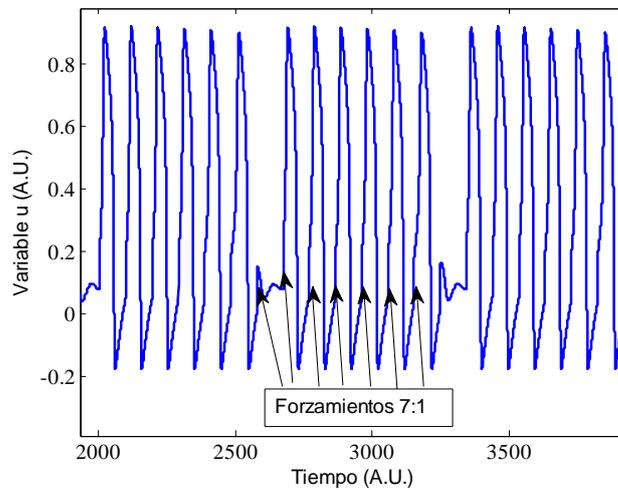


Figura 6.16 - Dependencia temporal de la variable U para un forzamiento 7: 1, con $T = 94,5$ y $amp = 0,49$.

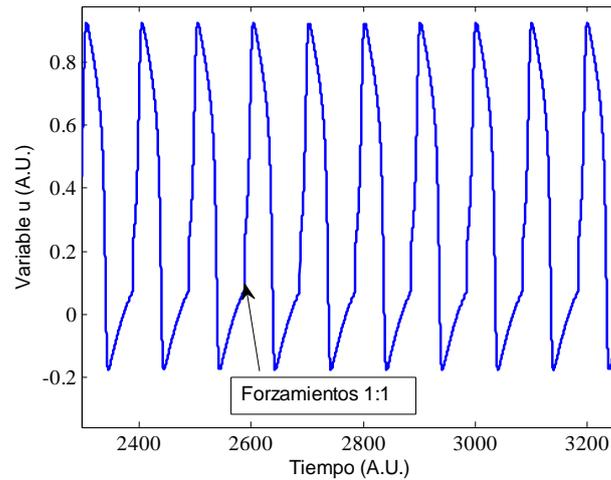


Figura 6.17 - Dependencia temporal de la variable U para un forzamiento 1: 1, con $T = 99,5$ y $amp = 0,49$.

6.3. Anillo de neuronas

El siguiente paso luego del estudio de las interacciones entre pocas neuronas y previo a considerar redes con topologías complejas, es el de considerar una red con topología muy sencilla. El caso no trivial más sencillo de esto, es el de un anillo de neuronas. En esta sección se centra la atención en el estudio de la dinámica de neuronas FHN en el anillo. Al igual que en secciones anteriores, se diferenciará entre el caso oscilatorio y el excitable.

6.3.1 Régimen Oscilatorio

En el caso de neuronas en régimen oscilatorio en un anillo se varía la distribución de frecuencias en las neuronas y la intensidad de acople entre éstas. El motivo para considerar una distribución de frecuencias es que un anillo con una única frecuencia, tiene poco interés ya que eventualmente las neuronas se sincronizarán completamente. En cambio, al considerar una distribución de frecuencias, distintos tipos de patrones periódicos pueden ser observados, tanto temporal como espacialmente. En las figuras 6.18 – 6.20 se muestran ejemplos de patrones que pueden encontrarse al considerar diferentes distribuciones de frecuencias (se recuerda la relación $\nu \propto \varepsilon$) en los osciladores. En estas figuras se muestra a la izquierda la distribución de frecuencias, mientras que a la derecha se muestran los patrones observados en los raster plots.

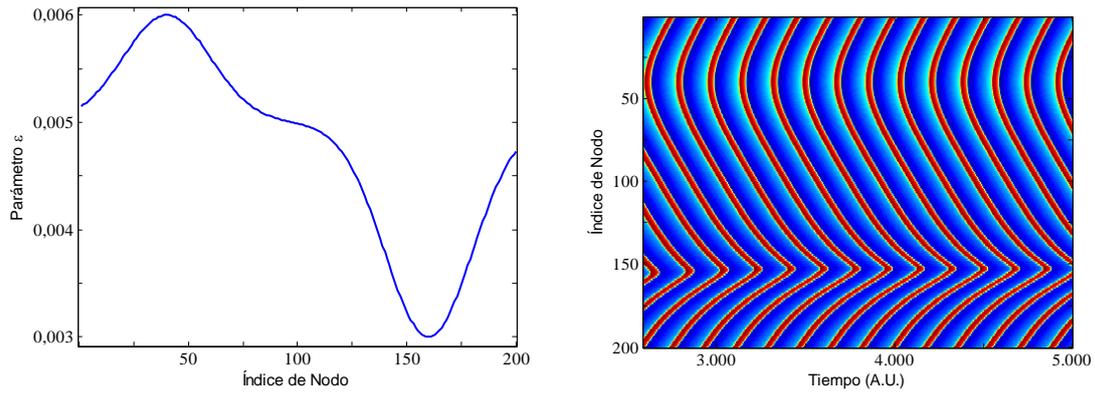


Figura 6.18 – Distribución de frecuencias en el anillo (izquierda) y raster plots del anillo de neuronas oscilatorias (derecha).

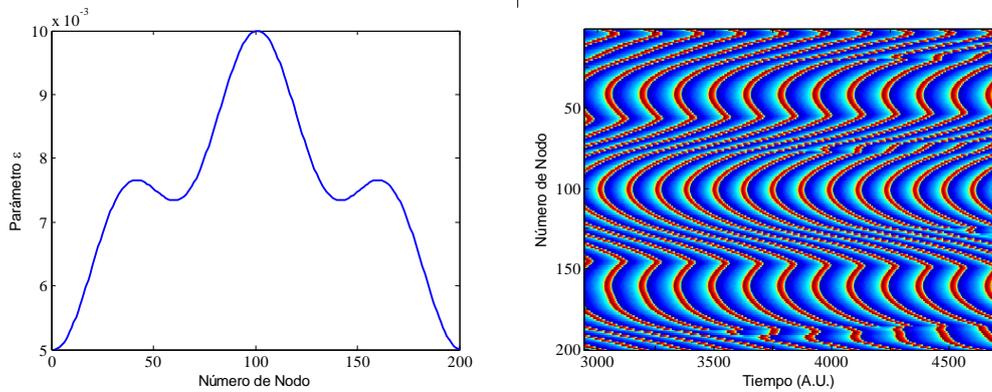


Figura 6.19 – Distribución de frecuencias en el anillo (izquierda) y raster plots del anillo de neuronas oscilatorias (derecha).

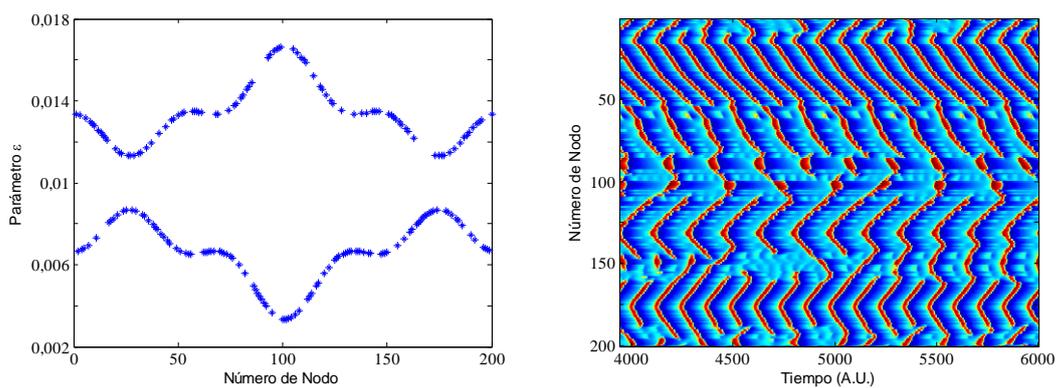


Figura 6.20 – Distribución de frecuencias en el anillo (izquierda) y raster plots del anillo de neuronas oscilatorias (derecha)

Si bien los patrones observados en las raster plots siguen comportamientos en general complejos, la estructura gruesa de éstos sigue dos criterios que se discutirán a continuación. El primer criterio es qué, independientemente del tamaño del anillo, para una intensidad de acople

suficientemente alta, todos los osciladores tendrán la misma frecuencia. El segundo criterio consiste en que, para valores de la intensidad de acople suficientemente altas, las neuronas que tengan una frecuencia mayor tenderán a ir adelantadas en fase frente a sus vecinas más lentas.

Para discutir el primer criterio se estableció una distribución aleatoria del parámetro ε en el anillo y se aumentó la intensidad de acople observando cómo se modificaba la dinámica del anillo. En primer lugar se muestra un ejemplo de cómo varía el comportamiento de las neuronas a medida que se aumenta la intensidad de acople entre ellas. En las figuras 6.21 – 6.24 se pueden observar los patrones de oscilación para distintos valores de la intensidad de acople en un anillo de 50 neuronas con una distribución en frecuencias uniforme fija determinada por valores de $\varepsilon \in (0.005, 0.0064)$.

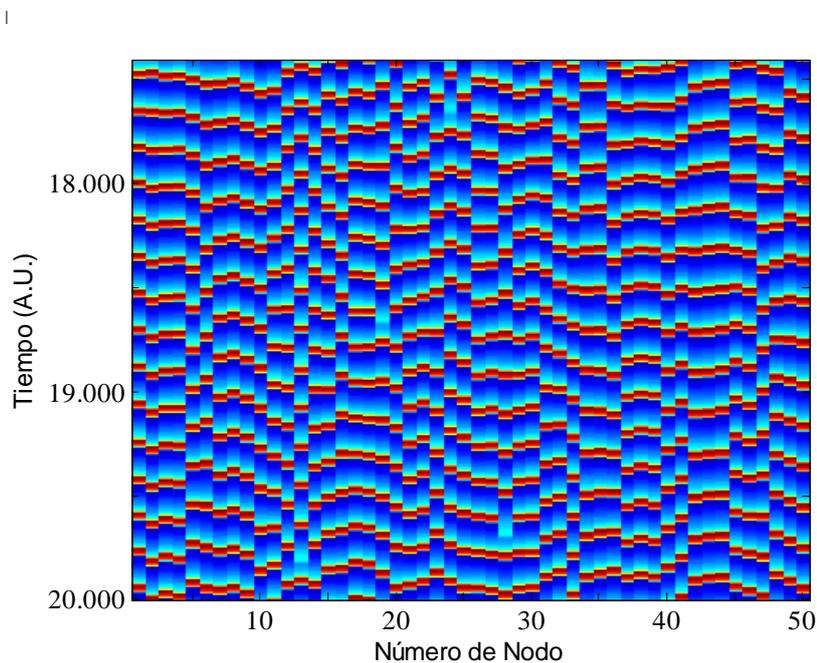


Figura 6.21 – Patrón de oscilación en un anillo de 50 neuronas con una distribución en frecuencias uniforme fija entre $\varepsilon \in (0.005, 0.0064)$, y una intensidad de acople $D = 0.0015$

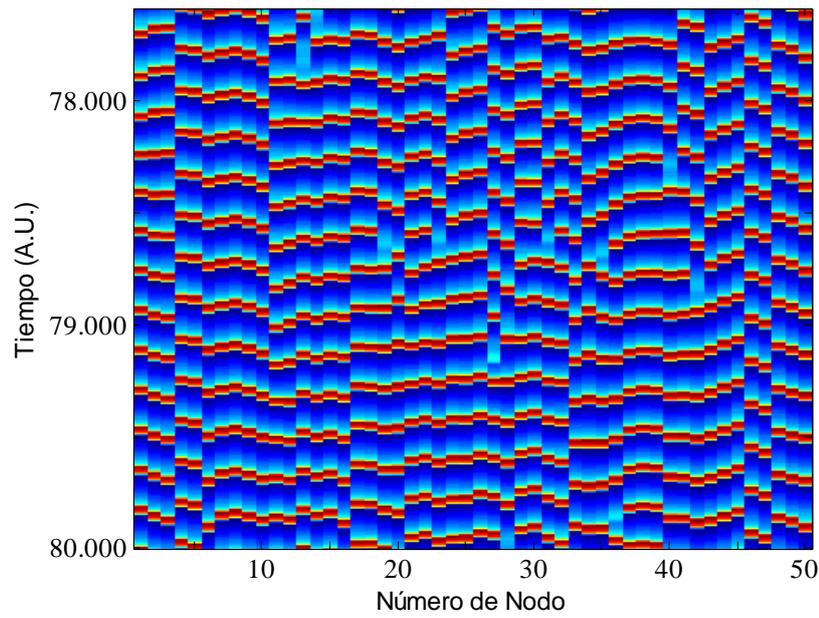


Figura 6.22 – Patrón de oscilación en un anillo de 50 neuronas con una distribución en frecuencias uniforme fija entre $\varepsilon \in (0.005, 0.0064)$, y una intensidad de acople $D = 0.003$

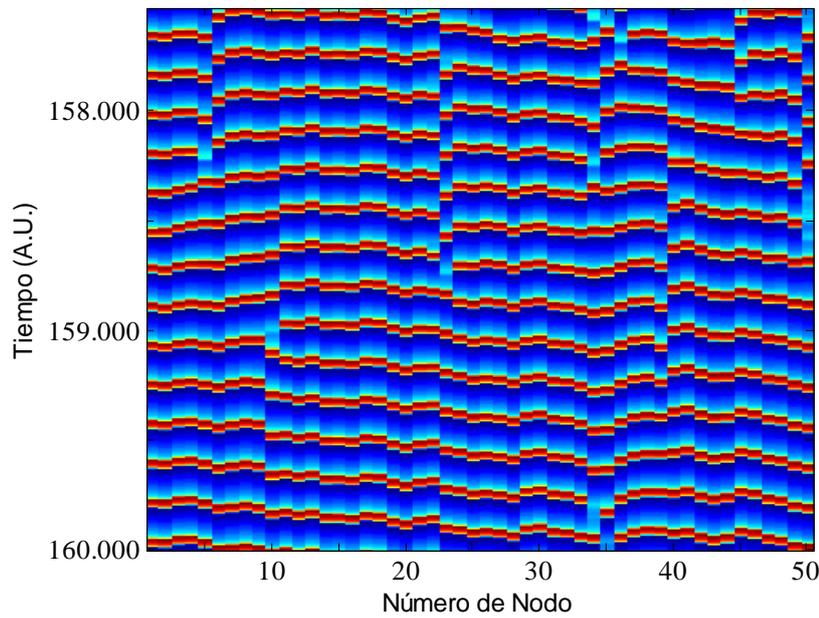


Figura 6.23 – Patrón de oscilación en un anillo de 50 neuronas con una distribución en frecuencias uniforme fija entre $\varepsilon \in (0.005, 0.0064)$, y una intensidad de acople $D = 0.005$

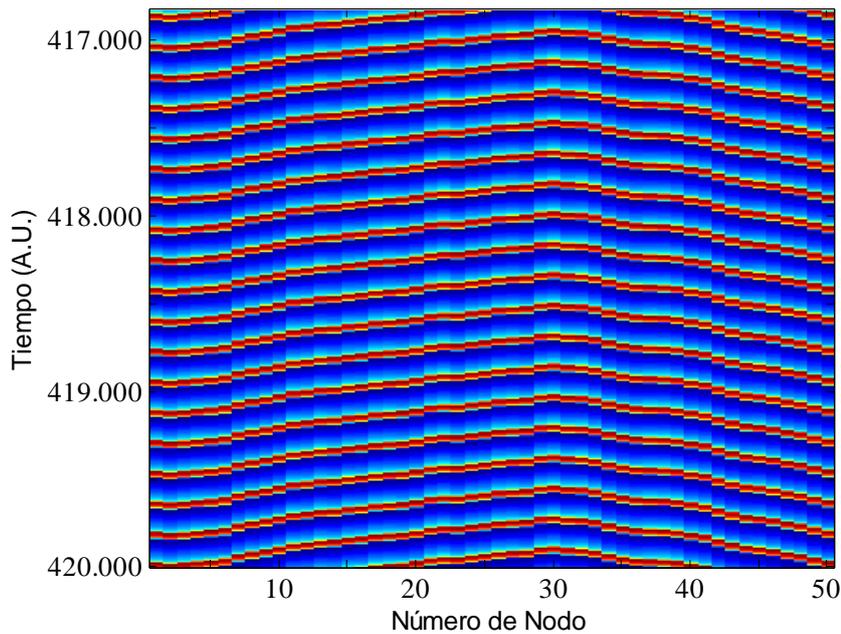


Figura 6.24 – Patrón de oscilación en un anillo de 50 neuronas con una distribución en frecuencias uniforme fija entre $\varepsilon \in (0.005, 0.0064)$, y una intensidad de acople $D = 0.0115$

Se observa en la figura 6.21, que las unidades del anillo están mayormente asincrónicas para valores bajos de la intensidad de acople. A medida que se aumenta la intensidad del acople, grupos de neuronas cada vez más grandes se sincronizan como muestran las figuras 6.22 y 6.23. Al aumentar suficiente la intensidad de acople entre las neuronas, el anillo entero alcanza un estado de sincronización en frecuencias (ver figura 6.24).

