

MODELOS DE CONDUCCION DE IMPULSOS ELECTRICOS EN NERVIOS

Gilberto Flores

Depto. de Matemáticas y Mecánica

IIMAS-UNAM

Introducción

La transmisión de información del cerebro a un músculo (o de un órgano sensorial al cerebro) la llevan a cabo las neuronas o células nerviosas. Estas tienen la siguiente estructura:

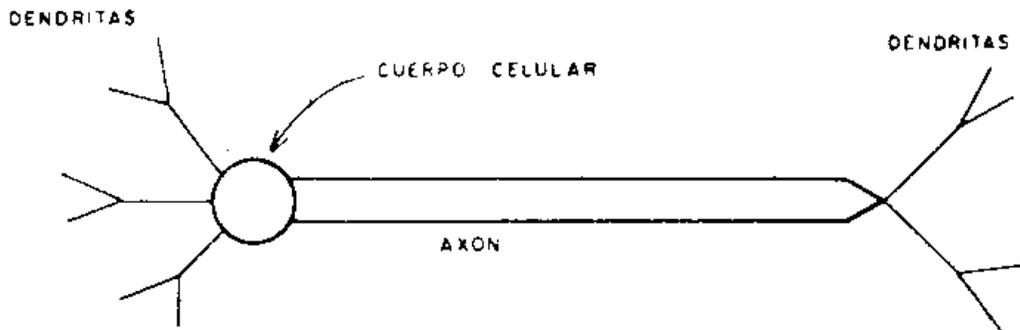


Fig. 1

Un estímulo que llega a las dendritas es codificado y convertido en impulso eléctrico por el cuerpo celular. El impulso viaja a lo largo del axón y llega a las dendritas del lado derecho, después de lo cual pasa a otra neurona.

El buen funcionamiento de las neuronas es fundamental para percibir el medio que nos rodea y para reaccionar a los estímulos del exterior. Este funcionamiento adecuado está relacionado con la capacidad de las células para transmitir los impulsos eléctricos con velocidad constante y sin distorsión.

El trabajo de Hodgkin y Huxley [1] describe el proceso de transmisión a lo largo del axón. Su aportación se puede dividir en 2 partes. Una es el proponer un mecanismo mediante el

cual el voltaje mantiene su forma al propagarse: el flujo de iones de sodio y de potasio a través de la membrana del nervio. La otra es el planteamiento de un modelo matemático que permite cuantificar y verificar la propuesta. La validez del modelo ha quedado establecida al hacer predicciones que coinciden con las observaciones experimentales, la más exitosa es la predicción de la velocidad del impulso: el modelo matemático predice una velocidad de 18.8 m/seg., mientras que los experimentos con el axón gigante del calamar dieron una velocidad de 21.2 m/seg. A continuación se describen algunos aspectos teóricos y experimentales del trabajo de Hodgkin y Huxley.

I. Descripción de los Modelos Matemáticos

1. Las observaciones experimentales

Los experimentos se llevaron a cabo en el axón gigante del calamar, que es el nervio que conecta al cerebro con la parte posterior del cuerpo, donde se localiza el órgano de locomoción. El diámetro del axón gigante es de .5 a 1 mm. y por estas dimensiones fue posible realizar los experimentos.

Inicialmente se mide la diferencia de voltaje a través de la membrana (interior - exterior) y cómo cambia cuando se aplica un estímulo. Los experimentos se realizaron introduciendo un microelectrodo en el axón. Esto hace que el voltaje sea uniforme a lo largo del axón y se puedan medir potenciales de tan sólo unos cuantos milivolts.

El interior de la membrana en reposo está de 50 a 70 mV (milivolts) por debajo del exterior. La convención es que el potencial de la membrana en reposo es de -50 a -70 mV.

Las observaciones que se trata de modelar son las siguientes:

Si se aplica un estímulo (pulso de corriente) que consiste de un flujo de iones positivos y que dura menos de 1 mseg (milisegundo) a través de un electrodo que se inserta en el interior del axón, el cambio en el potencial de la membrana que se observa es el siguiente: si el estímulo es débil, el potencial de la membrana crece proporcionalmente a la amplitud del estímulo. Si se aumenta la amplitud del estímulo, el incremento en el potencial es mayor que el aumento en amplitud, pero el incremento en el potencial no rebasa 10 mV.

En ambos casos el potencial vuelve al equilibrio rápidamente así que la señal no se propaga. Si la amplitud del estímulo es tal que el potencial rebasa el umbral de -40 mV, entonces aumenta rápidamente a 30 mV y esto dura aproximadamente 1 msec., después de lo cual el potencial regresa al equilibrio lentamente. En este caso se ha formado un pulso o potencial de acción. Ver Fig. 2, donde el voltaje se ha normalizado para que el potencial en reposo ocurra en $V = 0$.

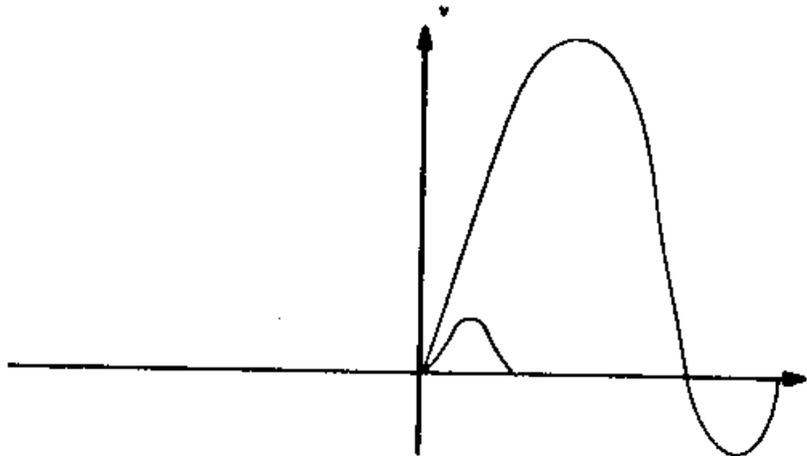


Fig. 2

Después que se ha formado un pulso, durante 1 msec. no se puede producir otro pulso (el nervio está en el período refractario), después el umbral es mayor que en reposo, y lentamente vuelve al valor en equilibrio (-40 mV). Este fenómeno es el que permite que las señales se propaguen en una dirección.

Si la amplitud del primer estímulo está por debajo del umbral, éste disminuye y es posible producir un potencial de acción con un segundo estímulo. Cuando el estímulo dura $.5$ segs., se pueden producir varios potenciales de acción.

2. El trabajo de Hodgkin y Huxley

La explicación de las observaciones experimentales propuesta por Hodgkin y Huxley es a través del flujo de iones de sodio y de potasio. Cuando el axón está en reposo, las concentraciones de sodio y potasio en el interior y el exterior de la membrana son como

sigue:

concentración de sodio en el exterior = 10 concentración en el interior

concentración de potasio en el interior = 5 concentración en el exterior

Esta diferencia en concentraciones produce una fuerza en los iones equivalente a una fuerza electromotriz de intensidad

$$\frac{RT}{F} \ln \left(\frac{C_i}{C_e} \right)$$

C_i, C_e son las concentraciones en el interior y exterior de la membrana. R, T , y F son constantes (ver [3]). Esta es la ley de Nernst, y es el mecanismo responsable de que el flujo de iones de sodio al interior sea mucho más rápido que su desactivación o la salida de iones de potasio.

La permeabilidad de la membrana a los iones de sodio y potasio depende de la diferencia de potencial a través de la membrana. Si el potencial se eleva a -40 mV, la permeabilidad a iones de sodio aumenta, éstos pasan al interior de la membrana, y el potencial de ésta crece hasta alcanzar el potencial de iones de sodio que es de 55 mV. También hay un aumento en la permeabilidad a los iones de potasio, pero este es un proceso más lento.

El umbral es el valor del potencial de la membrana en el cual se equilibran los flujos de iones de sodio y potasio. Cuando el potencial está por arriba del umbral, el flujo de iones de sodio es mayor y aumenta hasta alcanzar su valor de equilibrio, esto es lo que produce la propagación del pulso. Si el potencial de acción está en un lugar, los puntos vecinos a los que no ha llegado han disminuido su umbral, mientras que por los que ha pasado han aumentado, así que el potencial de acción se propaga en una dirección.

E denota el potencial de la membrana, E_r es el potencial en reposo, $V = E - E_r$

Se supone que el axón es un cilindro circular formado por un fluido homogéneo (axoplasma), el cual está rodeado por una membrana delgada. El diámetro del axón gigante del calamar es de .5 a 1 mm., su longitud es de 4 a 6 cms., el ancho de la membrana es aproximadamente 100 angstroms (10^{-5} mm).

Se supone que la membrana que rodea al axón actúa como un capacitor y que la impedancia

debida al fluido intercelular actúa como una resistencia. La corriente I_a fluye a lo largo del eje del cilindro y la densidad de corriente cambia debido a la corriente I_m que entra o sale por la membrana únicamente, como se ilustra en la Figura 3.

La corriente a través de la membrana se representa por el circuito eléctrico de la Figura 4.

I_i es la corriente de iones a través de la membrana, I_c es la razón de cambio de la cantidad de carga separada por el capacitor y como la diferencia de voltaje a través del capacitor es $V = \frac{Q}{C_M}$, se sigue que $I_c = \frac{dQ}{dt} = C_M \frac{dV}{dt}$ por lo que

$$(1) \quad I_m = C_M \frac{dV}{dt} + I_i$$

donde C_M es la capacitancia de la membrana.

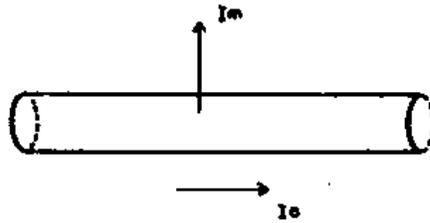


Fig. 3

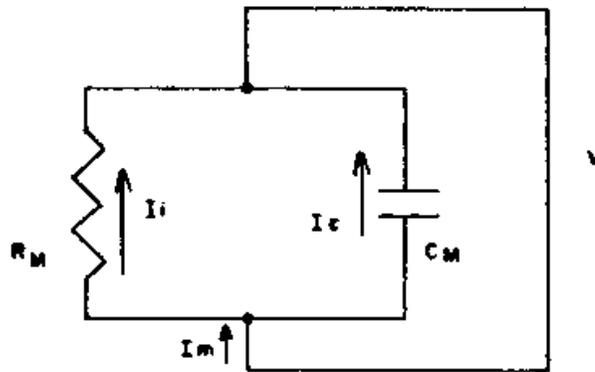


Fig. 4

Se supone que los iones de sodio y potasio viajan a través de canales, y que las probabilidades de que crucen la membrana son independientes, así que $I_i = I_{Na} + I_K$, donde I_{Na}, I_K son las corrientes de sodio y potasio respectivamente.

Para la formulación del modelo es conveniente introducir las permeabilidades de la membrana a los iones de sodio y de potasio. Si E_{Na} es la fuerza electromotriz producida por los iones de sodio, es decir,

$$E_{Na} = \frac{RT}{F} \ln \left(\frac{[Na]_{ext}}{[Na]_{int}} \right)$$

E es el potencial de la membrana, I_{Na} la corriente de sodio, entonces la permeabilidad de la membrana a los iones de sodio g_{Na} es:

$$g_{Na} = \frac{I_{Na}}{E - E_{Na}}$$

Similarmente, $g_K = \frac{I_K}{E - E_K}$ es la permeabilidad a los iones de potasio.

Las cantidades E_{Na}, E, I_{Na} se pueden determinar experimentalmente, y por lo tanto g_{Na} también.

Las ecuaciones que describen el proceso de conducción son de la forma:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= F(V, g_{Na}, g_K) \\ \frac{dg_{Na}}{dt} &= G(V, g_{Na}, g_K) \\ \frac{dg_K}{dt} &= H(V, g_{Na}, g_K). \end{aligned}$$

La “deducción” de las ecuaciones consiste en determinar las funciones F, G y H a partir de los datos experimentales, por lo que son (según las propias palabras de Hodgkin y Huxley) tan sólo una descripción empírica de los cambios en la permeabilidad al sodio y al potasio.

El flujo de iones de cloro produce un efecto de fuga que introduce una tercera corriente de iones I_l .

De la ecuación (1) vemos que:

$$(2) \quad I = C_M \frac{dV}{dt} + g_{Na}(E - E_{Na}) + g_K(E - E_K) + \bar{g}_l(E - E_l)$$

Haciendo $V_{Na} = E_{Na} - E_r$, $V_K = E_K - E_r$, $V_l = E_l - E_r$ se obtiene:

$$(3) \quad \frac{dV}{dt} = \frac{1}{C_M} [I - g_{Na}(V - V_{Na}) - g_K(V - V_K) - \bar{g}_l(V - V_l)]$$

Hodgkin y Huxley propusieron $g_K = \bar{g}_K n^4$ donde \bar{g}_K es una constante que se determina experimentalmente y se pide que $n(t)$ satisfaga la ecuación

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

donde $\alpha_n = \alpha_n(V) > 0$, $\beta_n = \beta_n(V) > 0$, para ajustar el comportamiento a los datos experimentales en el caso $V = \text{constante}$. n mide la activación de potasio.

Las funciones usadas para ajustar los datos experimentales son:

$$\alpha_n(V) = \frac{0.01(V + 10)}{\exp\left(\frac{V+10}{10}\right) - 1}, \quad \beta_n(V) = 0.125 \exp\left(\frac{V}{80}\right).$$

La forma propuesta para g_{Na} es $g_{Na} = m^3 h \bar{g}_{Na}$, donde:

$$\begin{aligned} \frac{dm}{dt} &= \alpha_m(1 - m) - \beta_m m \\ \frac{dh}{dt} &= \alpha_h(1 - h) - \beta_h h \end{aligned}$$

m y h son las variables de activación y desactivación del sodio, las funciones $\alpha_m, \beta_m, \alpha_h, \beta_h$ se determinan a partir de los datos. Cuando V es constante, estas variables alcanzan sus estados de equilibrio con velocidad exponencial.

Las ecuaciones que se obtienen se pueden escribir en términos de $\tau_m = \frac{1}{\alpha_m + \beta_m}$, $m_\infty(V) = \frac{\alpha_m}{\alpha_m + \beta_m}$, etc. como sigue:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \frac{1}{C_M} [I - (\bar{g}_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (V - V_K) + \bar{g}_l (V - V_l))] \\ \frac{dm}{dt} &= \frac{1}{\tau_m(V)} (m_\infty(V) - m) \\ \frac{dh}{dt} &= \frac{1}{\tau_h(V)} (h_\infty(V) - h) \\ \frac{dn}{dt} &= \frac{1}{\tau_n(V)} (n_\infty(V) - n). \end{aligned}$$

Las funciones τ_m, τ_h, τ_n miden los “tiempos de respuesta” para las corrientes de sodio y potasio. Típicamente $\tau_m \ll \tau_n$ y $\tau_m \ll \tau_h$.

Las gráficas de estas funciones son como en la Figura 5.

Para obtener las ecuaciones en el caso en que el potencial varía a lo largo de la membrana se usa la ley de Ohm, y la analogía entre la membrana cilíndrica y un cable de extensión infinita que se puede representar por el circuito eléctrico de la Figura 6.

Si R es la resistencia por unidad de longitud de cable, I_a es la corriente axial y x la distancia medida a lo largo del axón, entonces $\partial V/\partial x = -RI_a$.

Si I_m es la corriente a través de la membrana, entonces $\frac{\partial I_a}{\partial x} = I_m$, por lo tanto $\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = RI_m = R[C\frac{\partial V}{\partial t} + I_i]$, [4] de donde se obtiene el sistema de ecuaciones (4)

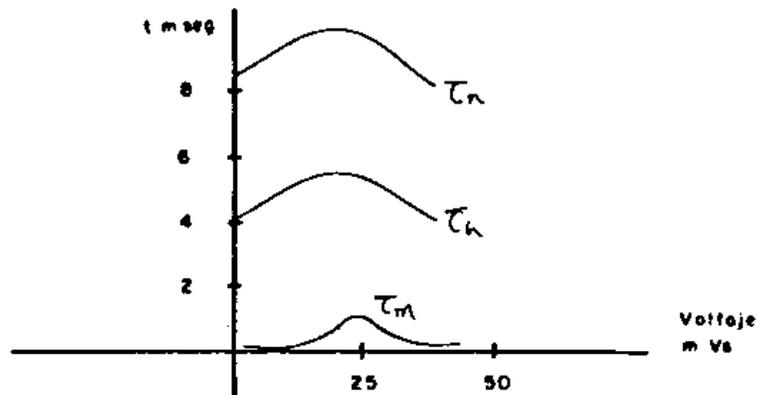


Fig. 5

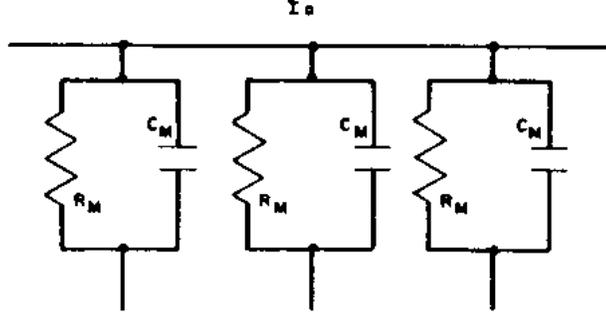


Fig. 6

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial V}{\partial t} &= \frac{1}{C_M} \left[\frac{1}{R} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - (\bar{g}_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (V - V_K) + \bar{g}_l (V - V_l)) \right] \\
 \frac{\partial m}{\partial t} &= \frac{1}{\tau_m(V)} [m_\infty(V) - m] \\
 \frac{\partial h}{\partial t} &= \frac{1}{\tau_h(V)} [h_\infty(V) - h] \\
 \frac{\partial n}{\partial t} &= \frac{1}{\tau_n(V)} [n_\infty(V) - n]
 \end{aligned}
 \tag{4}$$

El potencial de acción corresponde a una onda viajera, es decir una función $V(x, t) = V(\xi)$ tal que $V(\xi) \rightarrow 0$ cuando $|\xi| \rightarrow \infty$, donde $\xi = x - ct$, c es la velocidad del pulso. Por esta razón, se buscan soluciones V, m, h y n de la ecuación (4) que sean funciones de la variable ξ únicamente. El sistema (4) se convierte en un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias. El problema matemático consiste en establecer que ese nuevo sistema tiene soluciones del tipo buscado para algún valor de la velocidad c . Hodgkin y Huxley resolvieron las ecuaciones numéricamente y encontraron que la velocidad que predice el modelo (18.8 m/seg) está bastante cerca de la que se observa experimentalmente (21.2 m/seg).