La existencia de un valor de acople crítico, para el cual el anillo se sincroniza completamente en frecuencias, es esperable por sí solo. Sin embargo, se encontró que el valor crítico de la intensidad de acople para el cual se da este fenómeno depende únicamente del ancho en la distribución de frecuencias. En la figura 6.25 se presenta el valor crítico de la intensidad de acople, en anillos de 50, 100 y 200 neuronas, en función del ancho $\Delta\varepsilon \equiv \varepsilon_{max} - \varepsilon_{min}$ de la distribución uniforme (es decir $\varepsilon \in (\varepsilon_{min}, \varepsilon_{min} + \Delta\varepsilon)$, en este caso con $\varepsilon_{min} = 0.005$).

Del comportamiento observado en la figura 6.25 se infiere en una primera aproximación una relación lineal entre las variables y con términos independientes -0.0005 , 0.0005 y 0.0045 para las redes de 50, 100 y 200 neuronas respectivamente. El término independiente de D_{crit} es esperable que sea 0 debido a que para $\Delta\varepsilon = 0$ todas las neuronas tendrán la mismas frecuencias naturales. Un aspecto interesante a investigar en un futuro es la dependencia de la pendiente de la curva con el parámetro ε_{min} .

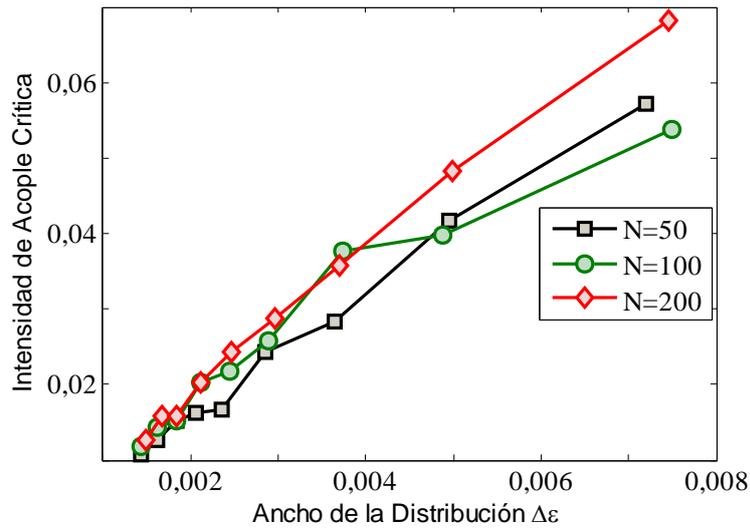


Figura 6.25 - Valores críticos de intensidad de acople, en un anillo con distribuciones de frecuencias uniforme, en función amplitudes en la distribución.

El segundo para la organización de los patrones observados en los raster plot, consiste en que para intensidades de acoples altas, donde el anillo está sincronizado en frecuencia, las neuronas que tengan una frecuencia mayor a sus vecinas estarán, en general, adelantadas en fase en comparación a éstas. De esta forma, para una intensidad de acople suficientemente alta, una distribución de frecuencias de tipo "V" tendrá patrones espaciotemporales en forma de "V" y una distribución de frecuencias sinusoidal, tendrá un patrón espaciotemporal también sinusoidal. Estos dos ejemplos concretos pueden ser observados en las figuras 6.26 y 6.27. A la izquierda de éstas se muestra la distribución de parámetros ε en las neuronas del anillo (equivalente a la distribución de frecuencias) y a la derecha de muestran los raster plots de estos sistemas.

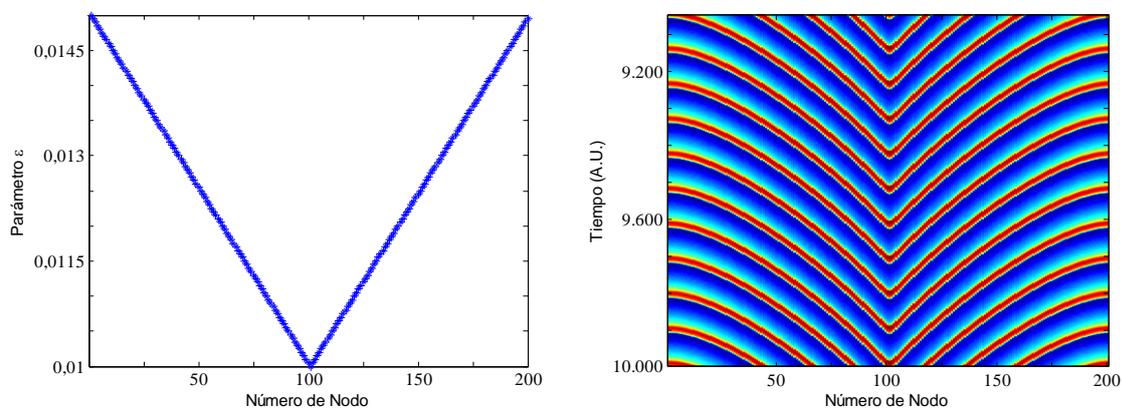


Figura 6.26 – Distribución de frecuencias en "V" (izquierda) y raster plot (derecha) para el anillo de neuronas oscilatorias.

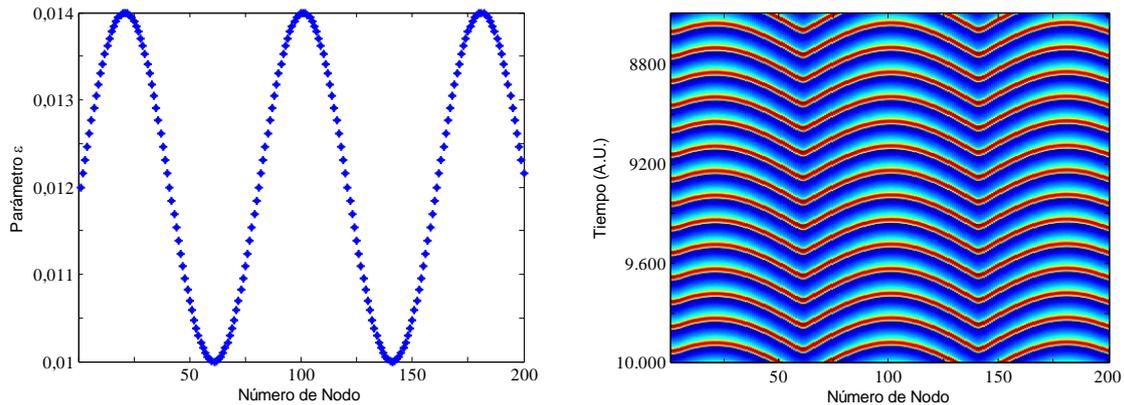


Figura 6.27 – Distribución de frecuencias sinusoidal (izquierda) y raster plot (derecha) para el anillo de neuronas oscilatorias.

Se observa claramente en las figuras 6.26 y 6.27, que aquellas neuronas cuya frecuencia natural es más baja (es decir, valores de ε más pequeños) están atrasados en su fase respecto a las neuronas vecinas (ejemplo de esto son las neuronas con índices en torno al valor 100 en la figura 6.26 y neuronas con índice en torno al valor 60 y al valor 140 en la figura 6.27). Por otra parte, las neuronas con frecuencias naturales más altas (es decir, valor del parámetro ε más grande) están adelantadas en su fase respecto a sus vecinas (ejemplo de esto son las neuronas con índices en torno al valor 0 o 200 en la figura 6.26 y neuronas con índices en torno a los valores 20, 100 y 180 en la figura 6.27)

Estos dos criterios discutidos permiten, a partir de la distribución en las frecuencias y con una intensidad de acople suficientemente alta, controlar la forma de las ondas en el anillo. Más aún, se observa que el comportamiento de las fases de los osciladores se da en una escala mesoscópica en el anillo. Esto significa que los "codos" en las ondas, se deben a que, en promedio, las neuronas presentan "codos" en la distribución espacial de las frecuencias. Esta afirmación se puede constatar observando las figuras 6.28 – 6.29 donde se observan "codos" en la forma de las ondas (figura 6.28) en torno a las neuronas con índices en 142, 160 y 185. A su vez, a la izquierda en las figuras 6.29 se muestran los valores de los parámetros ε de las neuronas cuyo comportamiento es mostrado en la figura 6.28. Esta figura se muestra muy irregular, sin embargo en la derecha de la figura 6.29 se muestra el promedio del parámetro ε de cada neuronas y las 10 neuronas más cercanas (es decir, los valores de la derecha para cada neurona son $\varepsilon_{prom\ i} = \frac{\varepsilon_{i-5} + \varepsilon_{i-4} + \dots + \varepsilon_{i+4} + \varepsilon_{i+5}}{11}$).

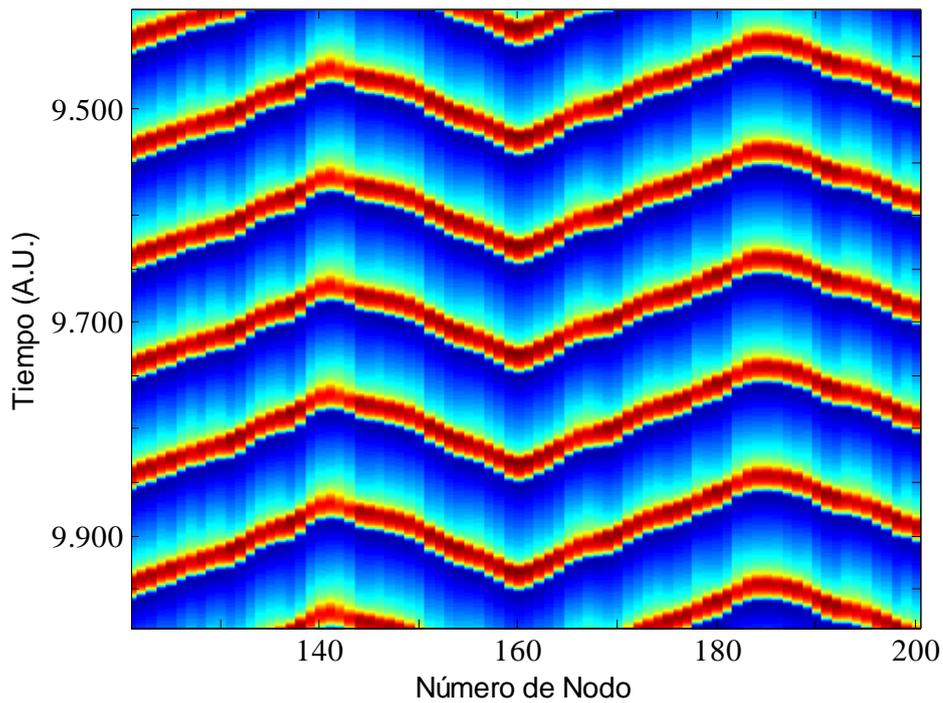


Figura 6.28 – Raster plot de un anillo de neuronas FHN oscilatorias para valores de $D > D_{crit}$ y para una distribución aleatoria uniforme en el parámetro ε .

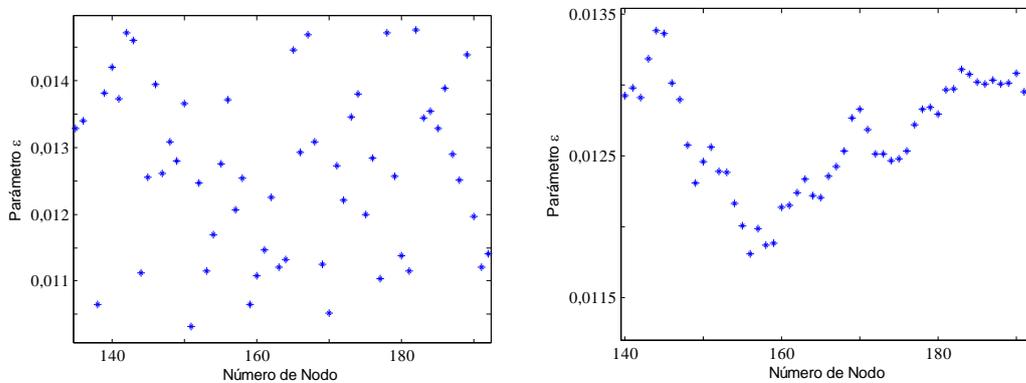


Figura 6.29 – Distribución del parámetro ε en un anillo de neuronas FHN oscilatorias (izquierda). Distribución promedio o “mesoscópica” del parámetro ε para la misma distribución (derecha).

La figura de la derecha muestra que, en términos medios, la distribución de frecuencias presenta "codos promedios" en las neuronas con índices muy cercanos a los comentados de la figura 6.28. Una consecuencia de este resultado es que, para valores de la intensidad de acople $D > D_{crit}$ es posible controlar el patrón de oscilación de la red mediante la fijación únicamente del parámetro ε de cada neurona, incluso en presencia de ruido o incertidumbre para fijar el parámetro. Una aplicación inmediata de este resultado podría ser, mediante la

implementación experimental del modelo FHN en régimen oscilatorio, establecer una secuencia de procesos desencadenados por los disparos de las neuronas.

6.3.2 Régimen Excitable

En un anillo de neuronas en régimen excitable la dinámica no es en exceso rica. Sin embargo, estudiarla permite obtener información útil para el posterior estudio de una red compleja. Las propiedades de la dinámica que es posible obtener en tal tipo de red simple, pueden ser calculadas a partir del estudio realizado en la interacción de unas pocas neuronas. En esta sección se calculará la velocidad de propagación de un pulso, el acople mínimo y máximo para la existencia de un pulso propagándose en el anillo. Se caracteriza completamente los tipos de soluciones posibles y se muestran varias de éstas.

Como se comentó previamente, el tiempo de retardo τ_d está relacionado con la velocidad de propagación del pulso. En un anillo, o una cadena, de neuronas si una neurona dispara, las vecinas dispararán un tiempo τ_d más tarde y así sucesivamente. De esta forma, la velocidad "instantánea" de un pulso propagándose a través del anillo entre las neuronas i y j , será $\frac{1}{\tau_d(D_{i,j})}$ (neuronas por segundo), siendo $D_{i,j}$ el acople entre la neurona i y la neurona j . En la figura 6.30 se muestra una distribución específica del acople entre neuronas y en la figura 6.31 se muestra un pulso propagándose a lo largo de este anillo.

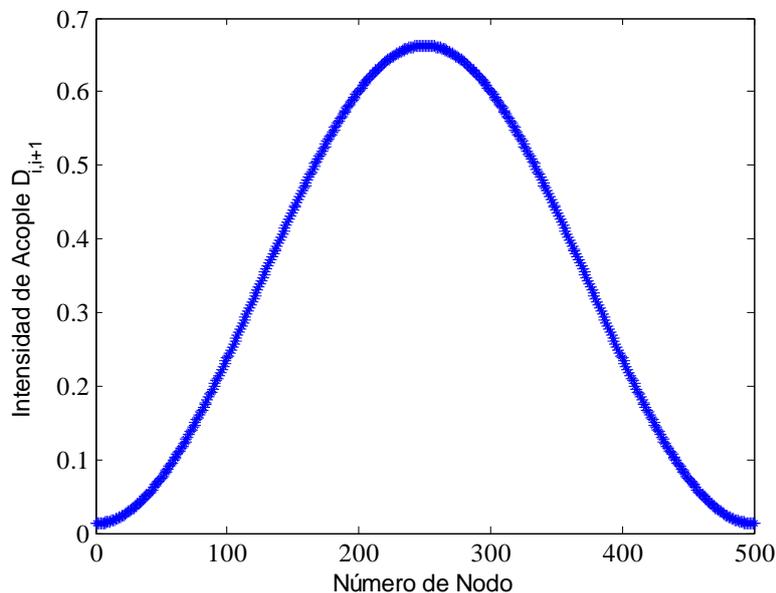


Figura 6.30 – Distribución de intensidad de acople en un anillo de 500 neuronas

El pulso dando vueltas en el anillo, que se muestra en la figura 6.31 tiene una velocidad distinta según la región del anillo en la que se encuentre debido a la distribución de intensidades de acople establecida en éste (ver figura 6.30). Esta velocidad del pulso está muy bien determinada por la intensidad del acople en la región en la que se encuentra el pulso y es

$\tau_d^{-1}(D_{i,i+1})$ si el pulso se encuentra en la neurona i -ésima. Esta afirmación puede ser verificada en la figura 6.34 donde se observan los tiempo de retardo τ_d de las primeras 60 neuronas de acuerdo al acople que tienen entre ellas, y el tiempo que efectivamente demora en transmitirse el pulso de neurona a neurona.

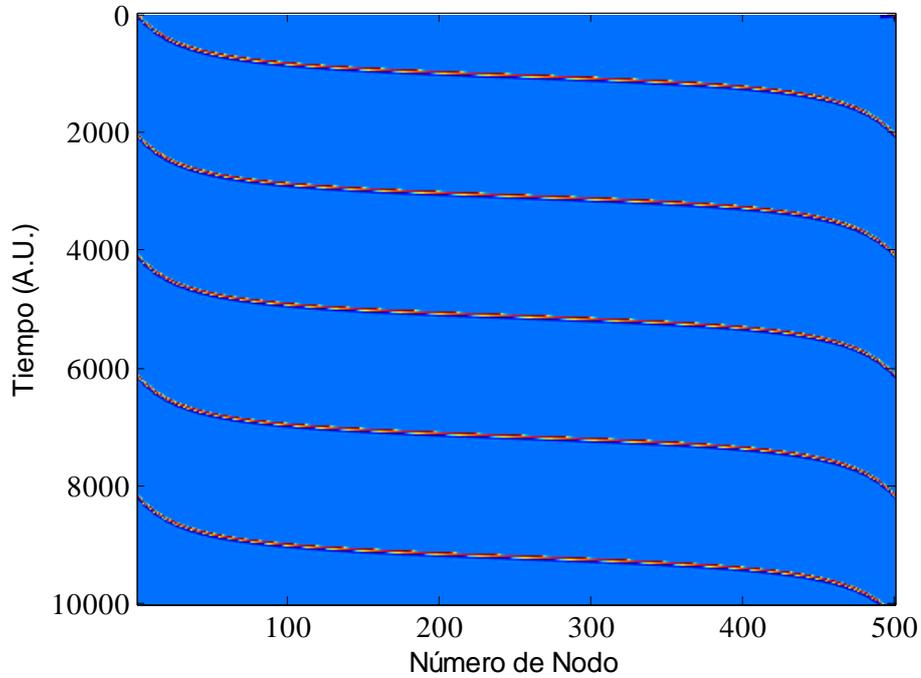


Figura 6.31 – Raster plot de un pulso propagándose en un anillo con distribución de intensidad de acople como indica la figura 6.32

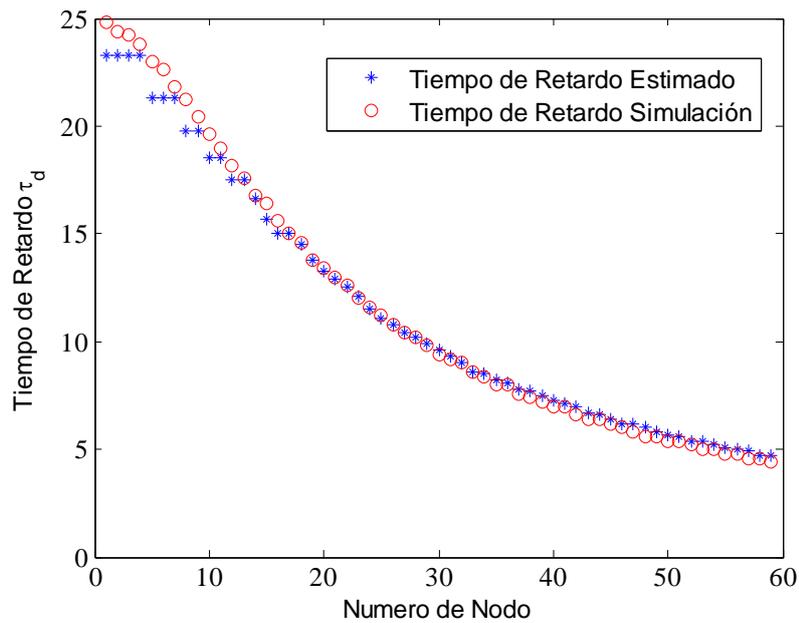


Figura 6.32 – Tiempo de retardo estimado (azul) y simulado (rojo) para los primeros 60 nodos del anillo utilizado para las figuras 6.30 y 6.31.

La diferencia entre ambas curvas en la figura 6.32, sobre todo en las neuronas con índice más chico, está asociada a que el comportamiento del tiempo de retardo en función de la intensidad del acople (ver figura 6.8) fue caracterizado con un paso más grueso que el utilizado en la distribución de intensidades de acople en este anillo (ver figura 6.30). La concordancia reflejada en la figura 6.32 permite extrapolar y considerar que dada una distribución de intensidad, es posible estimar el tiempo que tardará el pulso en dar una vuelta completa al anillo.

En base a esto podrían existir, y de hecho existen, dos valores críticos para la existencia de una dinámica no trivial en un anillo. El acople entre las neuronas es la vía por la cual se trasmite la información de una neurona a otra, y la intensidad del mismo está relacionada con la velocidad con que esto sucede. Si la intensidad del acople entre neuronas es muy pequeña, el disparo de una neurona causará una perturbación en su vecina, inferior al umbral de disparo y, en consecuencia, la información no se propagará. El valor crítico D_{min} para el cual la información pasa de no lograr transmitirse (a través de una sinapsis) a sí lograrlo, se corresponde con el valor mínimo del acople obtenido para una interacción entre dos neuronas. Como consecuencia se deduce que si en el anillo existe un acople de intensidad inferior a D_{min} , la información no podrá transitar a través del mismo. Por otro lado, existe la posibilidad de que una neurona del anillo, tenga uno o ambos acoples (en el anillo, cada neurona tiene dos vecinas) con intensidad inferior a D_{min} pero que, si actúan en conjunto, pueden excitar a la neurona en cuestión. En tal situación, debido a los períodos refractarios de estas dos vecinas, y dado que la neurona en medio de éstas no está conectada a ninguna otra, el pulso no tendrá a donde propagarse luego de llegar a la neurona central. Este fenómeno es bastante común en un anillo con condiciones iniciales aleatorias, aunque no es preciso que haya intensidades de acoples inferiores a D_{min} . Esto es, los pulsos se aniquilan al encontrarse si no tienen otro camino para propagarse.

En el caso opuesto, un acople muy grande entre las neuronas significa una transmisión muy rápida de la información de neurona a neurona. Sin embargo, si el pulso que pasó por una neurona retorna muy rápidamente a ésta, podría suceder que la neurona no esté en condiciones de disparar nuevamente. Si se analiza con cuidado la situación, a medida que aumenta la intensidad de los acoples en el anillo, el pulso se propagará cada vez más rápido. Por otra parte, al aumentar los acoples en la red el tiempo T_{ref_j} necesario que debe transcurrir para volver a excitar la neurona j disminuye.

La forma de determinar el valor crítico de la intensidad de acople D_{max} se obtiene de forma análoga al parámetro D_{min} , concretamente se establece un pulso propagándose en un anillo donde la intensidad de acople tiene un valor ligeramente superior a D_{min} e igual para todas las interacciones del anillo. A medida que el pulso se propaga a través de la red, se aumenta, en iguales proporciones para todas las interacciones, el valor de la intensidad del acople. En las figuras 6.33 – 6.34 se muestra este proceso para un anillo de 50 neuronas. En la figura 6.33 se muestra la oscilación de la variable u en función del tiempo, de una neurona

arbitraria del anillo. En la figura 6.34 se observa el comienzo (izquierda) y el final (derecha) de éste proceso. En estas simulaciones cada 10000 unidades de tiempo, la intensidad de acople en el anillo se aumentaba en un valor fijo. Se observa a la derecha en la figura 6.34 que llega un punto del proceso en que la intensidad de acople muy grande y el pulso se propaga demasiado rápido, tardando un tiempo menor al período refractario T_{ref} de las neuronas.

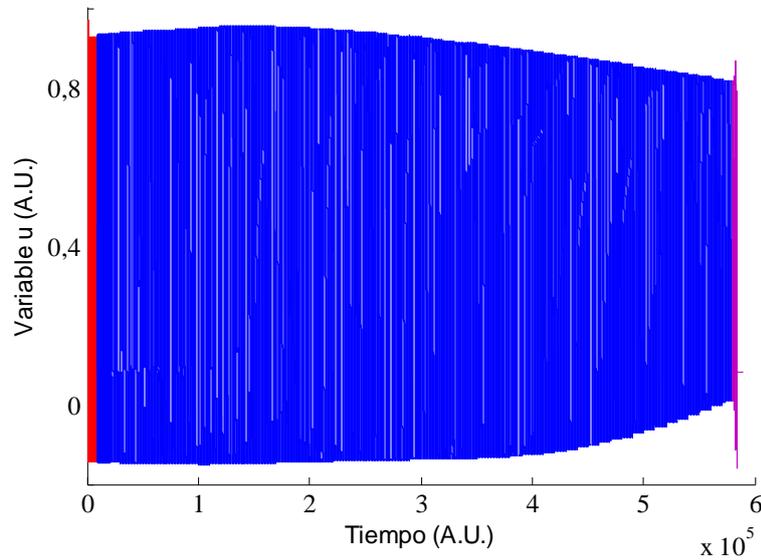


Figura 6.33 – Oscilación de la variable de un nodo arbitrario del anillo a medida que se modifica la intensidad de acople, en un anillo de tamaño $N = 50$, para determinar el valor crítico de la intensidad de acople D_{max}

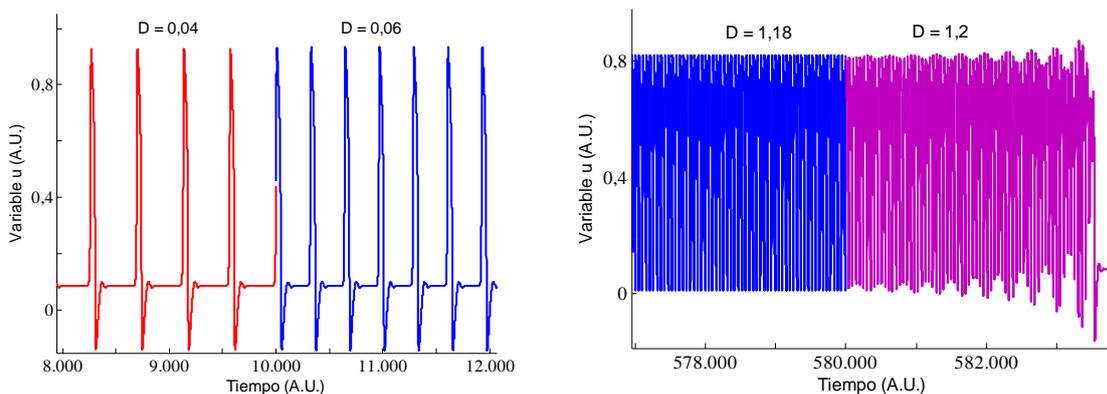


Figura 6.34 – Zoom del primer (izquierda) y último (derecha) paso del proceso para obtener la intensidad de acople D_{max} .

Este proceso podría no converger, dado que al aumentar la intensidad de acople, disminuye tanto el tiempo que demora el pulso en dar la vuelta al anillo como también el período refractario de la red. Si estos tiempos no se igualan nunca, el proceso no terminaría. Sin embargo, sucede que el período refractario de los nodos tienen una pendiente menor

(respecto a la intensidad de acople) y por tanto, el tiempo que demora el pulso en dar vuelta al anillo, que para valores pequeños de la intensidad del acople D es mayor a T_{ref} , eventualmente se tornará menor que el período refractario T_{ref} .

A medida que se aumenta el tamaño del anillo, el valor de la intensidad de acople crítica D_{max} aumenta. En la figura 6.35 se puede ver la intensidad de acople crítica D_{max} en función del largo del anillo L (número de neuronas).

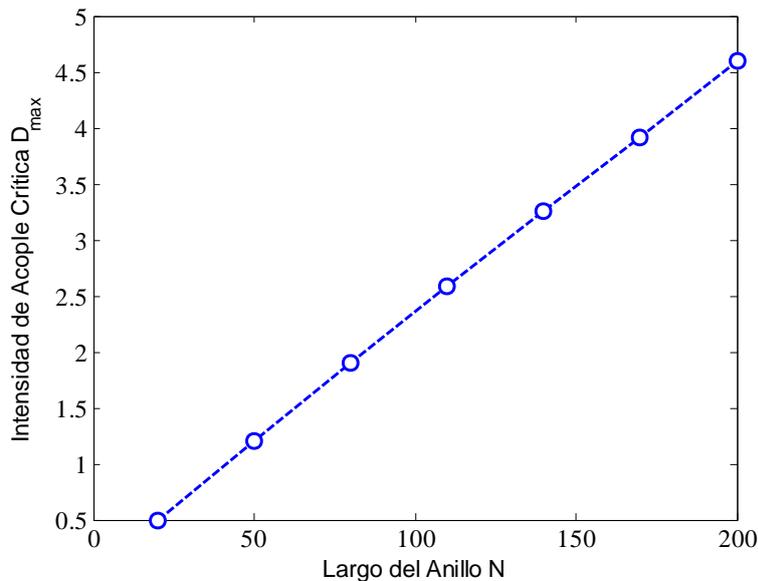


Figura 6.35 - Intensidad de acople crítica D_{max} en función del largo del anillo N

La propagación del pulso en un anillo es relativamente sencilla y el siguiente resultado es inmediato. Sin embargo, éste sirve de base para el estudio en topologías más complejas. Concretamente, si la interacción entre las neuronas i e $i + 1$ tiene un tiempo de retardo $t_d(D_{i,j})$, se debe cumplir para toda neurona j que:

$$\sum_{i=1}^N t_d(D_{i,i+1}) > T_{ref_j}$$

En este punto se tiene una situación donde, dado un anillo de N neuronas para tener una dinámica no trivial debe cumplirse las restricciones respecto a las intensidades de acoplamiento D . Por otra parte, si las intensidades de acople $D_{i,j}$ satisfacen las condiciones para tener una dinámica no trivial, la dinámica resultante se puede caracterizar en 3 situaciones distintas.

La primera de ellas es semejante a la dinámica trivial. Dadas las condiciones iniciales de las neuronas, no existirán pulsos y por lo tanto todas las neuronas irán rápidamente a su punto fijo.

La segunda situación consiste nuevamente, en un comportamiento terminal trivial pero a diferencia de la primer situación, varios pulsos (al menos 2) se propaguen en sentidos opuestos sobre el anillo y, por lo discutido previamente, se aniquilan. Ejemplos de este tipo de dinámica se observan en la figura 6.36, donde se puede ver cómo dos pulsos parten de una neurona en direcciones opuestas y se aniquilan al otro lado del anillo (podrían partir de neuronas distintas e igual aniquilarse).

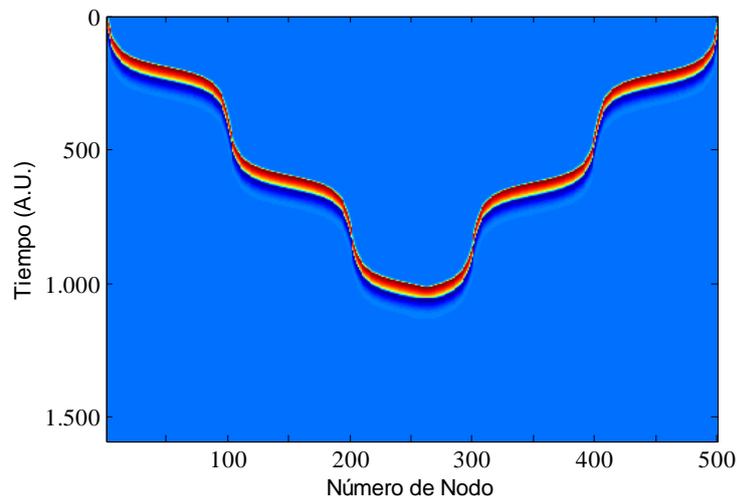


Figura 6.36 – Aniquilación de dos pulsos que salen de una neurona en direcciones opuestas.