Una descripción más detallada de las observaciones experimentales y de la deducción de las ecuaciones se encuentra en Cronin [3].

3. El sistema de FitzHugh y Nagumo

La forma complicada del sistema de ecuaciones para las ondas viajeras ha llevado a la introducción de modelos que sean más tratables analíticamente, y que posean el mismo tipo de comportamiento que el observado numéricamente en las ecuaciones de Hodgkin y Huxley. Las principales características que los modelos simplificados deben poseer son: la existencia de un umbral debajo del cual la información no se transmite, así como la existencia de soluciones en forma de ondas viajeras. La existencia y estabilidad de las ondas viajeras se discutirá en el contexto de los modelos simplificados.

La primera simplificación del modelo de Hodgkin y Huxley fue propuesta por FitzHugh [5], quien estudió numéricamente una generalización de la ecuación de Van der Pol:

$$(5) \quad \begin{aligned} \frac{dv}{dt} &= v - \frac{v^3}{3} - w + I \\ \frac{dw}{dt} &= \epsilon(v + a - bw) \end{aligned}$$

donde a, b y ϵ son constantes positivas, I es la intensidad del estímulo, v el voltaje y w una variable de recuperación. La primera ecuación correspondería a la ecuación para el voltaje en (4), la segunda a un proceso lento como son la activación de potasio y la desactivación del sodio. La razón para no considerar la ecuación para la activación del sodio es que es un proceso que alcanza su estado de equilibrio rápidamente.

FitzHugh encontró regiones en el plano fase de (v, w) que corresponden a los distintos estados de la membrana: en reposo, activo, refractario, etc., así como soluciones que tienen un comportamiento parecido al de un pulso, por lo que este modelo posee características cualitativas similares al de Hodgkin y Huxley. FitzHugh estudió también el sistema completo (5) numéricamente y encontró que cuando las soluciones (V, m, h, n) se proyectan sobre las variables $u = V - 36m$, $w = \frac{1}{2}(n - h)$ se obtiene un “plano fase” con regiones similares a las encontradas en el modelo simplificado, lo cual sugiere que el modelo de Hodgkin y Huxley, está en la misma clase de sistemas excitables que el de FitzHugh.

Para estudiar el caso en que el voltaje varía a lo largo del axón, Nagumo [6] introdujo un circuito eléctrico en el cual la transmisión de impulsos satisface las ecuaciones:

$$(6) \quad \begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) - w \\ \frac{\partial w}{\partial t} &= \epsilon(u - \gamma w) \end{aligned}$$

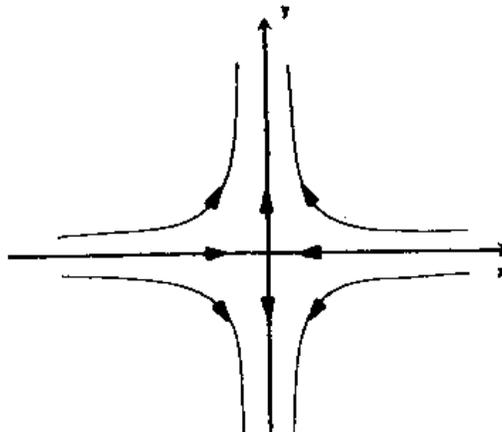
donde $f(u) = u(1-u)(u-a)$, $0 < a < 1/2$, ϵ y γ son constantes positivas. En este contexto u representa el voltaje y w es una variable lenta de recuperación.

Una onda viajera de la ecuación (6) es una solución de la forma $u(x, t) = U(x+ct)$, $w(x, t) = W(x+ct)$. Si $\xi = x + ct$ y $\tau = \frac{d}{d\xi}$ entonces U, W son solución del sistema de primer orden.

$$(7) \quad \begin{aligned} U' &= V \\ V' &= cV - f(U) + W \\ W' &= \frac{\epsilon}{c}(U - \gamma W) \end{aligned}$$

Un pulso es una solución de (7) que satisface $(U(\xi), W(\xi)) \rightarrow (0, 0)$ cuando $|\xi| \rightarrow \infty$, que corresponde a una órbita homoclínica en el espacio fase. La condición $(U(\xi), W(\xi)) \rightarrow (0, 0)$ cuando $|\xi| \rightarrow \infty$ dice que esta curva está en la intersección de las variedades estable e inestable. Se recomiendan los libros de Coddington y Levinson [7], Hartmann [8], Guckenheimer y Holmes [9], para una discusión de estos conceptos, aunque la idea básica es la siguiente:

el sistema $\dot{x} = -x, \dot{y} = y$ tiene soluciones $x(t) = x_0 e^{-t}, y(t) = y_0 e^t$ y las curvas integrales son como en el siguiente dibujo:



Si $y_0 = 0$, entonces $y(t) = 0$ y la solución satisface $(x(t), y(t)) \rightarrow (0, 0)$ cuando $t \rightarrow \infty$. Esto dice que el eje x es la variedad estable, y está caracterizada por la condición de que si

$(x(t), y(t)) \rightarrow (0, 0)$, entonces $y(0) = 0$. La variedad inestable es el eje y , y está caracterizado por $(x(t), y(t)) \rightarrow (0, 0)$ cuando $t \rightarrow -\infty$. Escribiendo la ecuación como el sistema $\dot{z} = Az$,

donde $z = (x, y)$, $A = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$ la dimensión de la variedad estable es el número de valores propios de A con parte real negativa (en este caso es 1). Si se añade un término no lineal, la ecuación

$$\dot{z} = Az + g(z),$$

donde $g'(0) = 0$, tiene una curva invariante S (la variedad estable) que se puede parametrizar por la ecuación $y = \phi(x)$, donde ϕ es una función definida para $|x| \leq \delta$, y $z(t) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$ si y sólo si $z(0) \in S$. La variedad estable es tangente al eje x . Ver la Figura 8.

En general la ecuación $\dot{z} = Az + g(z)$, con $g(z) = 0, g'(0) = 0$ tiene una variedad estable de dimensión k si los valores propios de A satisfacen $Re(\lambda_1) < \dots < Re(\lambda_k) < 0 < Re(\lambda_{k+1}) < \dots < Re(\lambda_n)$. La variedad se puede parametrizar como $Y_j = \phi_j(x_1, \dots, x_k), j = 1, \dots, n - k$.

El problema consiste en establecer la existencia de al menos un valor de la velocidad c para el cual hay un pulso, es decir, una variedad inestable que regresa al origen.

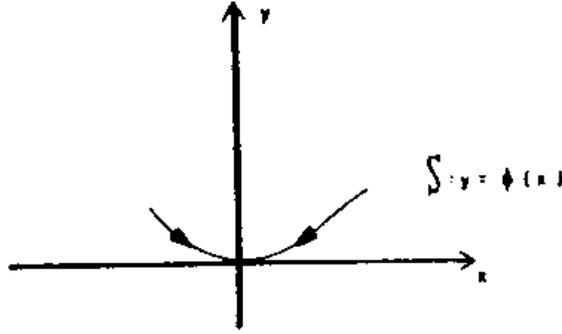


Fig. 8

Hodgkin y Huxley, encontraron la velocidad del pulso (18.8 m/seg) numéricamente. Un cálculo numérico posterior de FitzHugh y Antosiewicz sugirió que podría haber una segunda velocidad de propagación, lo cual fue confirmado por Huxley. Nagumo también reportó la existencia de 2 velocidades de propagación de pulsos en la ecuación (7). Como sólo una de ellas se observa experimentalmente, ésta debe ser estable. La noción de estabilidad para la ecuación (6) requiere tomar en cuenta el hecho de que la ecuación (7) es un sistema autónomo y por lo tanto todas las translaciones de una onda viajera son soluciones. El concepto de estabilidad para este tipo de ecuaciones fue introducido por Evans [10] y se puede describir usando las variables ξ y t en la ecuación (6):

$$(8) \quad \begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \frac{\partial^2 u}{\partial \xi^2} - c \frac{\partial u}{\partial \xi} + f(u) - w \\ \frac{\partial w}{\partial t} &= -c \frac{\partial w}{\partial \xi} + \epsilon(u - \gamma w) \end{aligned}$$

así que una onda viajera es una solución estacionaria de esta ecuación. Se resuelve la ecuación (8) con un dato inicial que es una perturbación de la onda viajera. Si la respuesta del sistema hace desaparecer la perturbación y deja que el pulso viaje con velocidad constante y sin cambiar de forma, entonces el pulso es estable. Si la perturbación crece el pulso es inestable.