Por último, el único tipo de dinámica no trivial en un anillo de neuronas excitables, consiste en uno o varios pulsos propagándose en un mismo sentido a través del anillo. En este tipo de comportamiento, se puede encontrar desde un único pulso dando vueltas en el anillo (figura 6.37), hasta un tren de pulsos (figura 6.38); aunque respetando los tiempos refractarios de cada neurona.

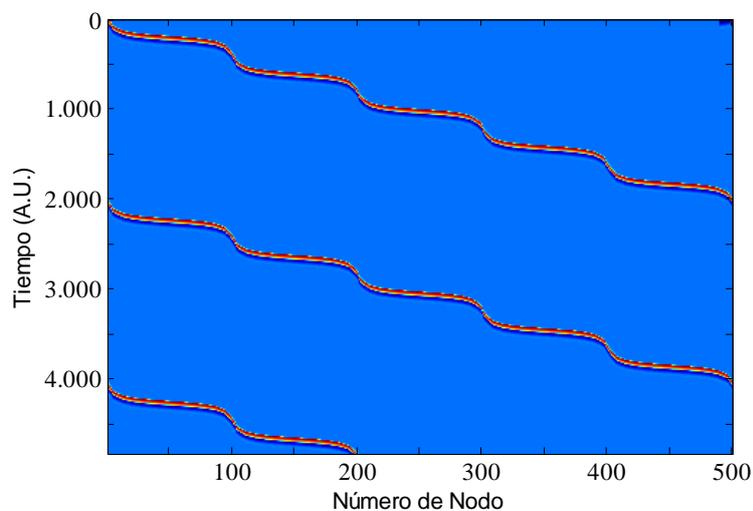


Figura 6.37 – Propagación de un pulso en un anillo, comportamiento de un único pulso dando vueltas en el anillo

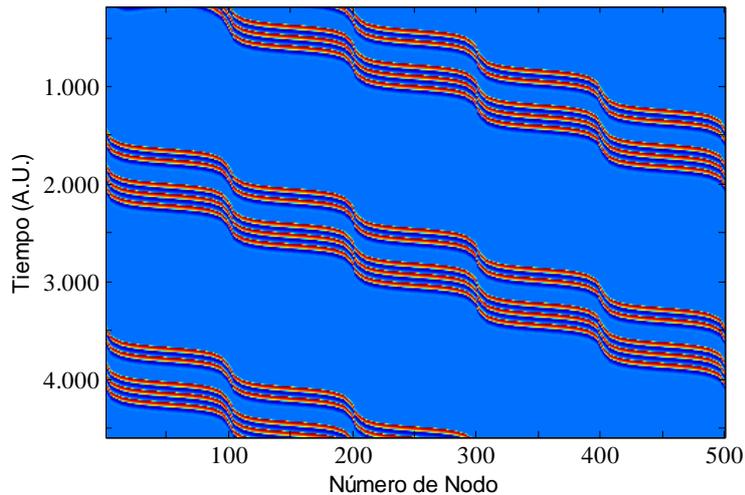


Figura 6.38 - Propagación de pulsos en un anillo, comportamiento de tren de pulsos con separaciones espaciales arbitrarias.

Regímenes transitorios más atípicos pueden surgir, aunque son difíciles de replicar por ese mismo motivo. A modo de ejemplo, si las intensidades de acoples, entre las neuronas del anillo, pasan de ser muy intensas a ser muy débiles (cercanas a D_{min}), dos pulsos que estaban cerca uno del otro y propagándose en el mismo sentido, pueden “colisionar” en este “cuello de botella”, que se presenta en las intensidades de acoples débiles, y como resultado sobrevive un único pulso.

Las dinámicas mostradas en esta sección, en particular las que se presentan en las figuras 6.37 y 6.38, son los únicos atractores que presenta el anillo. Como se mencionó, existen algunos otros transitorios, pero éstos no son el objetivo de este trabajo. No se encontraron más dinámicas en el anillo de neuronas excitables con el tipo de acople considerado. El espectro de posibles soluciones se cubrió en la medida de lo posible, sin embargo, no se dispone de una demostración rigurosa de la no existe de soluciones distintas de las periódicas o todas las neuronas en el punto fijo. En caso de dinámicas no triviales, éstas son periódicas con un periodo $T < \sum_{i=1}^N t_d(D_{i,i+1})$.

6.4. Dinámica de Neuronas Excitables en Redes Complejas

Conociendo la dinámica de cada neurona, sus interacciones y cómo es la topología de la red en la cual se encuentran inmersas, el siguiente paso a dar es el de combinar las tres facetas del problema (unidades, interacciones, estructura). No se consideran cambios en la estructura de la red debido a la dinámica neuronal, la interacción entre estructura y unidades es unidireccional. La estructura afectará a la dinámica del sistema de neuronas, pero no a la inversa. En una primera parte se consideró la estructura de la red fija en todo momento de la integración de la dinámica pero se hizo uso de la característica estadística de éstas para analizar cómo se ve afectada la dinámica.

En una segunda instancia se consideró cómo, al modificarse la estructura mediante la eliminación de algunas unidades, se ve afectada la dinámica del sistema. Este segundo estudio es meramente ilustrativo de algunos puntos clave previamente discutidos. Las redes neuronales utilizadas fueron redes regulares aleatorias con unidades modeladas con el modelo Bär-Eiswirth.

6.4.1 Neuronas FitzHugh-Nagumo en Redes de Mundo Pequeño

Habiendo caracterizado la estructura de las redes SW (sección 2.3.3) y estudiado el comportamiento de las neuronas FHN (sección 4.4 y 6.1), sus interacciones entre dos (sección 6.2) y en un anillo (sección 6.3), se pasa a analizar el comportamiento de las neuronas FHN excitables en una red SW.

En las redes SW con neuronas FHN en régimen excitable, y para un valor de $p \ll 1$, el comportamiento es bastante similar al del anillo. Para un valor de $p = 0$ y $\langle k \rangle = 4$ se observa en la figura 5.5 (izquierda) que la red es muy similar al anillo, es evidente la estructura de la red para $p = 0$ y $\langle k \rangle = 8$. En la figura 6.39 se puede ver que el mismo comportamiento del pulso propagándose en el anillo, es observado en las redes SW con $p \ll 1$ y D suficientemente pequeño. La expresión D suficientemente pequeño significa que D tiene un valor no mucho mayor que el valor D_{min} para esta red.

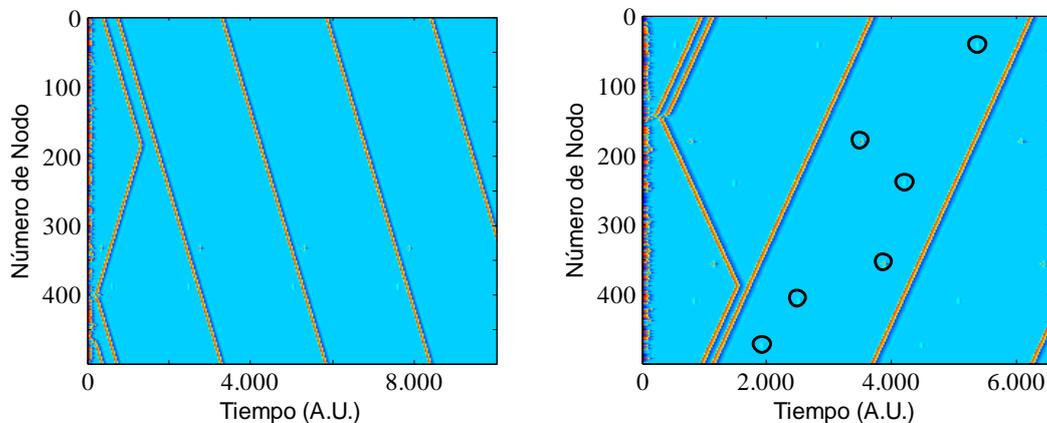


Figura 6.39 - Propagación de un pulso en redes SW con $p = 10^{-3}$ y D suficientemente pequeño.

A la derecha en la figura 6.39 se encierran en circunferencias negras disparos aislados de neuronas. Dichos disparos serán discutidos más adelante. Para $p = 0$ el requisito D suficientemente cercano a D_{min} (excepto por la cota superior $D < D_{max}$) no es necesario. Sin embargo, si $p \neq 0$ el requisito es necesario ya que de lo contrario se encuentra un comportamiento como el que se muestra en la figura 6.40.

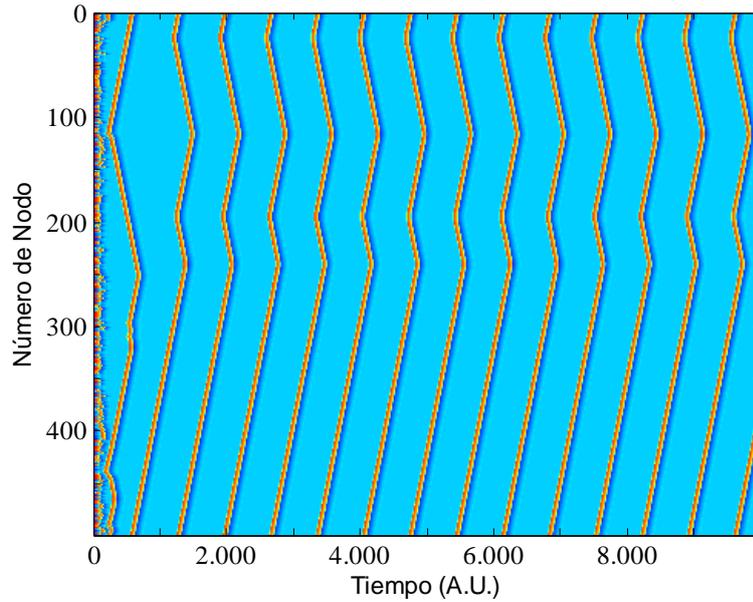


Figura 6.40 - Propagación de un pulso en redes SW con $N = 500$, $\langle k \rangle = 8$, $p = 10^{-3}$ y $D \gg D_{min}$.

Para comprender correctamente la figura 6.40 es necesaria una mirada a la estructura de la red. Para esta red en particular, los únicos cambios respecto a $p = 0$ son que el nodo número 310 está conectada al 24 en lugar de al nodo 314, y además el nodo 297 está conectado al nodo 195 en lugar de al nodo 300. Esta estructura junto al diagrama de flujo de los pulsos se muestran en la figura 6.41. La estructura concreta de la red corresponde a un parámetro $p = 10^{-3}$.

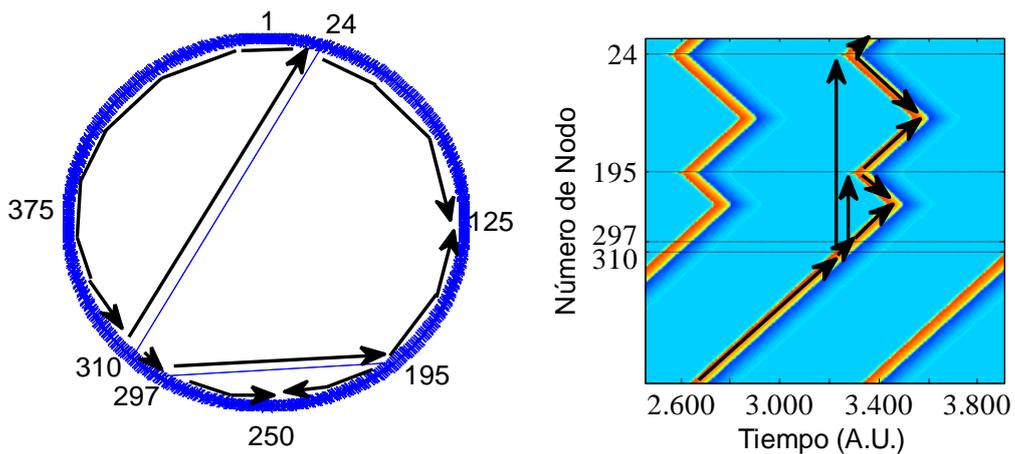


Figura 6.41 - Estructura de red y diagrama de flujo de pulsos para una red SW con $N = 500$, $\langle k \rangle = 8$, $p = 10^{-3}$ y $D \gg D_{min}$.

Según las condiciones iniciales, varias situaciones diferentes pueden ocurrir. Un ejemplo distinto para otras condiciones iniciales se muestra en la figura 6.42, donde un

transitorio inicial, en lugar de dar lugar a una oscilación autosostenida, deriva en la aniquilación de pulsos (de manera semejante al anillo). Comparando las figuras 6.41 y 6.42 se observa que la única diferencia es que, en esta última figura, durante la etapa inicial se da lugar a un pulso (indicado con una flecha blanca) que aniquila al pulso que se propaga desde el nodo 24 hacia atrás (izquierda en la figura 6.42).

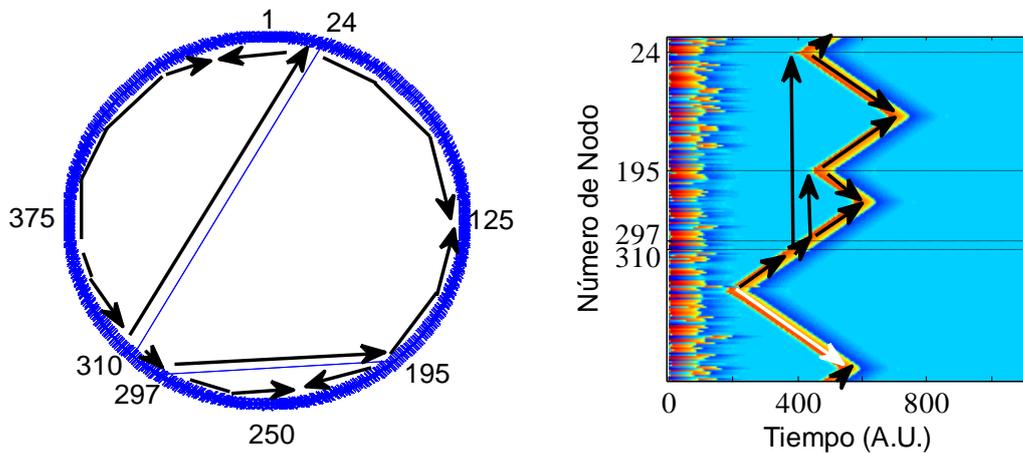


Figura 6.42 - Estructura de red y diagrama de flujo de pulsos para la misma red SW de la figura 6.41 con condiciones iniciales diferentes.

Las figuras 6.41 y 6.42 muestran la existencia de atajos a través de la red, que disminuyen el período de oscilación de ésta, ya que producen un ciclo forzador (obtenido mediante el método DPAD) más corto que en el caso de la figura 6.39.

Por otra parte, para valores de D suficientemente pequeños (con las implicancias ya discutidas) si $p \ll 1$, los atajos de la red no conducirán a mayores consecuencias sobre el ciclo forzador, y por consecuencia sobre la dinámica. En esta situación los atajos en la red desencadenarán disparos de neuronas aisladas como se remarca con circunferencias negras en la figura 6.39. El método DPAD, aplicado en la simulación de las figuras 6.40, genera una red cuyo único ciclo está formado por los nodos $\{24, 23, \dots, 1, 500, 499, \dots, 310, 24\}$.

El conocimiento de la estructura permite comprender el por qué de los patrones observados y predecir los diferentes tipos de dinámicas posibles. En ausencia de tal información, el análisis de los patrones otorga información parcial de la estructura. A partir de esta información parcial, es posible obtener las diferentes dinámicas que son determinadas completamente por el ciclo forzador y el espaciado de los pulsos en dicho ciclo.

El valor del acople $D_{min}(p, \langle k \rangle)$ para $p = 0$ disminuye respecto al valor para el anillo debido a la presencia de más vecinos impulsando el disparo de cada neurona. El valor de este acople crítico $D_{min}(0, \langle k \rangle)$ se encontró independiente del tamaño de la red pero muestra una dependencia con el grado medio del anillo como se muestra en la figura 6.43. Se espera que el comportamiento de D_{min} para $p \neq 0$ aumente respecto a su valor en $p = 0$ debido a que, en

general, el ciclo que se obtendrá por el método DPAD estará formado por algunos nodos con grado menor a $\langle k \rangle$.