Para motivar la definición de estabilidad para las ondas viajeras consideremos la ecuación diferencial en R^n : $\frac{du}{dt} = Au + N(u)$, donde A es una matriz cuadrada de orden n , $N(u)$

es de clase C^2 , $N(0) = 0$ y $DN(0) = 0$. En este caso $\bar{u} = 0$ es una solución estacionaria y la condición de estabilidad lineal se puede expresar en términos de los valores propios de A : $\lambda_1, \dots, \lambda_n$ deben satisfacer $Re(\lambda_k) < 0, k = 1, \dots, n$. En términos de la matriz fundamental $B(t) = e^{tA}$ se tiene:

Definición 1. $\bar{u} = 0$ es una solución estable de la ecuación lineal $\frac{du}{dt} = Au$ si existen constantes positivas α y \bar{t} tales que $\|B(t)\| \leq e^{-\alpha t}$ para $t \geq \bar{t}$.

La noción de estabilidad (local) para la ecuación no lineal requiere que las soluciones que empiezan cerca de \bar{u} converjan a esta solución estacionaria cuando $t \rightarrow \infty$ con una rapidez exponencial.

Definición 2. $\bar{u} = 0$ es una solución estable de la ecuación $\frac{du}{dt} = Au + N(u)$ si existen constantes positivas r, α y c tales que si $V = \{u_0 \in \mathbb{R} : |u_0 - \bar{u}| < r\}$, y $u(t; u_0)$ es la solución con $u(0; u_0) = u_0 \in V$, entonces $u(t; u_0)$ existe para todo $t \geq 0$ y $|u(t, u_0) - \bar{u}| \leq c|u_0 - \bar{u}|e^{-\alpha t}$, para $t > 0$.

La relación entre estas dos nociones de estabilidad está dada por:

Teorema 1. Si $\bar{u} = 0$ es una solución estable para la ecuación lineal $\frac{du}{dt} = Au$ entonces es estable (localmente) para la ecuación no lineal $\frac{du}{dt} = Au + N(u)$.

En una variable la demostración es simple: si la ecuación es $\dot{u} = -u + N(u)$, $r < 1$ es tal que $\bar{u} = 0$ es la única solución estacionaria en $V = (-r, r)$ y $|N(u)| \leq \frac{1}{2}u^2$ en V entonces, para $0 < u_0 < r$ se tiene que $\dot{u}(0) = -u_0 + N(u_0) \leq -\frac{1}{2}u_0$, así que $u(t; u_0)$ decrece, por lo tanto $0 < u(t; u_0) < u_0$ para todo $t \geq 0$ y $\dot{u} \leq -\frac{1}{2}u$ por lo que $u(t) \leq u_0 e^{-t/2}$. Un argumento análogo para $u_0 < 0$ completa la prueba.

En más dimensiones es posible usar un razonamiento similar, se puede construir una función de Lyapunov $Q(u)$ tal que $\frac{d}{dt}Q(u) < 0$ a lo largo de las soluciones, con lo cual se tiene existencia global de soluciones y convergencia exponencial. Ver John [11].

Este resultado se puede generalizar a ecuaciones diferenciales en espacios de dimensión infinita. En particular, si X es el espacio de funciones continuas, acotadas en la recta real, con la norma $\|u\| = \sup\{|u(x)| : -\infty < x < \infty\}$ y se tiene un operador lineal A

que genera un semigrupo continuo (un ejemplo es el operador de Laplace $Au = u''$), la estabilidad lineal implica estabilidad local para la ecuación no lineal. Smoller [12] da una demostración accesible del Teorema 1 en este contexto.

El criterio básico de estabilidad ha sido establecido por Evans [10 III] para una clase de ecuaciones que incluye a las de Hodgkin y Huxley y se basa en el análisis del espectro de la ecuación lineal alrededor de la onda viajera:

$$(9) \quad \begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \frac{\partial^2 u}{\partial \xi^2} - c \frac{\partial u}{\partial \xi} + f'(U)u - w \\ \frac{\partial w}{\partial t} &= -c \frac{\partial w}{\partial \xi} + \epsilon(u - \gamma w). \end{aligned}$$

Se buscan soluciones de la forma $u(\xi, t) = e^{\lambda t}p(\xi)$, $w(\xi, t) = e^{\lambda t}r(\xi)$, donde

$$(9') \quad \begin{aligned} \frac{d^2 p}{d\xi^2} - c \frac{dp}{d\xi} + f'(U)p - r &= \lambda p \\ -c \frac{dr}{d\xi} + \epsilon(p - \gamma r) &= \lambda r. \end{aligned}$$

El espectro de la ecuación lineal consiste de los números complejos λ para los cuales la ecuación (9') tiene una solución acotada. Denotemos por L al operador definido por el lado izquierdo de (9'), y por $\sigma(L)$ a su espectro.

En el caso de las ondas viajeras no podemos usar el resultado anterior pues si $\phi(\xi) = (U(\xi), W(\xi))$ es una solución de la ecuación (7), entonces cualquier traslación $\phi_h(\xi) = \phi(\xi + h)$ es también una solución, por lo que $\phi'(\xi)$ es solución de (9') con $\lambda = 0$, por lo tanto 0 está en el espectro de la ecuación lineal. Las definiciones de estabilidad se modifican de la siguiente manera:

Definición 3. El sistema lineal (9) es estable en $\phi'(\xi)$ si existen constantes positivas P, α tales que para $\beta \geq 0$ y (u, w) solución de (9) con $\| (u(0), w(0)) \| \leq \beta$ existe $h\epsilon(-\beta P, \beta P)$ tal que $\| (u(t), w(t)) - h\phi' \| \leq \beta P e^{-\alpha t}$.

Definición 4. ϕ es una solución estable (localmente) de la ecuación (8) si existen constantes positivas K, P y α tales que para $0 \leq \beta \leq K$ y cualquier solución $(u(t), w(t))$ de (8) con $\| (u(0), w(0)) - \phi \| \leq \beta$ existe $h\epsilon(-\beta P, \beta P)$ tal que $\| (u(t), w(t)) - \phi_h \| \leq \beta P e^{-\alpha t}$

El resultado principal de Evans [10, I] establece que estas dos nociones de estabilidad para ondas viajeras son equivalentes. El Teorema 1 de Evans [10, III] da una caracterización de la estabilidad lineal de la ecuación (9) en términos del espectro del operador L y se enuncia a continuación:

Teorema 2. (Evans [10]). Si existe un número positivo b tal que $\sigma(L) \setminus \{0\} \subset \{\lambda : \operatorname{Re} \lambda < -b\}$ y $\lambda = 0$ es un valor propio simple, entonces la onda viajera $(U(\xi), W(\xi))$ es estable en el sentido de la definición.

Ahora la estrategia es probar que el sistema para las ondas viajeras admite 2 velocidades de propagación de pulsos, y que una onda es estable y la otra es inestable. Este programa ha sido llevado a cabo por Carpenter [13] y Flores [14] para la parte de la existencia y por Jones [15] y Flores [14] para la estabilidad.

Para complementar la discusión, aclarar los conceptos y seguir el desarrollo histórico del problema, conviene mencionar un modelo que es una simplificación del sistema de FitzHugh y Nagumo y que consiste en tomar $\epsilon = 0, w \equiv 0$ en la ecuación (6), para obtener la ecuación parabólica $\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), -\infty < x < \infty, t \geq 0$, de la que se tiene un entendimiento bastante completo desde el punto de vista analítico. Es por esto que la descripción de la existencia, estabilidad y cuestiones relacionadas comenzará con la ecuación escalar.

II. Descripción de los resultados analíticos

1. La ecuación escalar

Las ondas viajeras de la ecuación $u_t = u_{xx} + f(u), -\infty < x < \infty, t \geq 0$, son las soluciones acotadas del sistema

$$(1) \quad \begin{aligned} u' &= v \\ v' &= cv - f(u) \end{aligned}$$

donde $\iota = \frac{d}{d\xi}$ y $\xi = x + ct$. Mc Kean [16] describió el plano fase de este sistema (incluyendo el círculo de puntos al infinito).

Los puntos críticos $(0, 0)$ y $(1, 0)$ son puntos silla. La parte lineal en estos puntos tiene

valores propios $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$, así que la variedad inestable es una curva. Un pulso consiste de una variedad inestable que regresa al origen, esto es, una órbita homoclínica. La ecuación tiene una órbita que conecta $(0, 0)$ con $(1, 0)$. Como la pendiente de la variedad inestable (la pendiente del vector propio correspondiente) es una función creciente de la velocidad, esa órbita es la única conexión de $(0, 0)$ a $(1, 0)$. El punto $(a, 0)$ es un centro si $c = 0$, una espiral repulsiva si $0 < c < 2\sqrt{a(1-a)}$, y un foco repulsor si $c \geq 2\sqrt{a(1-a)}$. Las únicas soluciones no triviales acotadas en $\pm\infty$ ocurren cuando $c = 0$ y $c = \sqrt{2}(\frac{1}{2} - a)$.

Hay un pulso con velocidad $c = 0$. En este caso la ecuación (1) es un sistema conservativo: $\frac{v^2}{2} + F(u) = E$, donde $F(u) = \int_0^u f(s)ds$, por lo que las curvas integrales se pueden graficar explícitamente. El pulso corresponde a la órbita homoclínica con $E = 0$.

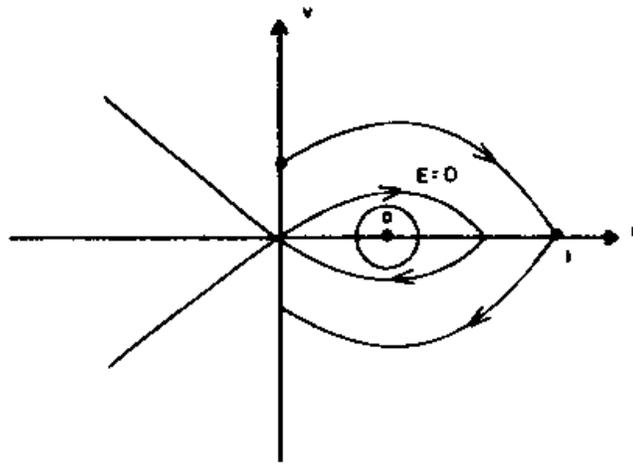


Fig. 9

La ecuación $\frac{du}{dx} = \sqrt{2}\sqrt{F(u)}$ se puede integrar explícitamente:

$$u(x) = 3\left[\sqrt{(2-a)\left(\frac{1}{2}-a\right)} \cos h(\sqrt{ax}) + (1+1/a)\right]^{-1}.$$

cuya gráfica es:

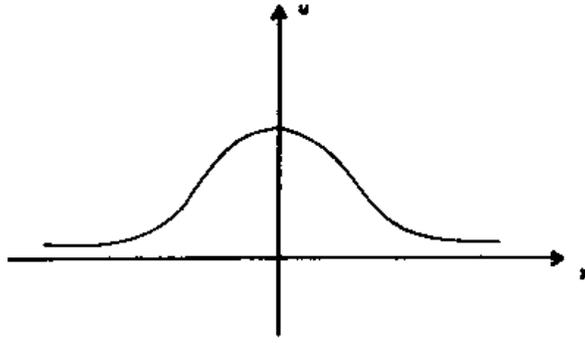


Fig. 10

La otra onda viajera es un frente: $u(-\infty) = 0, u(+\infty) = 1$ y corresponde a una órbita heteroclínica en el plano fase la cual conecta a $(0,0)$ con $(1,0)$

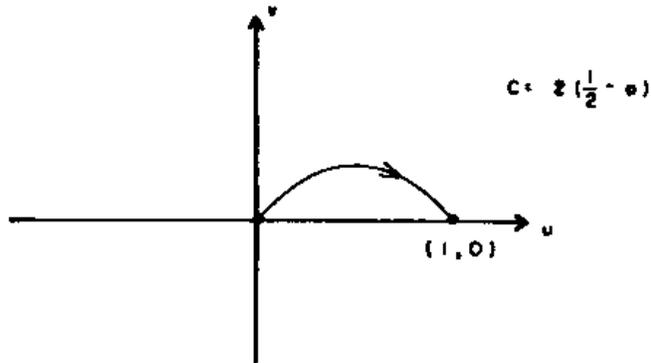


Fig. 11

Se busca una solución de la forma $v = p(u) = \alpha u(1 - u)$ y se usa esta expresión en la ecuación (1) para encontrar que tal solución existe para $\alpha = 1/\sqrt{2}, c = \sqrt{2}(1/2 - a)$, así que $\frac{du}{d\xi} = \frac{1}{\sqrt{2}}u(1 - u)$, de donde:

$$u(\xi) = [1 + \exp(-\xi/\sqrt{2})]^{-1} = \frac{1}{2} \left[1 + \tanh \left(\frac{\xi}{2\sqrt{2}} \right) \right].$$

A continuación se muestra la gráfica:

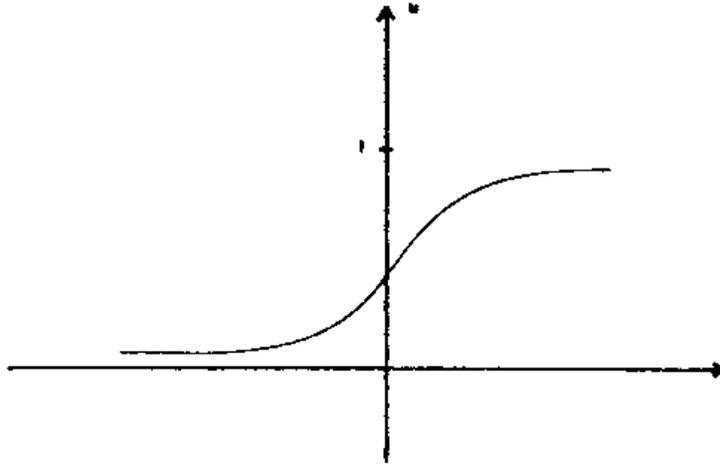


Fig. 12

Si $U(\xi)$ es una de las ondas viajeras descritas, su estabilidad lineal queda determinada por la localización de los valores $\lambda \in \mathbb{C}$ para los cuales la ecuación $v'' - cv' + f'(U)v = \lambda v$ tiene soluciones acotadas.

a) *El frente*

El operador lineal es autoadjunto en $L^2(e^{-cx}dx)$. Haciendo el cambio de variables $\varphi' = e^{-cx}v'$, vemos que $v'' - cv' + [f'(U) - \lambda]v = 0$ tiene una solución v tal que $e^{-cx}v$ es acotada en $(-\infty, \infty)$ si y sólo si la ecuación $\varphi'' + (f'(U) - \lambda)\varphi = 0$ tiene una solución acotada en $(-\infty, \infty)$. Como esta ecuación tiene coeficientes constantes en $\pm\infty$: $\varphi'' - (a + \lambda)\varphi = 0$, se sigue que la solución φ es acotada si y sólo si $a + \lambda \leq 0$, así que el espectro continuo es $(-\infty, -a]$. $\lambda = 0$ es un valor propio, y como la función propia u' es positiva, el resto del espectro puntual debe estar en el semiplano $Re(\lambda) \leq 0$, por lo que el frente debería ser estable.

Fife y McLeod [17] demostraron un resultado global de estabilidad no lineal: si $u(x, t)$ es la solución de $\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u)$, $-\infty < x < \infty$, con $u(x, 0) = u_0(x)$, y el dato inicial u_0 satisface las condiciones $u_0(-\infty) < a < u_0(+\infty)$, $0 \leq u_0(x) \leq 1$, entonces existen

constantes x_0, K y α tales que $|u(x + ct, t) - U(x - x_0)| \leq K e^{-\alpha t}$.

Las estimaciones se obtienen aplicando el principio del máximo a sub- y super soluciones apropiadas.

Para tener una idea intuitiva de porque este resultado es cierto consideremos la variable $\tilde{x} = \sqrt{\epsilon}x$. En términos de esta variable la ecuación se transforma en $\frac{\partial u}{\partial t} = \epsilon \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u)$, donde ϵ es un parámetro pequeño. Si el dato inicial $u_0(x)$ es creciente y satisface $0 < u_0(-\infty) < a < u_0(+\infty) < 1$, el principio del máximo garantiza que $u(x, t)$ es creciente y por lo tanto hay una única solución $m = m(t)$ de la ecuación $u(m, t) = a$. $m(t)$ es una frontera libre.

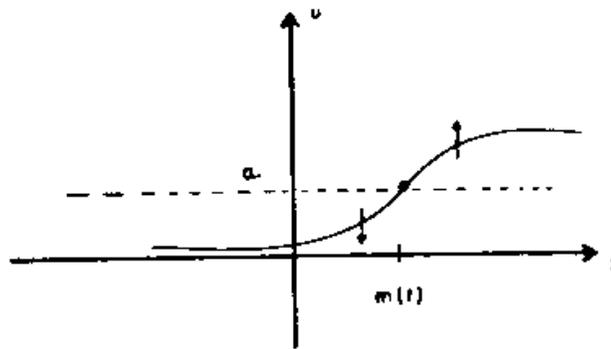


Fig. 13

Mientras el término $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ no es muy grande con respecto a ϵ , digamos $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = O(1)$, la solución evoluciona de acuerdo a la ecuación $\frac{\partial u}{\partial t} = f(u)$, así que $u(x, t)$ crece con t para $x > m(t)$ y decrece para $x < m(t)$. Por lo tanto $u(x, t) = o(1)$ cuando $x \rightarrow -\infty$ y $u(x, t) = 1 + o(1)$ para $x \rightarrow +\infty$. De hecho se forma una zona de transición de ancho $O(\sqrt{\epsilon})$ alrededor de $m(t)$ y la frontera libre se mueve con velocidad cercana a la velocidad del frente.

b) *El pulso*

En este caso la velocidad es $c = 0$ y $Qv = \frac{d^2v}{dx^2} + f'(U(x))v$ es un operador autoadjunto en $L^2(-\infty, \infty)$. La ecuación $Qv = \lambda v$ tiene soluciones que se comportan como $e^{\pm\sqrt{\lambda+ax}}$ cuando $x \rightarrow -\infty$ y soluciones v_2^+, v_2^- con comportamiento similar en $+\infty$, así que

$$v_1^+(x, \lambda) = c_1(\lambda)v_2^+(x, \lambda) + c_2(\lambda)v_2^-(x, \lambda)$$

donde $c_1(\lambda), c_2(\lambda)$ son funciones analíticas de λ . Los valores propios de Q son las raíces de $c_1(\lambda) = 0$, que es un conjunto finito pues $f'(U(x))$ es uniformemente acotada. La función propia $U'(x)$ correspondiente a $\lambda = 0$ tiene una raíz, por lo que debe existir exactamente un valor propio $\lambda_0 > 0$. Como las soluciones estacionarias $\bar{u} \equiv 0$ y $\bar{u} \equiv 1$ son estables, la variedad estable de la onda estacionaria divide los dominios de atracción de las soluciones estables. Esto ha sido confirmado en Flores [18] usando las técnicas desarrolladas por McKean y Moll [19] para el modelo en el cual la cúbica se substituye por el término $-u + H(u - a)$, donde H es la función de Heaviside. De hecho, en [18] una descripción global de las soluciones y se verifica que la variedad estable de la onda estacionaria es un umbral: si el dato inicial está por debajo de ella, la solución decae a 0 cuando $t \rightarrow \infty$.