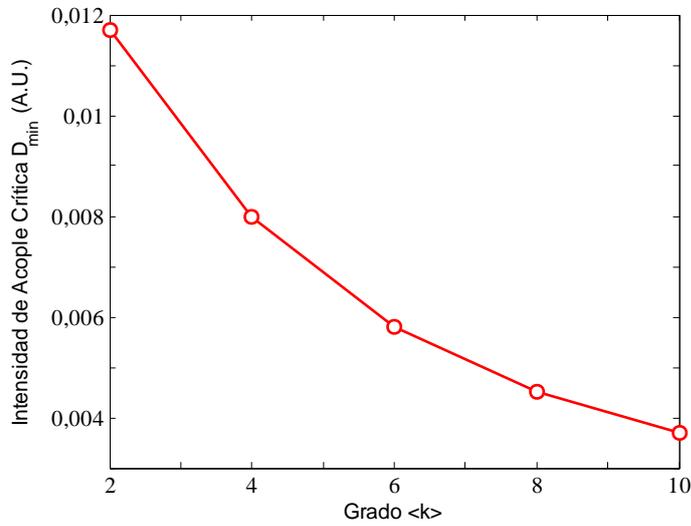


Figura 6.43 - Acople crítico D_{min} en función del grado medio $\langle k \rangle$ para redes SW con $p = 0$.

Como es esperable, esta intensidad de acople decae al aumentar el número de vecinos. Se puede observar que no es buena aproximación considerar simplemente $D_{min}(0, \langle k \rangle) \approx \frac{2 D_{min}(0,2)}{\langle k \rangle}$. Esto se debe a que el tiempo de retardo de las neuronas aumenta mucho para intensidades de acople muy pequeñas (ver figura 6.8) y por tanto los estímulos a una neurona, por parte de sus vecinas, no son simultáneos.

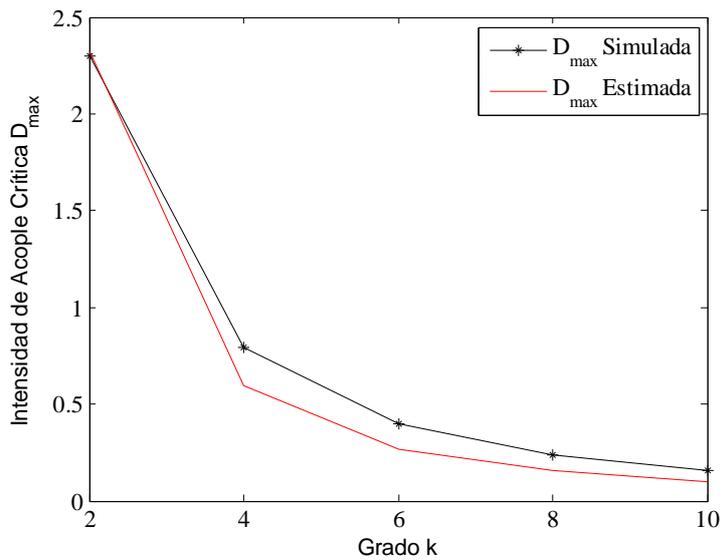


Figura 6.44 - Acople crítico D_{max} en función del grado medio $\langle k \rangle$ de redes SW con $p = 0$.

En el régimen de intensidades de acople grandes se encuentra el límite del acople crítico $D_{max}(p, N, \langle k \rangle)$. El comportamiento de este parámetro para $p = 0$ se muestra en la figura 6.44. Éste se obtuvo de la misma forma que fue descrito para el anillo. Aunque tal procedimiento ya no es útil si $p \neq 0$.

Es posible aproximar el comportamiento, en el caso $p = 0$, de forma muy sencilla. Notando que a medida que se aumenta la intensidad del acople para obtener el límite $D_{max}(0, N, \langle k \rangle)$, siendo N el número de neuronas de la red, el tiempo que tarde una neurona en excitarse (debido a las neuronas que la fuerzan) se vuelve muy pequeño como se muestra en la figura 6.8 (el efecto opuesto al comentado para D_{min}). De esta forma, una neurona que va a ser excitada por las $\langle k \rangle / 2$ vecinas que están en la dirección que proviene el pulso, percibe a éstas casi como unísonas. Este efecto resulta en un valor de la intensidad del acople $\langle k \rangle / 2$ veces superior al del anillo para la misma intensidad del acople D . Además, el largo del "anillo" está reducido en un factor de $\frac{\langle k \rangle}{2}$. Es entonces una buena aproximación considerar la relación

$$D_{max}(0, N, \langle k \rangle) \approx \frac{2D_{max}(0, \frac{2N}{\langle k \rangle}, 2)}{\langle k \rangle}.$$

Si $p = 0$ o $p \ll 1$ y $D \gtrsim D_{min}(p, \langle k \rangle)$, el comportamiento que se tiene en la red es equivalente al del anillo como fue discutido previamente. Para $D \gg D_{min}(p, \langle k \rangle)$, pero aún $D < D_{max}(p, N, \langle k \rangle)$ la red satura todas las rutas posibles, es decir que no aparecerán disparos aislados como los que se resaltan en la figura 6.39. Para valores intermedios de D y $p \neq 0$, es muy difícil determinar a priori que caminos serán los que los pulsos han de seguir dada una condición inicial arbitraria. Una posibilidad para intentar bordear el problema, es establecer un forzamiento sobre unas pocas neuronas. En particular, el forzar una neurona con un período inferior a su "período" natural, ésta tenderá a responder como fue caracterizado en la sección 6.2. Esto último se debe a que en gran parte, la neurona forzada controlará la dinámica de la red si los acoples son suficientemente grandes.

Para comenzar a analizar el efecto del forzador en la red SW, se fuerza una neurona de la red en el caso $p = 0$. Esta situación es la más sencilla ya que, además de no existir atajos determinados probabilísticamente, todas las neuronas son equivalentes y se puede forzar una neurona cualquiera. Un comportamiento observado en este sistema pero sobre el cual no se profundizó, consiste en que el régimen caótico (que se da mediante una duplicación de períodos al pasar, por ejemplo, de una respuesta de un disparo cada dos períodos a una respuesta de dos disparos cada tres períodos), desaparece de la neurona forzada cuando ésta está inmersa en una red, hasta el punto donde es verificable numéricamente. Las interacciones con sus vecinas hacen que esta transición, de un disparo cada dos períodos a dos disparos cada tres períodos, sea abrupta.

En la figura 6.45 se muestra un raster plot para una red SW de 100 nodos con $p = 0$, grado medio $\langle k \rangle = 4$ y una única neurona forzada con un pulso cuadrado (como el descrito en la sección 6.2) de período $T = 75$, amplitud $I = 0.7$ y ancho del impulso $w = 0.2$. A la izquierda

en la figura 6.45 se observa que la respuesta de la red es periódica con período $14T$. A la derecha en dicha figura se muestra un acercamiento en torno a la neurona forzada mediante el pulso cuadrado.

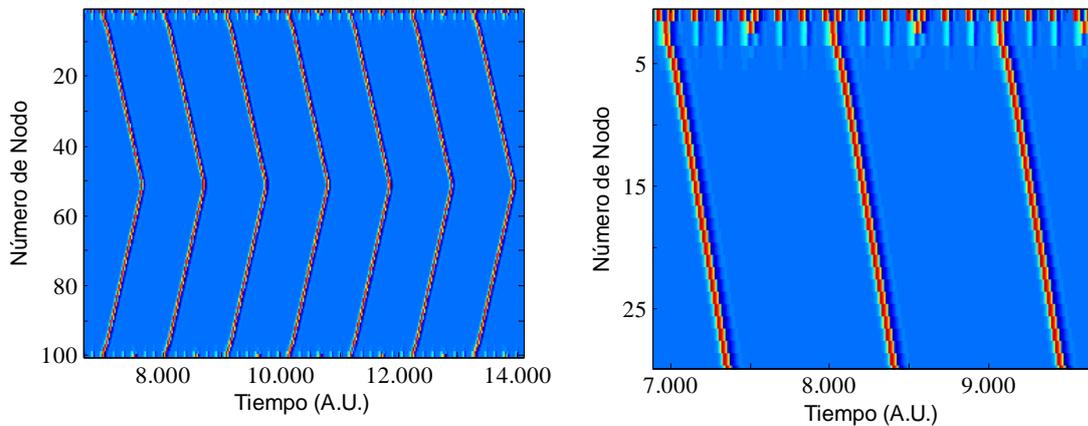


Figura 6.45 - Raster plot de una red SW con $p = 0$, grado $\langle k \rangle = 4$, número de nodos $N = 100$ e intensidad de acople $D = 0.0088$, en presencia del forzamiento de una única neurona mediante un tren de pulsos cuadrados de características $T = 75$, $I = 0.7$ y $w = 0.2$.

La figura 6.45 corresponde a una intensidad de acople $D = 0.0088$. La caracterización realizada en la sección 6.2, respecto a los forzamientos de las neuronas, es relevante. En primera instancia, existe un forzamiento externo sobre una neurona arbitraria, por ejemplo la neurona n_0 . Sin embargo, ahora esta neurona n_0 no estará aislada sino que se verá afectada por el resto de la red por lo que su respuesta no será cuantitativamente la misma que en la caracterización realizada previamente. Las neuronas vecinas de n_0 , se verán forzadas mediante un pulso con la forma del disparo de una neurona, es decir que se podría considerar a éstas bajo la caracterización correspondiente al del tren de pulsos con la forma del disparo de una neurona. Nuevamente, estas neuronas están inmersas en una red y además, los disparos de n_0 no son equiespaciados como era el caso en la sección 6.2. Al ir aumentando la intensidad de acople entre las neuronas, nuevamente pueden observarse diferentes patrones de respuesta correspondientes a diferentes intensidades de acople semejante a lo que podría abstraerse de la figura 6.12. En la figura 6.46 se puede observar la respuesta de la red mencionada, para intensidades de acople $D = 0.0089$ (arriba a la izquierda), $D = 0.0092$ (arriba a la derecha), $D = 0.0106$ (abajo a la izquierda) y $D = 0.0109$ (abajo a la derecha).

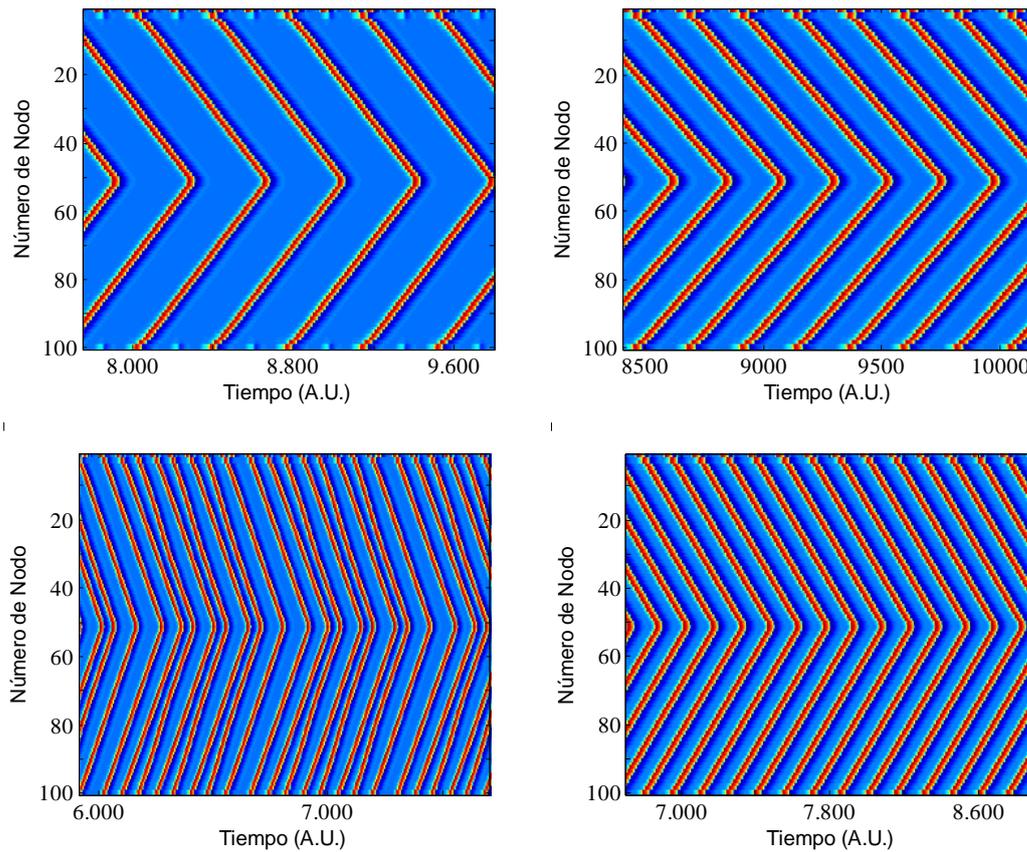


Figura 6.46 - Raster plots de una red SW con $p = 0$, grado $\langle k \rangle = 4$, número de nodos $N = 100$ e intensidades de acople $D = 0.0089$ (arriba a la izquierda), $D = 0.0092$ (arriba a la derecha), $D = 0.0106$ (abajo a la izquierda) y $D = 0.0109$ (abajo a la derecha), en presencia del forzamiento de una única neurona mediante un tren de pulsos cuadrados de características $T = 75$, $I = 0.7$ y $w = 0.2$.

Los comportamientos mostrados en las figuras 6.45 y 6.46 son periódicos con período nT siendo T el período del tren de pulsos cuadrados y n un número natural. Aunque en este trabajo de tesis no se procede en este sentido, si se caracteriza detalladamente estas respuestas de la red, es posible controlar la respuesta de la red mediante un forzamiento externo a una única neurona. Otros comportamientos más irregulares correspondientes a transitorios muy largos o a regímenes caóticos fueron encontrados para valores de la intensidad del acople intermedios, al igual que para la neurona aislada forzada por el tren de pulsos cuadrados (sección 6.2).

Para un valor genérico de $p \neq 0$, la estructura de la red subyacente al sistema es muy compleja. La cantidad de aspectos diferentes a analizar en esta situación aumenta mucho ya que es difícil determinar los caminos a seguir por los pulsos. La cantidad de neuronas que fuerzan a las distintas neuronas de la red es muy variable y por tanto determinar el período de oscilación no consiste únicamente en estimar el largo del ciclo forzador.

A diferencia del caso $p = 0$, las neuronas no son equivalentes entre ellas ya que la posición que ocupan en la red no es equivalente a cualquier otra. Esto hace que sea necesario establecer un criterio para seleccionar la o las neuronas a ser forzadas. El criterio utilizado aquí es el de forzar a la neurona más conectada de la red. El motivo de esto es que si se busca, por ejemplo encontrar el valor de D_{min} , forzar una neurona poco conectada puede afectar el valor de D_{min} obtenido, dando un valor superior al que realmente es. El valor de la intensidad de acople crítica D_{max} es algo más complicado de obtener. En presencia del forzante y para valores altos de la intensidad de acople, la red responderá a éste y oscilará globalmente, incluso para valores superiores a D_{max} . La presencia del forzante permite que la red prescinda del ciclo forzador para oscilar. Por estos motivos un método alternativo ha de ser desarrollado. Una posibilidad es por un método de fuerza bruta. Esto es, en ausencia de forzante, realizar un número muy grande de simulaciones con condiciones iniciales aleatorias. Esto hará que al aumentar el valor de la intensidad de acople entre las neuronas hacia valores cercanos al valor crítico D_{max} , la frecuencia con que se obtiene una dinámica no trivial disminuirá. Se puede *estimar* de esta forma el valor de la intensidad de acople crítica D_{max} . Es posible *estimar* numéricamente los valores críticos $D_{min}(p, N, \langle k \rangle)$ y $D_{max}(p, N, \langle k \rangle)$ mediante los métodos propuestos, estos son: forzar la neurona más conectada e ir aumentando el valor del acople D hasta obtener una oscilación global, no se realizará tal estudio.

Para concluir esta sección se presenta la respuesta de una red SW con 100 nodos, $\langle k \rangle = 4$ y $p = 0.1$, en presencia de un forzador sobre la neurona más conectada. En la figura 6.47 se muestra la respuesta de la red ante el forzamiento, para valores de la intensidad de acople inferiores al valor D_{min} .