El resultado es el siguiente: si el dato inicial $u_0(x) \in H^1, u_0(x) \geq 0$ y es una función par, entonces existe una constante $C = C(u_0) > 0$ con la propiedad de que si $u_c(x, t)$ es la solución con dato inicial $cu_0(x)$, entonces:

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} u_c(x, t) &= 0 & \text{si } 0 \leq c < C \\ \lim_{t \rightarrow \infty} u_c(x, t) &= U(x) & \text{si } c = C \\ \lim_{t \rightarrow \infty} u_c(x, t) &= 1 & \text{si } c > C \end{aligned}$$

así que la variedad estable es la superficie de nivel $C = 1$, y es un umbral para la ecuación. El multiplicador crítico es una función de clase C^1 cuyo gradiente se puede calcular “explícitamente”. Como este gradiente nunca se anula, el umbral es una superficie de codimensión 1 y de clase C^1 .

El comportamiento en el caso $c > C$ ha sido descrito más explícitamente por Fife y McLeod [17]: la solución converge a un par de frentes que se mueven en direcciones opuestas.

Las soluciones convergen a estados estacionarios pues la ecuación es un sistema disipativo o gradiente de la forma $\dot{u} = -\nabla\Phi(u)$, donde:

$$\Phi(u) = \int_{-\infty}^{\infty} \left[\frac{1}{2}u'^2 - F(u) \right] dx$$

es la energía del sistema, y decrece a lo largo de las trayectorias. La forma en que varía el estado límite cuando uno se mueve a lo largo de un rayo de la forma $cu_0(x)$ se obtiene a través del principio del máximo. Para mayores detalles ver [18].

2. El sistema de FitzHugh y Nagumo

Las ecuaciones son:

$$(2) \quad \begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) - w \\ \frac{\partial w}{\partial t} &= \epsilon(u - \gamma w) \end{aligned}$$

donde $\epsilon > 0$ es pequeño, $\gamma < 1/M$, $M = \max\{f'(u) : 0 \leq u \leq 1\}$. El sistema para las ondas viajeras $u(x, t) = u(x + ct)$, $w(x, t) = w(x + ct)$ es:

$$\begin{aligned} u' &= v \\ v' &= cv - f(u) + w \\ w' &= \frac{\epsilon}{c}(u - \gamma w) \end{aligned}$$

y tiene como único punto crítico al origen, pues es la única solución de $f(u) = \frac{1}{\gamma}u$. Ahora se tiene un sistema en 3 dimensiones $z' = G(z)$, donde $G(z) = (v, cv - f(u) + w, \frac{\epsilon}{c}(u - \gamma w))$. La parte lineal en $(0, 0, 0)$ es:

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ a & c & 1 \\ \frac{\epsilon}{c} & 0 & -\frac{\epsilon\gamma}{c} \end{pmatrix}$$

con polinomio característico:

$$p(\lambda) = \lambda^3 + \left(\frac{\epsilon\gamma}{c} - c\right)\lambda^2 - (\gamma\epsilon + a)\lambda - \frac{\epsilon}{c} - \frac{\epsilon a \gamma}{c}.$$

Como $p(0) < 0$ y $p(\lambda) \rightarrow \infty$ cuando $\lambda \rightarrow +\infty$, $p(\lambda)$ tiene una raíz $\lambda_1 > 0$. Además, $\lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3 = -\frac{\epsilon}{c}(1 + a\gamma)$, así que $Re \lambda_2 < 0$ y $\lambda_3 = \bar{\lambda}_2$ si λ_2 es un número complejo o $\lambda_3 < \lambda_2 < 0$ si λ_2, λ_3 son reales (lo cual sucede cuando ϵ es suficientemente pequeño). La variedad inestable U_ϵ de $(0,0,0)$ es una curva que apunta hacia el primer octante. La variedad estable es una superficie.

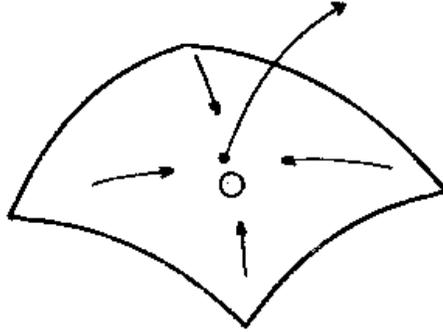


Fig. 14

Para demostrar la existencia de un pulso hay que exhibir un valor de c para el cual la variedad inestable regresa al origen. Se ha establecido la existencia de 2 pulsos, uno rápido y otro lento. También se sabe que el pulso rápido es estable, y que el lento es inestable.

(a) *El pulso rápido*

Hastings [20, 21] y Carpenter [13] demostraron la existencia de un pulso rápido por métodos distintos. Aquí describiremos el enfoque geométrico de Carpenter, que se puede aplicar en otros contextos, permite abordar el problema de la estabilidad, y proporciona información cualitativa acerca del comportamiento de la solución. El pulso rápido es una perturbación de una curva singular que consiste de: el frente J_F para la ecuación escalar, parte de la gráfica de $w = f(u)$, “otro frente” J_B y otra parte de la gráfica. Ver Figura 15.

El otro frente está definido por W_0 con la propiedad de que la ecuación $u'' - cu' + f(u) - W_0 = 0$ tiene un frente con velocidad $c_0 = \sqrt{2}(\frac{1}{2} - a)$. La velocidad del pulso rápido es $c(\epsilon) = c_0 + o(1), \epsilon \rightarrow 0$.

La demostración utiliza la noción de bloques aislantes. [13]

Definición: Un conjunto $B \subset \mathbb{R}^n$ es un bloque para la ecuación $\dot{x} = G(x)$ si B es homeomorfo a un cubo, $B = \bigcap_{i=1}^m f_i^{-1}([0, \infty])$ y se cumple que $\nabla f_i \cdot G \neq 0$ en el conjunto $f_i = 0$.

Así, el campo vectorial $G(x)$ es transversal a ∂B .

Ejemplo: Considere el sistema $\dot{x} = y, \dot{y} = x$.

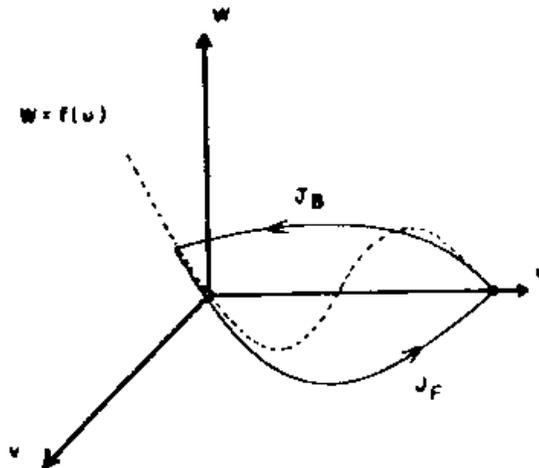


Fig. 15

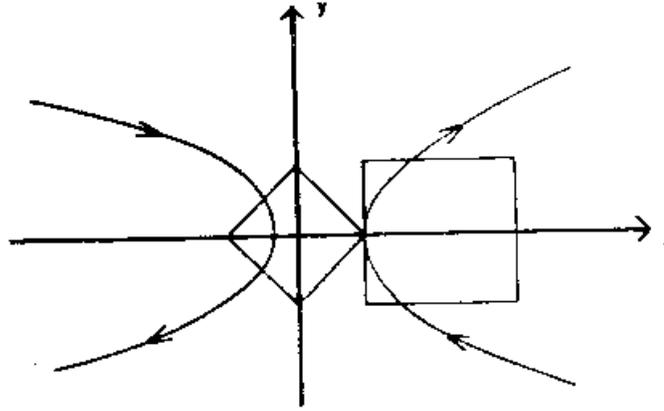


Fig. 16

El conjunto $B = \{(x, y) : |x| + |y| \leq 1\}$ es un bloque, pero $C = \{(x, y) : |x - 2| \leq 1, |y| \leq 1\}$ no lo es, pues la trayectoria que pasa por $(1, 0)$ es tangente a ∂C . La función que manda a cada punto de C en el primer punto en ∂C no es continua.