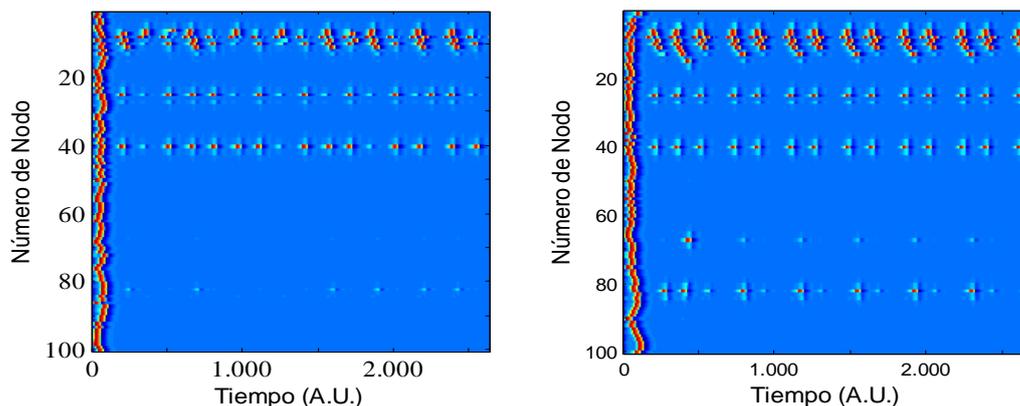


Figura 6.47 - Raster plots de una red SW con $p = 0.1$, grado $\langle k \rangle = 4$, número de nodos $N = 100$ e intensidades de acople $D = 0.00975$ (izquierda), $D = 0.0105$ (derecha), en presencia del forzamiento de la neurona más conectada mediante un tren de pulsos cuadrados de características $T = 75$, $I = 0.7$ y $w = 0.2$.

Se observa que por debajo de la intensidad de acople crítica D_{min} la red responde únicamente cerca del forzador. Sin embargo, al aumentar la intensidad del acople, el rango de

influencia del forzador se extiende hasta alcanzar una influencia global en el valor de la intensidad de acople $D = D_{min}$. Un aspecto a resaltar es que, como se comentó previamente, la intensidad de acople crítica D_{min} es mayor para un valor de $p = 0.1$ que para un valor de $p = 0$. Esto se obtiene notando que las simulaciones de la figura 6.47 corresponden a valores de la intensidad de acople D mayores que el valor crítico para $p = 0$, pero aún no hay una oscilación global de la red implicando $D_{min}(0.1, 100, 4) > D_{min}(0, 100, 4)$. En general se espera que el comportamiento sea $D_{min}(p, N, \langle k \rangle) \geq D_{min}(0, N, \langle k \rangle)$.

Para intensidades de acople mayores, la red responde globalmente ante el forzamiento. Luego de un transitorio se alcanza un régimen periódico estable. En la figura 6.48 se observa la misma red utilizada en las figuras 6.47 pero para intensidades de acople mayores, concretamente $D = 0.01175$ (izquierda) y $D = 0.01225$ (derecha).

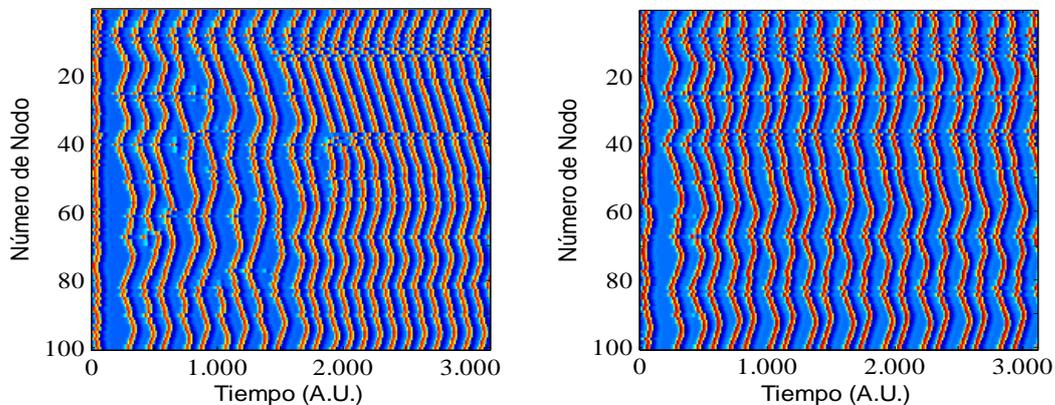


Figura 6.48 - Raster plots de una red SW con $p = 0.1$, grado $\langle k \rangle = 4$, número de nodos $N = 100$ e intensidades de acople $D = 0.01175$ (izquierda), $D = 0.01225$ (derecha), en presencia del forzamiento de la neurona más conectada mediante un tren de pulsos cuadrados de características $T = 75$, $I = 0.7$ y $w = 0.2$.

En la figura 6.48 se observa que el comportamiento de la red es complejo y no tiene una respuesta tan simple como el caso de $p = 0$. El aspecto similar más remarcable es que la respuesta de la red es periódica de período nT donde n es un número natural y T es el período del forzante. Caracterizar detalladamente la respuesta de la red en este sistema es más complejo que para $p = 0$ y está por fuera del alcance de este trabajo. Sin embargo, se destaca que el espectro de respuestas de la red aumenta mucho respecto del caso $p = 0$. Desde el punto de vista del enfoque de Hopfield esto implica un mayor número de patrones a recordar.

6.4.2 Neuronas Bär-Eiswirth en Redes de Regulares Aleatorias

Para el sistema formado por neuronas modeladas con el modelo BE, el acople considerado en tal caso y una estructura de red de tipo RRNk, se integró el problema para variadas condiciones iniciales en diferentes redes. Mediante el método DPAD se obtiene una

subred dirigida a partir de la original. Esta subred consiste, necesariamente, en una red con un único ciclo o en varias redes disconexas cada una con un único ciclo. Debido al análisis realizado sobre las neuronas FHN en régimen excitable en un anillo, resulta muy útil la aplicación de este método ya que provee de una subred con un único ciclo que mantiene la actividad del sistema. Este ciclo se relaciona con el período de oscilación de la red determinando una cota superior por el tiempo que demora un pulso en recorrerlo.

Esta red, con un único ciclo, producida con el método DPAD, que está tan relacionada con la periodicidad del sistema, no es la red real. Sin embargo, tiene en su estructura información acerca de la cooperación entre la estructura y la dinámica de las neuronas. Más concretamente, el ciclo de la red obtenida por el método DPAD es uno de los ciclos de la red completa, que tiene las características adecuadas. Por otra parte, el hecho de que el pulso se propagará a partir de una neurona hacia todas aquellas vecinas que pueden excitarse debido al estímulo de ésta (o estímulos de varias neuronas simultáneas), significa que, en general, los ciclos más cortos tienen un mejor perfil para ser el ciclo obtenido mediante el método DPAD.

En caso de que los ciclos sean demasiado cortos, los períodos refractarios, de las neuronas que los conforman, descalificarán a éstos de la posibilidad de ser el ciclo obtenido a partir del método DPAD. Ciclos muy grandes serán opacados por ciclos más cortos. Además de la presencia de estos ciclos, hay un factor extra que es el número de pulsos que hay circulando en el ciclo que es seleccionado por el método DPAD. Esto significa que el ciclo seleccionado no depende únicamente de su tamaño, sino de las condiciones iniciales que llevan a una determinada cantidad de pulsos circulando en dicho ciclo.

La interpretación del coeficiente de clustering de órdenes superiores parece un parámetro apropiado para determinar esto. En términos generales, el ciclo más pequeño que contienen cada *triple conectado*, será un candidato a ocupar el rol del ciclo seleccionado por el método DPAD (siempre y cuando no sea demasiado pequeño). Aquellos de largo más recurrente tendrán una ventaja real frente al resto, es decir que hay una mayor probabilidad para ciclos del largo que maximiza el coeficiente de clustering de órdenes superiores.

Como se comentó, en el ciclo obtenido por el método DPAD puede haber uno o más pulsos dando vueltas en el anillo. Asumiendo una distribución uniforme de los pulsos en este ciclo (es decir, que están equiespaciados), el largo efectivo de este ciclo se verá reducido en un factor n^{-1} siendo n el número de pulsos en el ciclo. Esto se debe a que cada nodo del ciclo experimentará una excitación n veces más rápido que si en el ciclo hubiese un único pulso. En particular, este largo efectivo del ciclo, será (en el caso de pulsos aproximadamente equiespaciados) proporcional al período de oscilación. En la figura 6.49 se muestra el largo efectivo del ciclo y cómo va cambiando a medida que se remueven nodos de la red, para redes regulares aleatorias de 400 neuronas y grado medio inicial $\langle k \rangle = 3$ (negro) y $\langle k \rangle = 5$ (rojo).

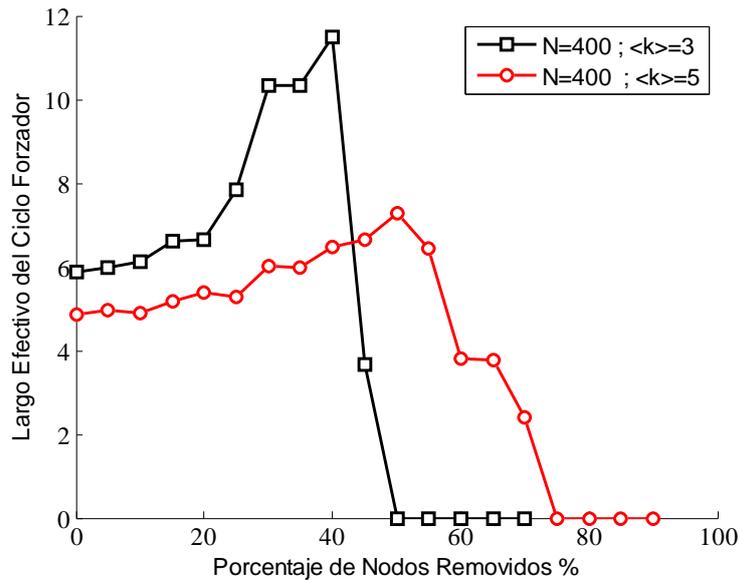


Figura 6.49 – Largo efectivo del ciclo forzador obtenido mediante el método DPAD en función del porcentaje de nodos removidos

La interpretación de este resultado requiere recordar cómo era el comportamiento del C.C.O.S. En la figura 6.50 y 6.51 se muestra el coeficiente de clustering de órdenes superiores para las redes trabajadas en la figura 6.49. Estas dos figuras 6.50 y 6.51 ya fueron discutidas con mayor detalle en la sección 2.3.2, pero se destaca aquí una similitud en el comportamiento medio de los ciclos más pequeños (orden en los C.C.O.S) y el largo efectivo de la red.

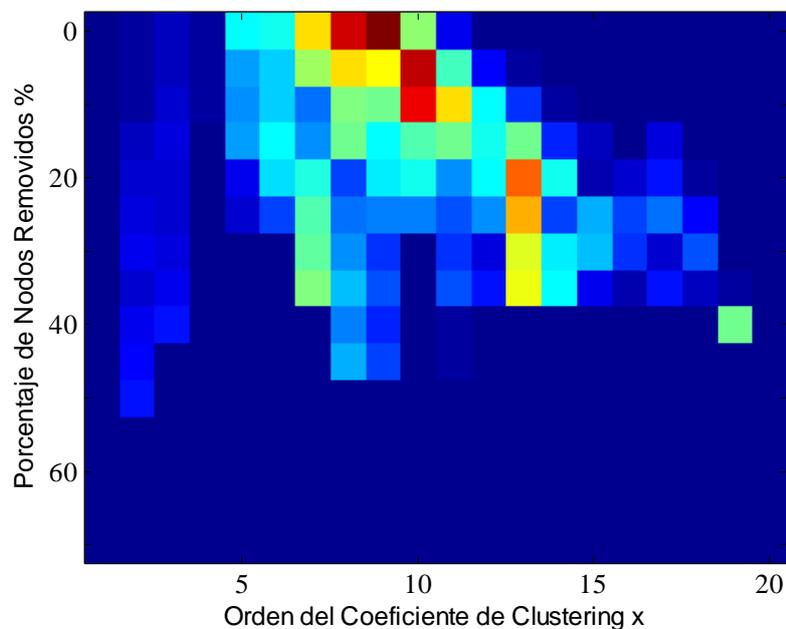


Figura 6.50 – Coeficiente de Clustering para la red con 400 neuronas y grado medio inicial $\langle k \rangle = 3$ de la figura 6.49.

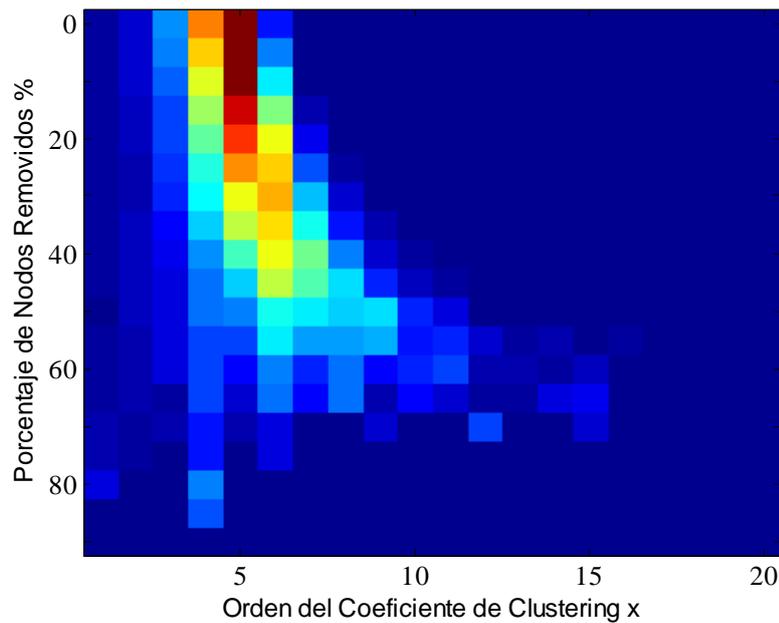


Figura 6.51 – Coeficiente de Clustering para la red con 400 neuronas y grado medio inicial $\langle k \rangle = 3$ de la figura 6.49.

La interpretación de esta similitud es la siguiente. Al establecerse un estado estacionario en la dinámica de la red, los pulsos tienen una cierta ruta establecida a lo largo de la cual desplazarse. Esta ruta está relacionada con un ciclo de un cierto tamaño. Cuando se remueven nodos de la red, los pulsos deben buscar nuevos caminos a lo largo de los cuales trasladarse. Si no se remueven demasiados nodos por iteración, la perturbación al estado del sistema no será muy grande y estos nuevos caminos serán cada vez más grandes. El nuevo ciclo encontrado será, por lo general (si la perturbación al estado no es muy grande), más largo y además, dado que la perturbación del sistema no fue muy grande, el número de pulsos en éste será el mismo que antes y por lo tanto el largo efectivo aumentará. La correlación está dada entonces entre el comportamiento de los ciclos más cortos y el largo efectivo del ciclo forzador.

CAPITULO 7 – CONCLUSIONES

El trabajo realizado en esta tesis consiste en un primer acercamiento al estudio de la dinámica de neuronas excitables en redes complejas. Para ello se estudiaron las componentes del sistema completo (estructura, unidades e interacciones) por separado, para luego unificarlas. Debido a la extensión del problema, se comenzó a estudiar las características de la dinámica en redes complejas pero sin completar el estudio.

En lo concerniente al estudio de redes, se implementaron y desarrollaron algoritmos para la generación de redes y el cálculo de las propiedades de éstas. Entre estos se destaca el desarrollo de un algoritmo para la generación de redes Barabási-Albert órdenes de magnitud más rápido que el sugerido en la bibliografía encontrada. Por otra parte, el algoritmo de la bibliografía implementa las características básicas del modelo, pero genera redes libres de escalas con una potencia $\gamma \approx 2.5$ en lugar de $\gamma = 3$ como se desprende del modelo de Barabási-Albert. El algoritmo desarrollado recupera el valor de $\gamma = 3$ correctamente. Para las redes trabajadas, se recuperaron las características reportadas en la bibliografía y se calculó el coeficiente de clustering de órdenes superiores para los tres modelos considerados: Barabási-Albert (red libre de escalas), Watts-Strogatz (red de mundo pequeño) y redes regulares aleatorias.

Se realizó un estudio completo de la dinámica de neuronas FHN aisladas. Se establecieron relaciones entre los parámetros que determinan los diferentes tipos de dinámicas y se realizó un estudio de estabilidad lineal donde se observan las bifurcaciones presentes en el sistema. En el caso del parámetro del modelo $\varepsilon \ll 1$, en régimen oscilatorio el sistema presenta oscilaciones de relajación cuyo período es calculado como se muestra en un apéndice. Al considerar la interacción entre neuronas en régimen excitable varios tiempos característicos fueron calculados, la relevancia de estos tiempos se muestra importante al considerar a éstas inmersas en una red. La capacidad de las neuronas FHN de responder caóticamente a un forzador periódico ha sido reportado en la bibliografía. Este régimen caótico en el comportamiento de las neuronas se encuentra cuando, desde una de lengua de Arnold, correspondiente por ejemplo a una relación de frecuencias 1:2, se modificaba la intensidad del forzador para pasar al espacio de parámetros de otra lengua de Arnold, correspondiente por ejemplo a una relación de frecuencias 1:1. A medida que se aumenta la intensidad del forzador, la respuesta de la neurona pasa de ser un disparo cada dos períodos del forzador a tener dos disparos cada tres períodos del forzador, cuatro disparos cada cinco períodos y así sucesivamente. Estos cambios se dan cada vez más rápido con la intensidad de acople, convergiendo en un valor crítico para pasar finalmente a la lengua de Arnold correspondiente a la relación de frecuencias 1:1.

Se calcularon las lenguas de Arnold para el sistema de dos neuronas FHN en régimen oscilatorio acopladas mediante una sinapsis eléctrica. Dicho comportamiento puede dar lugar a

un valor crítico de la intensidad de acople al considerar neuronas en régimen oscilatorio dispuestas en un anillo. En ésta situación, con una distribución aleatoria uniforme de frecuencias se encontró, al igual que en régimen excitable, existe un valor crítico de la intensidad de acople que separa dos comportamientos cualitativamente distintos. Por debajo de este valor, las neuronas se agrupan en clústeres de distintas frecuencias. Por encima del valor crítico la sincronización en frecuencias es global en el anillo. Una conjetura a verificar en un trabajo futuro es que la forma en que se relaciona el valor crítico de la intensidad de acople con la amplitud de la distribución de frecuencias está determinado por la intensidad mínima necesaria para sincronizar únicamente dos neuronas en una relación de frecuencias 1:1, siendo que una de ellas tiene la frecuencia mínima de la distribución y la otra tiene la frecuencia máxima. Se encontró, además, que el valor crítico de la intensidad de acople es independiente del tamaño de la red y sólo depende del ancho en la distribución de frecuencias.

La sincronización global encontrada en el anillo es una sincronización en frecuencias. En cuanto a las fases de los osciladores, estas no tienen un comportamiento aleatorio sino que presentan pequeños desfases que se adelantan o atrasan dependiendo del comportamiento medio local en la distribución de frecuencias. Es decir, la fase de los osciladores sigue una escala mesoscópica en la distribución de frecuencias. Este resultado permite controlar de forma bastante precisa la forma de las ondas y los patrones espaciotemporales que se presentan en el anillo mediante la variación promedio de un parámetro. Particularmente, la presencia de ruido o incertidumbre en fijar el parámetro no representa un inconveniente.

La respuesta de neuronas en régimen excitable en un anillo se caracterizó completamente. No se encontraron otro tipo de respuestas a la de una oscilación periódica de pulsos propagándose en el anillo, o una dinámica trivial (todas las neuronas en el punto fijo). Si bien no se dispone de una demostración de que esto sea así, se conjetura no existe otro tipo de dinámica. Se encontraron intensidades de acople críticas por debajo y por encima de las cuales, el anillo no presenta una respuesta diferente a la de una dinámica trivial. Se caracterizaron estos parámetros críticos obteniéndose, para el valor crítico inferior D_{min} una independencia con el tamaño de la red. Mientras que para el valor crítico D_{max} se encontró una dependencia aproximadamente lineal con el tamaño del anillo.

Por otra parte, la caracterización realizada sobre los tiempos característicos de las neuronas, relacionados con la dinámica interna y con la interacción entre varias neuronas, permiten obtener información de la dinámica como por ejemplo, el período de oscilación de la red. Además los patrones que se observan en los raster plots pueden ser estimados teniendo un conocimiento de la distribución de las intensidades de acople en el anillo.

Al considerar neuronas en redes SW, se encontró nuevamente la existencia de una intensidad de acople mínima para la propagación de los pulsos, o la actividad eléctrica de la red neuronal con unidades excitables. Esto es consecuencia de que una intensidad de acople suficientemente pequeña equivaldría a neuronas aisladas y sus acoples se corresponderían

con perturbaciones pequeñas, incapaces de superar el umbral de *disparo*. En cambio, la intensidad de acople máxima encontrada, para la existencia de actividad autosostenida, está relacionada con el período refractario que experimentan las neuronas excitables luego de *disparar*. Esto se debe a que la actividad eléctrica se propaga tan rápido a través de la red, y regresan a las neuronas durante su período refractario y por tanto, derivando en la muerte dinámica. Esta interpretación se aplica tanto en las redes SW, como en el anillo (que es un caso particular de una red SW).

La existencia de estos umbrales se debe a propiedades dinámicas de las neuronas como unidades, es decir no tienen su origen en la interacción con otras. Sin embargo, los valores críticos particulares de la intensidad de acople dependen íntimamente de las propiedades topológicas de la red en la cual están inmersas las neuronas. Una hipótesis a verificar, es que la intensidad de acople máxima, en las redes SW, sigue un comportamiento muy similar al de la distancia geodésica media o el diámetro de la red. Esto significa que el valor crítico D_{max} es directamente proporcional a la distancia geodésica media o al diámetro de la red. Dicho comportamiento se verifica en el caso del anillo. En el caso $p = 0$ se encontró un comportamiento predecible para la intensidad de acople máxima, en función de la intensidad de acople máxima para un anillo. Es claro que estos parámetros también son determinados por características dinámicas de las neuronas y el tipo de interacción concreta, modelo de sinapsis, que es considerado.

Se encontró que el comportamiento dinámico de la red neuronal presenta cambios cualitativos a medida que se cambia la intensidad de acople de la red. Estos cambios se deben a que las neuronas de la red, debido al aumento de la intensidad de acople, pasan de precisar n vecinas cooperando para ser excitadas, a precisar la cooperación de $n - 1$ vecinas. Si bien los cambios no fueron estudiados, se presentaron ejemplos de esta situación para valor de $p \ll 1$.

Otra característica topológica de la red que se analizó en este trabajo y que es vital para la dinámica del sistema de neuronas excitables es la existencia de ciclos en la estructura. Si el grafo subyacente de la red neuronal es un árbol, es imposible obtener una dinámica, más allá de regímenes transitorios, en un red con unidades excitables. Este fenómeno se verificó tanto para unidades con el modelo BE cómo con el modelo FHN.

En la realización de este trabajo de tesis muchas interrogantes y aspectos a estudiar, de los sistemas bajo estudio, fueron suscitándose. Por ejemplo, qué factores determinan en el anillo de neuronas oscilatorias el valor del acople crítico, o en el régimen excitables que efectos surgen al considerar intensidad de acople asimétricas (es decir $D_{i,j} \neq D_{j,i}$). Los resultados obtenidos en este trabajo de tesis, forman una buena base para, en un futuro, profundizar en estos aspectos.

APÉNDICE A – ALGORITMOS

En la realización de este trabajo varios algoritmos fueron implementados o desarrollados. Se presenta aquí una descripción de varios de estos para la generación de redes y el cálculo de propiedades topológicas de éstas.

Para la generación de redes regulares aleatorias se utilizó el siguiente algoritmo. Inicialmente se especifica el número de nodos de la red N y el grado por nodo k .

- I. Una vez ingresado el número de nodos y de vecinos, se generan k arreglos (vectores, listas) de N elementos con los índices del 1 al N .
- II. Se concatenan los k arreglos para formar un único arreglo A de kN elementos (es decir $A = \left[\begin{matrix} 1, 2, \dots, N, 1, 2, \dots, N, \dots, 1, 2, \dots, N \\ 1 \quad 2 \quad \dots \quad k \end{matrix} \right]$).
- III. Se mezcla numerosas veces el vector A . Por ejemplo se realizan $100Nk$ trasposiciones entre elementos de A .
- IV. El vector A mezclado es separado en dos vectores (E_1 y E_2) de largo $\frac{kN}{2}$. Los elementos n -ésimos de los vectores E_1 y E_2 será la n -ésima arista de la red.
- V. Se recorren ambos vectores verificando que no haya autoaristas o aristas repetidas. Si no hay ninguna de éstas, se salta al paso VII.
- VI. De existir aristas repetidas (equivalentes a multi-aristas) o autoaristas se intercambia uno de los elementos del arreglo E_2 por otro arbitrario del mismo arreglo. Se vuelve al paso V.
- VII. Se implementa esta conectividad en la red.

Para la generación de redes Small-World se utilizó el algoritmo descrito a continuación. Se ingresa inicialmente el número de nodos de la red, el grado medio por nodo k (número par) y un parámetro probabilístico p . El estado inicial de la red es cada neurona unida a sus k vecinos más próximos.

- I. A partir del estado inicial ya descrito (izquierda en la figura 5.5), se indexan los nodos siguiendo un sentido, horario o anti horario. Se toma el nodo i -ésimo (inicialmente el nodo 1) y un natural $j < \frac{k}{2}$ (inicialmente $j = 1$).
- II. Se sortea un número aleatorio $r \in [0,1]$, si $r \leq p$ la conexión entre el nodo i y el nodo $i + j$ (si $i + j > N$ se toma el nodo $\text{mod}(i + j, N)$) es reconectada con probabilidad uniforme entre i y los nodos restantes de la red evitando repeticiones y autoaristas.
- III. Se redefine $i = i + 1$. Si i redefinido es $i \leq N$ se va al paso II.

- IV. Si i redefinido es $i > N$ se redefine $i = 1$ y se define $j = j + 1$. Si j redefinido es $j \leq \frac{k}{2}$ se va al paso II.
- V. Se termina si j redefinido es $j > \frac{k}{2}$.

El algoritmo utilizado para generar redes libres de escala fue desarrollado aquí y su implementación es la siguiente. Se comienza con un grafo G conectado con N_0 nodos y se ingresa el número de nodos final N y el grado por nodo agregado m_0 .

- I. Partiendo del grafo G conectado, con la restricción previamente comentada, se define una variable $DegT$ como la suma de todos los grados de los nodos (es decir $2e$, siendo e el número de aristas). Se genera un arreglo A de largo $2e$ cuyos elementos son los índices de los nodos repetidos tantas veces como sea su grado, finalmente se define M como el número de nodos que tiene la red hasta el momento (inicialmente $M = N_0$).
- II. Se agrega un nodo a la red y se coloca $M = M + 1$. Se define un entero g como el grado del nodo nuevo (inicialmente $g = 0$).
- III. Se sortea un natural r entre 1 y $DegT$
- IV. Si el nodo cuyo índice es el r -ésimo elemento del arreglo A es vecino del nodo que se está agregando (el nodo M -ésimo) se vuelve al paso III, de lo contrario se agrega al nodo M -ésimo como vecino del nodo cuyo índice es el r -ésimo elemento del arreglo A y se actualiza g como $g = g + 1$. Si $g < m_0$ se vuelve al paso III.
- V. Si $M - N_0 < N$: se extiende el arreglo A a $DegT + 2m_0$ elementos y se redefine $DegT$ como $DegT = DegT + 2m_0$. Los $2m_0$ elementos nuevos del arreglo A son m_0 veces el índice del nodo agregado y se repite una vez más el índice de cada uno de los vecinos de dicho nodo. Se vuelve al paso II.
- VI. Se termina si $M - N_0 = N$.

Se destaca que este algoritmo es fácilmente modificable si se deseara implementar una red dirigida en la cual hay diferencia entre el grado de entrada y grado de salida del nodo agregado. La modificación consiste en definir arreglos A_{in} y A_{out} , números $DegT_{in}$ y $DegT_{out}$ junto a las especificaciones previas de los grados de entrada y salida de cada nuevo nodo de la red (es decir, m_{0-in} y m_{0-out}).

Entre las propiedades topológicas calculadas sobre las redes, se encuentra la distancia geodésica media. La misma fue calculada mediante el siguiente algoritmo.

- I. Se define inicialmente la distancia geodésica media $l = 0$, la distancia geodésica media armónica $l^* = 0$ y el diámetro de la red como $Diam = 0$. Se define $i = 1$.
- II. Si $i > N$ parar.

- III. Se define un vector A cuyos elementos son los naturales menores o iguales a i y un vector B con el elemento i (en el primer paso $i = 1$). Se define también $n = 1$.
- IV. Se toma cada columna de la matriz de adyacencia cuyo índice coincide con un elemento de B . Se define el vector C con elementos el número de fila de cada elemento no nulo de dichas columnas.
- V. Se redefinen i y B como $i = i + 1$ y $B = C - A$.¹² Si $B = \phi$ (red no está conectada) se actualiza $Diam = l = \infty$, y se pasa al paso II.
- VI. Se actualiza $Diam = \max(Diam, n)$, la distancia geodésica media $l = l + \frac{2}{N(N-1)} \sum_{x \in C} n$, la distancia geodésica media armónica $l^* = l^* + \left(\frac{2}{N(N-1)} \sum_{x \in C} n^{-1} \right)^{-1}$ y $n = n + 1$.
- VII. Si $n > N$ se va al paso II.
- VIII. Se redefine $A = A \cup C$ y se va al paso II.

Otra propiedad relevante para la caracterización de las redes es la distribución de grado. La misma fue obtenida mediante el siguiente algoritmo.

- I. Para cada columna de la matriz de adyacencia se cuenta el número de entradas no nulas. Cada uno de estos conteos se guarda en un elemento de un vector B .
- II. Se crea una matriz $DegDist$ de dos columnas y $N - 1$ filas (siendo N el número de nodos). Se define $i = 1$.
- III. El elemento de la primera columna de $DegDist$ de la fila i -ésima se pone igual a i .
- IV. El elemento de la segunda columna de la fila i -ésima se pone igual al número de veces que el número i se repite en el vector B .
- V. Se define $i = i + 1$. Si $i < N$ ir al paso III, si $i = N$ parar.

¹² En lenguaje de conjuntos $C - A$ significa los elementos de C que no pertenecen a A .

APÉNDICE B - OSCILACIONES DE RELAJACIÓN

Para las ecuaciones de FHN bajo la acción de una corriente son de la forma:

$$\dot{u} = f(u, v) = -u^3 + (1 + a)u^2 - au - v + I \quad (B.1)$$

$$\dot{v} = g(u, v) = \varepsilon(u - bv + c) \quad (B.2)$$

En régimen oscilatorio y tomando $\varepsilon \rightarrow 0^+$, las ecuaciones tendrán una relación $\dot{v} \ll \dot{u}$ en todo punto de una región acotada que no sea la curva:

$$v = -u^3 + (1 + a)u^2 - au + I \quad (B.3)$$

De esta forma, la trayectoria en el ciclo límite pasará un tiempo T_1 en el tramo AB de la figura B.1, un tiempo T_2 en el tramo BC , un tiempo T_3 en el tramo CD y finalmente, un tiempo T_4 en el tramo DA . En el límite $\varepsilon \rightarrow 0^+$ puede tratarse el problema como una oscilación de relajación, es decir que los tiempos tendrán una relación de tipo $T_2, T_4 \ll T_1, T_3$ y por lo tanto el período T de la oscilación será $T \approx T_1 + T_3$. En los tramos AB y CD el punto del sistema en el espacio de fase tendrá velocidades de orden ε .

Es posible calcular los tiempos T_1 y T_3 , asumiendo que la trayectoria será estrictamente sobre los tramos externos de la curva cúbica que define $\dot{u} = 0$ entre los puntos u_{M_I} y u_{M_F} para el tramo derecho y entre los puntos u_{m_I} y u_{m_F} para el tramo izquierdo. Siendo $u_{M_I}, u_{M_F}, u_{m_I}$ y u_{m_F} los puntos que se señalan en la figura B.1.

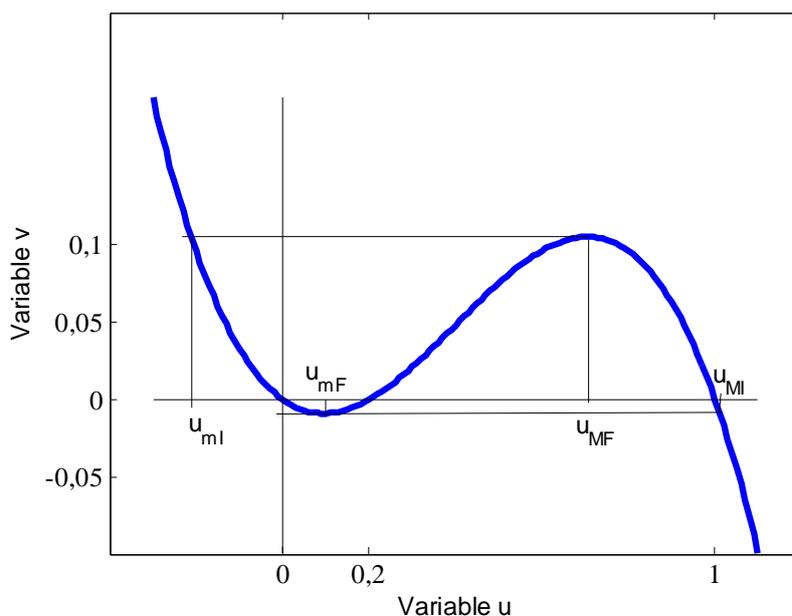


Figura B.1 - Intervalos de integración para la estimación del período en régimen de oscilaciones de relajación.