Si B es un bloque, el conjunto de entrada es:

$$b^+ = \{x \in \partial B : f_i(x) = 0, \nabla f_i \cdot G > 0 \text{ para algún } i\}$$

y el conjunto de salida b^- se define por la condición $\nabla f_i \cdot G < 0$. Si $x(t; x_0)$ denota a la trayectoria con $x(0; x_0) = x_0$ y $x_0 \notin b^+$ el tiempo de entrada es:

$$T^+(x_0) = \sup \{t > 0 : x(\tau; x_0) \notin B \text{ para } 0 \leq \tau \leq t\}.$$

El tiempo de salida T^- se define análogamente. El punto de entrada a B es $\varphi^+(x_0) = x(T^+(x_0); x_0)$ y el de salida $\varphi^-(x_0) = x(T^-(x_0); x_0)$. Los conjuntos D^+ y D^- consisten de los puntos que entran y salen de B respectivamente: $D^\pm = \{x_0 : T^\pm(x_0) < \infty\}$. Si B es un bloque, los tiempos y puntos de entrada y de salida son funciones continuas en sus dominios D^\pm .

Otra propiedad importante de los bloques es que si B es un bloque para la ecuación:

$$\dot{x} = G(x; \sigma), (\sigma \in \mathbb{R}^k)$$

con un valor del parámetro σ_0 , también lo es para σ suficientemente cerca de σ_0 .

El resultado que garantiza la existencia de órbitas homoclínicas aparece en Carpenter [13]:

Teorema: Supóngase que B_1, B_2 son bloques para $\sigma \in \Sigma$ tales que:

A) 0 es un punto crítico, $0 \in B_1$ y si $x(t; x_0) \in B_1$ para $0 \leq t < \infty$, entonces $x(t; x_0) \rightarrow 0$ cuando $t \rightarrow \infty$ (así que x_0 está en la variedad estable de 0).

B) B_2 no contiene semi-trayectorias de la forma $x((0, \infty); x_0)$.

C) Existe $\Delta \subset b_2^-$ abierto tal que $\Delta \subset D_1^+$ y $b_2^- - \Delta$ tiene 2 componentes β_0, β_1 . Además, si $\delta_0 = \beta_0 \cap \bar{\Delta}, \delta_1 = \beta_1 \cap \bar{\Delta}$, entonces $\delta_0 \cup \delta_1 \subset D_1^-$ y $\varphi_1^- \circ \varphi_1^+(\delta_0), \varphi_1^- \circ \varphi_1^+(\delta_1)$ están en componentes distintas de b_1^- .

D) Hay una trayectoria $\{(x(s), \sigma(s)) : 0 \leq s \leq 1\} \subset D_2^+ \times \Sigma$ tal que $x(s)$ está en la variedad inestable de 0 para $\sigma = \sigma(s)$, y $\varphi_2^- \circ \varphi_2^+(x(0), \sigma(0)) \in \beta_0, \varphi_2^- \circ \varphi_2^+(x(1), \sigma(1)) \in \beta_1$.

En estas condiciones hay una órbita homoclínica para algún $\sigma = \sigma(s), 0 < s < 1$. Ver Fig. 17.

El significado de la condición D) se aclara con la Fig. 18.



b_1^- = adelante y atrás

b_2^- = adelante, atrás, tapa superior.

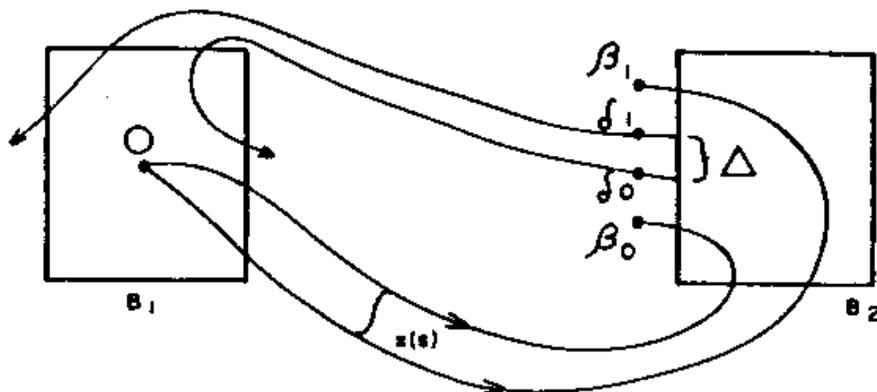


Fig. 18

Para la demostración del Teorema basta fijarse que existen $0 < s_0 < s_1 < 1$ tales que si $\sigma_0 = \sigma(s_0)$ y $\sigma_1 = \sigma(s_1)$, entonces $\varphi_2^- \circ \varphi_2^+(x(s_0), \sigma_0) \in \delta_0$, $\varphi_2^- \circ \varphi_2^+(x(s_1), \sigma_1) \in \delta_1$ y $\varphi_2^- \circ \varphi_2^+(x(s), \sigma(s)) \in \Delta$ para $s_0 < s < s_1$. Se sigue de la condición C) que $x(s) \in D_1^+$. Si todas las variedades inestables para $\sigma = \sigma(s)$, $s_0 < s < s_1$ salieran de B_1 , la función $\varphi_1^- \circ \varphi_1^+(x(s), \sigma(s))$ estaría definida en (s_0, s_1) y por continuidad estos puntos describirían una trayectoria en una componente de b_1^- , lo cual contradice la segunda parte de la condición C). Por lo tanto existe $\bar{\sigma} = \sigma(\bar{s})$ con $s_0 < \bar{s} < s_1$ tal que la variedad estable para $\sigma = \sigma(\bar{s})$ permanece en B_1 para todo tiempo positivo. La condición A) implica que esta variedad inestable está también en la variedad estable del origen, y por lo tanto es la homoclina buscada.

Ahora procedemos a verificar que las hipótesis del Teorema se cumplen para la ecuación de FitzHugh-Nagumo. Cuando $\epsilon = 0$ en (3), los planos $w = \text{constante}$ son invariantes. Es necesario analizar la ecuación $u'' - cu' - f(u) + w = 0$. Denotemos por w_1, w_2 los valores tales que $f(u) = w$ tiene 3 raíces $u_1(w), u_2(w), u_3(w)$ si $w_1 < w < w_2$. Ver Fig. 19.

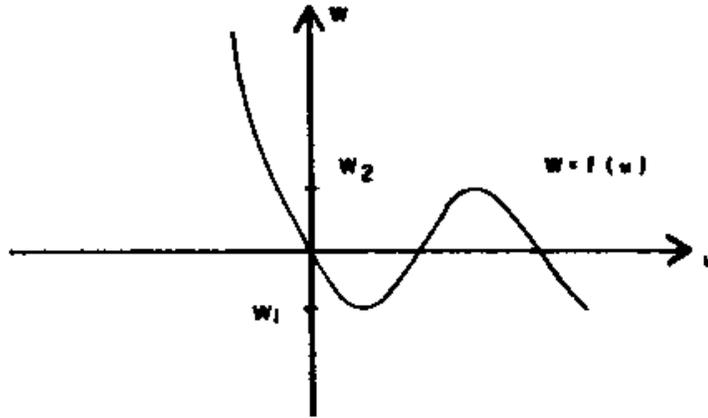


Fig. 19

Para cada $w \in (w_1, w_2)$ existe una velocidad $\bar{c} = \bar{c}(w)$ para la cual la ecuación tiene una heteroclina. El procedimiento es el mismo que se utilizó para $w = 0$ en la sección anterior. De hecho se puede encontrar $w_0 \in (w_1, w_2)$ de tal forma que la heteroclina va de $u_1(w)$ a $u_3(w)$ si $w_1 < w < w_0$ y va de $u_3(w)$ a $u_1(w)$ si $w_0 < w < w_2$. La velocidad es $\bar{c}(w) = \frac{1}{\alpha} \left(\frac{u_1 + u_3}{2} - u_2 \right)$ donde $\alpha = \pm \frac{1}{\sqrt{2}}$, y es posible escoger la velocidad de tal forma que se vea como en la Figura 20.

Por lo tanto, existe $w^* \in (w_1, w_2)$ de tal forma que la heteroclina de $u_3(w^*)$ a $u_1(w^*)$ tiene velocidad $\bar{c}(w^*) = \bar{c}(0) = \sqrt{2} \left(\frac{1}{2} - a \right)$.

Analizando el campo vectorial se puede ver que el comportamiento de las variedades inestables para $w_1 < w < w_0$ y distintos valores de c es como en la Figura 21.