Los puntos u_{M_F} y u_{m_F} están definidos por el máximo y mínimo del polinomio cúbico $\dot{u} = 0$ como:

$$3u^2 - 2(1+a)u + a = 0 \quad (B.4)$$

De donde se obtiene:

$$u_{M_F} = \frac{1+a+\sqrt{(1+a)^2-3a}}{3} \quad (B.5)$$

$$u_{m_F} = \frac{1+a-\sqrt{(1+a)^2-3a}}{3} \quad (B.6)$$

Estos puntos cumplen:

$$f(u_{M_F}, V_{M_F}) = f(u_{m_F}, V_{M_F}) = 0 \quad (B.7)$$

$$f(u_{M_F}, V_{m_F}) = f(u_{m_F}, V_{m_F}) = 0 \quad (B.8)$$

De donde se obtiene que:

$$V_{m_I} - I = -u_{M_F}^3 + (1+a)u_{M_F}^2 - au_{M_F} \quad (B.9)$$

$$V_{M_I} - I = -u_{m_F}^3 + (1+a)u_{m_F}^2 - au_{m_F} \quad (B.10)$$

El siguiente paso para hallar los valores u_{m_I} y u_{M_I} es notar que éstos también son solución a las ecuaciones $f(u, V_{M_F}) = 0$ y $f(u, V_{m_F})$ respectivamente. A pesar de que estas ecuaciones son cúbicas y su solución es por demás empalagosa, se puede hacer uso del hecho que éstas tienen una raíz doble y factorizadas son de la forma:

$$-(u - u_{M_F})^2(u - u_{m_I}) = 0 \quad (B.11)$$

$$-(u - u_{m_F})^2(u - u_{M_I}) = 0 \quad (B.12)$$

Combinando las ecuaciones (B.9) y (B.11) se halla u_{m_I} :

$$u_{m_I} = 1 + a - 2u_{M_F} \quad (B.13)$$

Análogamente para (B.10) y (B.12), u_{M_I} es:

$$u_{M_I} = 1 + a - 2u_{m_F} \quad (B.14)$$

Una vez obtenidos estos valores, hallar los tiempos T_1 y T_3 requiere la integración de una única ecuación, evaluado en lugares distintos. Más concretamente será a lo largo de estos tramos:

$$v = -u^3 + (1+a)u^2 - au + I \quad (B.15)$$

Y por tanto será:

$$dv = (-3u^2 + 2(1+a)u - a)du \quad (B.16)$$

Entonces:

$$\varepsilon(u - b(-u^3 + (1+a)u^2 - au + I) + c) = \varepsilon(u - bv + c) = \frac{dv}{dt} = (-3u^2 + 2(1+a)u - a) \frac{du}{dt}$$

De esta forma se obtiene que:

$$T_1 = \frac{1}{\varepsilon} \int_{u_{M_I}}^{u_{M_F}} \frac{-3u^2 + 2(1+a)u - a}{bu^3 - b(1+a)u^2 + (ba+1)u + c - bI} du \quad (B.17)$$

$$T_3 = \frac{1}{\varepsilon} \int_{u_{m_I}}^{u_{m_F}} \frac{-3u^2 + 2(1+a)u - a}{bu^3 - b(1+a)u^2 + (ba+1)u + c - bI} du \quad (B.18)$$

BIBLIOGRAFÍA

- [1] McCulloch, W. S., & Pitts, W. (1943). A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *The bulletin of mathematical biophysics*, 5(4), 115-133.
- [2] D. Gabor. A new microscopic principle, *Nature*, 161, 777 (1948)
- [3] J.J.Hopfield. Neural Networks and Physical Systems with Emergent Collective Computational Abilities – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (1982): Vol. 79, No. 8, pp 2554-2558.
- [4] L. Euler. Solutio Problematis ad Geometriam Situs Pertinentis – Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae 8, 128-140, 1736
- [5] Erdős, P., & Rényi, A. (1959). On random graphs. *Publicationes Mathematicae Debrecen*, 6, 290-297.
- [6] Erdos, P., & Rényi, A. (1961). On the evolution of random graphs. *Bull. Inst. Internat. Statist*, 38(4), 343-347.
- [7] Erdős, P., & Rényi, A. (1961). On the strength of connectedness of a random graph. *Acta Mathematica Hungarica*, 12(1), 261-267.
- [8] Newman, M. E. (2002). Random graphs as models of networks. *arXiv preprint cond-mat/0202208*.
- [9] Watts, D. J., & Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *nature*, 393(6684), 440-442.
- [10] Barabási, A. L., & Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *science*, 286(5439), 509-512.
- [11] Miletic, V., Maniadakis, D., Mikac, B., & Varoutas, D. (2014, April). On the influence of the underlying network topology on optical telecommunication network availability under shared risk link group failures. In *Design of Reliable Communication Networks (DRCN), 2014 10th International Conference on the* (pp. 1-8). IEEE.
- [12] Kube, K., Herzog, A., & Michaelis, B. (2006). Increased storage capacity in hopfield networks by small-world topology. In *Advances in Natural Computation* (pp. 111-114). Springer Berlin Heidelberg.
- [13] Netoff, T. I., Clewley, R., Arno, S., Keck, T., & White, J. A. (2004). Epilepsy in small-world networks. *The Journal of neuroscience*, 24(37), 8075-8083.
- [14] Bartolomei, F., Bettus, G., Stam, C. J., & Guye, M. (2013). Interictal network properties in mesial temporal lobe epilepsy: a graph theoretical study from intracerebral recordings. *Clinical Neurophysiology*, 124(12), 2345-2353.
- [15] FitzHugh, R. (1961). Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophysical journal*, 1(6), 445.
- [16] Nagumo, J., Arimoto, S., & Yoshizawa, S. (1962). An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proceedings of the IRE*, 50(10), 2061-2070.
- [17] J. C. Brumberg. Firing pattern modulation by oscillatory input in supragranular pyramidal neurons - *Neuroscience*, Vol. 114, No. 1, pp 239-246 (2002)

- [18]Takahashi, N., Hanyu, Y., Musha, T., Kubo, R., & Matsumoto, G. (1990). Global bifurcation structure in periodically stimulated giant axons of squid. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 43(2), 318-334.
- [19]S. Sato; S. Doi. Response characteristics of the BVP neuron model to periodic pulse inputs – *Mathematical Biosciences* (1992): Vol. 112, No. 2, pp 243-259
- [20]Bär, M., & Eiswirth, M. (1993). Turbulence due to spiral breakup in a continuous excitable medium. *Physical Review E*, 48(3), R1635.
- [21]Newman, M. (2010). *Networks: an introduction*. Oxford University Press.
- [22]Sanz-Arigita, E. J., Schoonheim, M. M., Damoiseaux, J. S., Rombouts, S. A., Maris, E., Barkhof, F., ... & Stam, C. J. (2010). Loss of 'small-world' networks in Alzheimer's disease: graph analysis of fMRI resting-state functional connectivity. *PloS one*, 5(11), e13788.
- [23]Marconi, E., Nieus, T., Maccione, A., Valente, P., Simi, A., Messa, M., ... & Benfenati, F. (2012). Emergent functional properties of neuronal networks with controlled topology. *PloS one*, 7(4), e34648.
- [24]www.humanconnectome.org/
- [25]Eguiluz, V. M., Chialvo, D. R., Cecchi, G. A., Baliki, M., & Apkarian, A. V. (2005). Scale-free brain functional networks. *Physical review letters*, 94(1), 018102.
- [26]Milgram, Stanley. "The small world problem." *Psychology today* 2.1(1967):60-67
- [27]Milgram, Stanley. "Interdisciplinary thinking and the small world problem." *Interdisciplinary relationships in the social sciences* (1969): 103-20.
- [28]Travers, Jeffrey, and Stanley Milgram. "An experimental study of the small world problem." *Sociometry* (1969): 425-443.
- [29]<http://money.howstuffworks.com/business-communications/how-social-networks-work1.htm>.
- [30]Fronczak, A., Hołyst, J. A., Jedynek, M., & Sienkiewicz, J. (2002). Higher order clustering coefficients in Barabási–Albert networks. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 316(1), 688-694.
- [31]Bollobás, B. (1998). *Modern graph theory* (Vol. 184). Springer Science & Business Media.
- [32]<http://www.mrc-mbu.cam.ac.uk/slidepage/119>
- [33]<http://www.caida.org/home/about/annualreports/1998/>
- [34]Newman, M. E. (2003). Mixing patterns in networks. *Physical Review E*, 67(2), 026126.
- [35]Newman, M. E. (2003). The structure and function of complex networks. *SIAM review*, 45(2), 167-256.
- [36]Albert, R., Jeong, H., & Barabási, A. L. (2000). Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406(6794), 378-382.
- [37]A. Y. Santamaría – Frequency Switching and Feedback Loops of Self-Sustained Oscillations in Complex Networks. Tesina de grado, Universidad de Santiago de Compostela.

- [38] Qian, Y., Huang, X., Hu, G., & Liao, X. (2010). Structure and control of self-sustained target waves in excitable small-world networks. *Physical Review E*, 81(3), 036101.
- [39] Ashcroft, N. W., & Mermin, N. D. *Solid State Physics* (Brooks Cole, 1976).
- [40] Albert, R., & Barabási, A. L. (2002). Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of modern physics*, 74(1), 47.
- [41] Prettejohn BJ, Berryman MJ, McDonnell MD. Methods for Generating Complex Networks with Selected Structural Properties for Simulations: A Review and Tutorial for Neuroscientists. *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2011;5:11.
- [42] Conway, D. (2011). Modeling network evolution using graph motifs. arXiv preprint arXiv:1105.0902.
- [43] Fronczak, A., Fronczak, P., & Hołyst, J. A. (2003). Mean-field theory for clustering coefficients in Barabási-Albert networks. *Physical Review E*, 68(4), 046126.
- [44] Sporns, O., Chialvo, D. R., Kaiser, M., & Hilgetag, C. C. (2004). Organization, development and function of complex brain networks. *Trends in cognitive sciences*, 8(9), 418-425.
- [45] Sporns, O., & Zwi, J. D. (2004). The small world of the cerebral cortex. *Neuroinformatics*, 2(2), 145-162.
- [46] Sporns, Olaf. "Structure and function of complex brain networks." *Dialogues in clinical neuroscience* 15.3 (2013): 247.
- [47] Ruelle, D., & Takens, F. (1971). On the nature of turbulence. *Communications in mathematical physics*, 20(3), 167-192.
- [48] Jackson, E. A. (1992). *Perspectives of nonlinear dynamics* (Vol. 1).
- [49] Parker, T. S., Chua, L. O., & Parker, T. S. (1989). *Practical numerical algorithms for chaotic systems* (p. 348). New York: Springer.
- [50] Strogatz, S. H. (2014). *Nonlinear dynamics and chaos: with applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. Westview press.
- [51] Perko, L. (2001). *Differential equations and dynamical systems* (Vol. 7). Springer Science & Business Media.
- [52] Canan Çelik Karaaslanlı (2012) - Bifurcation Analysis and Its Applications. <http://dx.doi.org/10.5772/50075>
- [53] Hirsch, M. W., Smale, S., & Devaney, R. L. (2004). *Differential equations, dynamical systems, and an introduction to chaos* (Vol. 60). Academic press.
- [54] Andronov, Aleksandr Aleksandrovich (1987). *Theory of oscillators*. Vol. 4. Courier Corporation.
- [55] Golgi, Camillo. "Sulla struttura della sostanza grigia del cervello." *Gazzetta Medica Italiana. Lombardia* 33 (1873): 244-246.
- [56] y Cajal, Santiago Ramón. *Nuevas aplicaciones del método de coloración de Golgi*. 1889.
- [57] Notas del curso Sensory and Perceptual Processes – Universidad de Washington

- [58] Bose, N. K., & Liang, P. (1996). *Neural network fundamentals with graphs, algorithms, and applications*. McGraw-Hill, Inc.
- [59] Newman, M. E. (2002). Assortative mixing in networks. *Physical review letters*, 89(20), 208701.
- [60] Izhikevich, E. M. (2007). *Dynamical systems in neuroscience*. MIT press.
- [61] Rojas, R. (1996). *Neural networks: a systematic introduction*. Springer Science & Business Media
- [62] Freeman, J. A., & Skapura, D. M. (1992). Neural Networks: Algorithms, Applications and Programming Techniques. *JOURNAL-OPERATIONAL RESEARCH SOCIETY*, 43, 1106-1106.
- [63] Hodgkin, A. L., & Huxley, A. F. (1952). A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of physiology*, 117(4), 500-544.
- [64] Nernst, W. "Zur kinetik der in loesung befindlichen koerper." (1888).
- [65] Nernst, w. *Die elektromotorische Wirksamkeit der Jonen...* Diss. 1889.
- [66] Nernst, W. "Über gegenseitige Beeinflussung der Löslichkeit von Salzen." *Zeitschrift für physikalische Chemie* 9 (1889): 137-142.
- [67] Hodgkin, Allan L., and Andrew F. Huxley. "Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo." *The Journal of physiology* 116.4 (1952): 449-472.
- [68] Hodgkin, Ao L., A. F. Huxley, and B. Katz. "Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of Loligo." *The Journal of physiology* 116.4 (1952): 424-448.
- [69] Hodgkin, Allan L., and Andrew F. Huxley. "The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of Loligo." *The Journal of physiology* 116.4 (1952): 497-506.
- [70] Hodgkin, A. L., and A. F. Huxley. "The components of membrane conductance in the giant axon of Loligo." *The Journal of physiology* 116.4 (1952): 473-496.
- [71] Fitzhugh, R. (1960). Thresholds and plateaus in the Hodgkin-Huxley nerve equations. *The Journal of general physiology*, 43(5), 867-896.
- [72] Morris, C., & Lecar, H. (1981). Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophysical journal*, 35(1), 193.
- [73] Hindmarsh, J. L., and R. M. Rose, 1984, Proc. R. Soc. London, Ser. B 221, 87.
- [74] Eccles, J. C. (2013). *The physiology of synapses*. Academic Press.
- [75] <http://docentes.educacion.navarra.es/metayosa/3esorela2.html>
- [76] <http://biologiacampmorvedre.blogspot.com/2013/02/bloqu-ii.html>
- [77] Hamzei-Sichani, F., Kamasawa, N., Janssen, W. G., Yasumura, T., Davidson, K. G., Hof, P. R., ... & Traub, R. D. (2007). Gap junctions on hippocampal mossy fiber axons demonstrated by thin-section electron microscopy and freeze–fracture replica

- immunogold labeling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(30), 12548-12553.
- [78] Stevens, C. F. (1966). *Neurophysiology: A primer*. John Wiley & Sons.
- [79] Liao, X., Xia, Q., Qian, Y., Zhang, L., Hu, G., & Mi, Y. (2011). Pattern formation in oscillatory complex networks consisting of excitable nodes. *Physical Review E*, 83(5), 056204.
- [80] S. Sato; S. Doi (1995) – Pulse Sequence Transmission in the BVP Neuron Model. (Libro: Moreno-Díaz, R., & Mira, J. (Eds.). (1996). *Brain Processes, Theories and Models*. MIT Press.)
- [81] Strogatz, S. H. (2001). Exploring complex networks. *Nature*, 410(6825), 268-276.
- [82] C. Griffin – Graph Theory: Penn State Math 485 Lecture Notes
- [83] Dorogovtsev, S. N., & Mendes, J. F. (2002). Evolution of networks. *Advances in physics*, 51(4), 1079-1187.
- [84] E. Mizraji (2007). Redes Neuronales en *Ingeniería Biomédica, perspectivas desde el Uruguay*, compilado por Franco Símini. Publicaciones de la Universidad de la República, Montevideo, 2007.
- [85] Tanco, F. (2003). Introducción a las redes neuronales artificiales. *Grupo de Inteligencia Artificial*.
- [86] Chartrand, G., & Zhang, P. (2012). *A first course in graph theory*. Courier Corporation.
- [87] Trudeau, R. J. (2013). *Introduction to graph theory*. Courier Corporation.