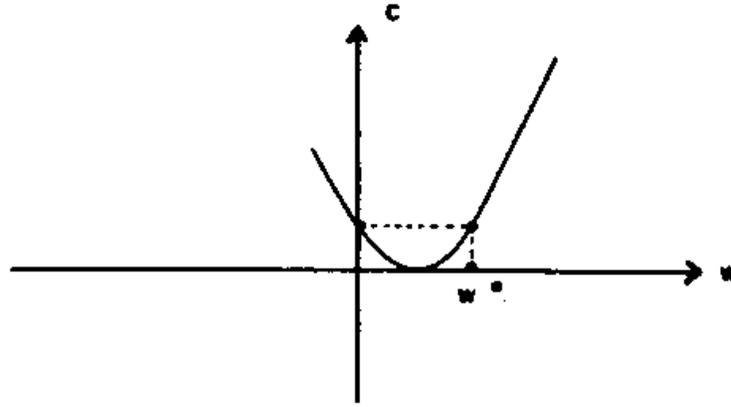


Fig. 20

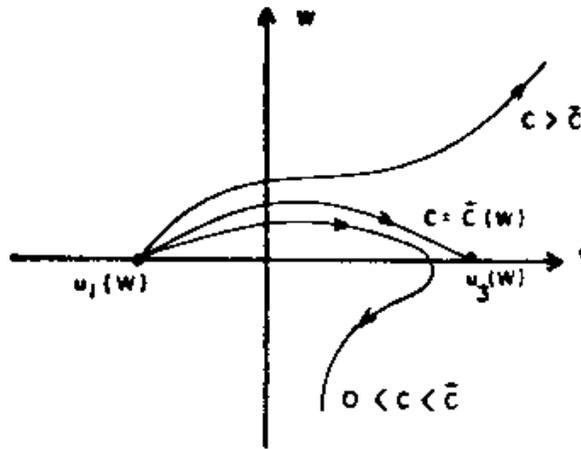


Fig. 21

Para $c^* = \sqrt{2}(\frac{1}{2} - a)$ y $\epsilon = 0$ se tienen órbitas heteroclínicas para $w = 0$ y $w = w^*$. La curva singular, que es la posición límite de los pulsos cuando $\epsilon \rightarrow 0$ es $S_0 = J_F \cup E_R \cup J_B \cup E_L$ donde:

$$J_F = \{(u, v, w) : v = \frac{1}{\sqrt{2}}u(1-u), 0 \leq u \leq 1, w = 0\},$$

$$J_B = \{(u, v, w) : v = \frac{1}{\sqrt{2}}(u - u_1(w^*))(u - u_3(w^*)) : u_1(w^*) \leq u \leq u_3(w^*), w = w^*\}$$

$$E_R = \{(u, v, w) : v = 0, 0 \leq w \leq w^*, u = u_3(w)\}$$

$$E_L = \{(u, v, w) : v = 0, 0 \leq w \leq w^*, u = u_1(w)\}.$$

Ver Fig. 15.

Ahora debemos construir los bloques B_1 y B_2 . La idea es poner rombos alrededor de los puntos críticos $(u_1(w), 0, w)$, $(u_3(w), 0, w)$. Para ello se toman w_3, w_4 tales que $w_1 < w_3 < 0 < w^* < w_4 < w_2$ y se definen:

$$B_1 = \{(u, v, w) : w_3 \leq w \leq w_4, |u - u_1(w)| + |v| \leq \rho_1\}$$

$$B_2 = \{(u, v, w) : w_3 \leq w \leq w_4, |u - u_3(w)| + |v| \leq \rho_2\}$$

Se puede verificar que B_1 y B_2 son bloques si $0 < \epsilon \ll 1, |c - c^*| + \rho_1 + \rho_2 \ll 1$. El conjunto Δ de la condición C) es:

$$\Delta = \{(u, v, w) \in b_2^- : w^* - \alpha < w < w^* + \alpha, u - u_3(w) + v = -\rho_2\}.$$

$\Delta \subset D_1^+$ si α y ρ_2 son pequeños, y utilizando el comportamiento de las variedades inestables para $\epsilon = 0$ y su dependencia continua en ϵ y c se verifica la segunda parte de la condición C).

La condición D) se cumple si tomamos η pequeño para que la variedad inestable U_ϵ satisfaga $U_\epsilon(0) \in D_2^+$ para $\epsilon = 0$ y $c^* - \eta \leq c \leq c + \eta$. Ahora hay que tomar $\epsilon \ll 1$ para que se mantengan estas propiedades y las anteriores.

La cuestión de la estabilidad ha sido resuelta por Jones [15], utilizando el criterio de estabilidad lineal de Evans [10] mencionado en el capítulo anterior. Para su análisis, el espectro del operador lineal

$$L \begin{pmatrix} p \\ r \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{d^2 p}{d\xi^2} + c \frac{dp}{d\xi} + f'(u)p - r \\ c \frac{dr}{d\xi} + \epsilon (p - \gamma r) \end{pmatrix}$$

se divide en 2 partes: espectro esencial y puntual. Jones demostró que el espectro esencial está en un semiplano de la forma $\{\lambda : Re \lambda < -b^2\}$, y que el único valor propio en el semiplano $Re \lambda \geq 0$ es $\lambda = 0$, que además es simple. El análisis del espectro esencial es relativamente sencillo, y es semejante al análisis para la onda lenta que se describirá más adelante. La parte del espectro puntual es mucho más delicada por la existencia de puntos críticos en la curva singular. El marco para estudiar el espectro del operador lineal se describirá en detalle en la siguiente sección.

(b) El pulso lento

Hastings [21] demostró la existencia de un pulso lento con $c(\epsilon) = O(\sqrt{\epsilon})$. Casten, Cohen y Lagerstrom [22] construyeron una expansión en series para este pulso, cuyo primer término es el pulso estacionario de la ecuación escalar. En [14] se da una demostración de la existencia de un pulso lento con $c(\epsilon) = O(\sqrt{\epsilon})$, usando el método de bloques aislantes. Este método permite obtener el pulso lento como perturbación del pulso para la ecuación escalar y demostrar que tiene exactamente un modo inestable.

Para la existencia se toma un bloque B formado en cada plano $w = \text{constante}$, con $|w|$ pequeño, por rombos con lados paralelos a las rectas $v = \pm u$ y centrados en los puntos $(u_1(w), 0, w)$ que son los puntos críticos para la ecuación $u'' + f(u) - w = 0$.

El conjunto \tilde{B} correspondiente a $w = 0$ se toma de manera que la onda estacionaria salga por b_1^- y regrese por b_2^+ .

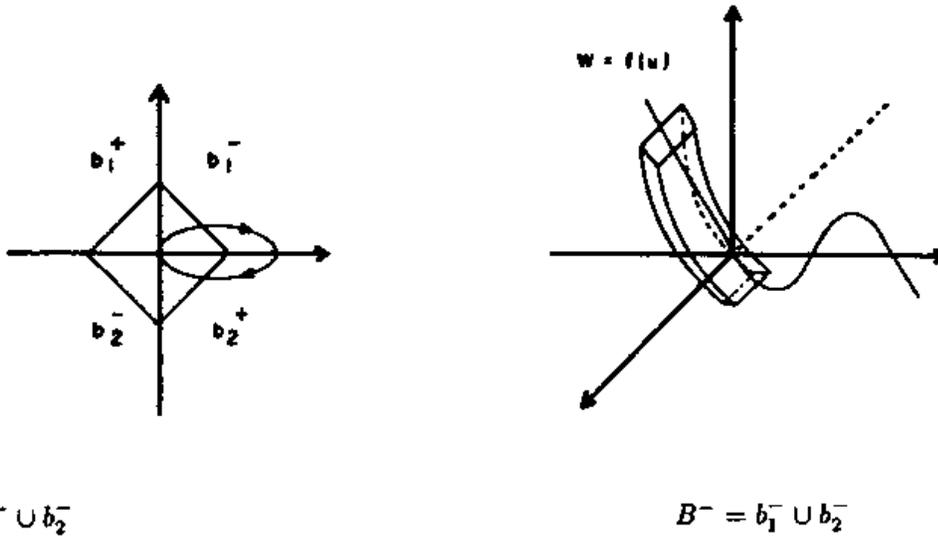


Fig. 22

Hastings [22] describió el comportamiento de la variedad inestable $U_\epsilon(\xi) = q(\xi; \epsilon, c)$: los conjuntos:

$$E^- = \{(u, v, w) : u < 0, v < 0, w' < 0, w < 0\},$$

$$E^+ = \{(u, v, w) : u > 1, u > 0, v' > 0, w' > 0\}$$

son invariantes, y $q(\xi, \epsilon, c)$ entra en E^+ (E^-) si y sólo si $u(\xi), v(\xi) \rightarrow +\infty (-\infty)$.

En [14] se prueba que las variedades inestables que salen por b_2^- entran en E^- , y se usa el hecho de que hay valores de c para los cuales $q(\xi, \epsilon, c)$ sale por b_1^- para asegurar que hay una variedad inestable que permanece en B para $\xi \geq 0$ y por lo tanto que $q(\xi, \epsilon, c) \rightarrow (0, 0, 0)$ cuando $\xi \rightarrow \infty$.

Para el análisis de la estabilidad se consideran el espectro puntual $\sigma_p(L) = \{\lambda \in \mathbb{C} : \lambda \text{ es un valor propio de multiplicidad finita}\}$ y el espectro esencial $\sigma_e(L) = \sigma(L) \setminus \sigma_p(L)$.

La ecuación $L \begin{pmatrix} p \\ r \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} p \\ r \end{pmatrix}$ se escribe como un sistema de primer orden:

$$(4) \quad \begin{aligned} p' &= q \\ q' &= -cq + [\lambda - f'(u)]p + r \\ r' &= -\frac{\epsilon}{c}p + \left(\frac{\lambda + \epsilon\gamma}{c}\right)r, \end{aligned}$$

que es el sistema lineal en $\mathbb{C}^3 : z' = Az$, tiene coeficientes constantes en $\pm\infty$. La ecuación asintótica está definida por la matriz

$$A_0 = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 \\ \lambda + a & -c & 1 \\ -\frac{\epsilon}{c} & 0 & \frac{\lambda + \epsilon\gamma}{c} \end{pmatrix}$$

Si L_1 es el operador lineal alrededor de $(0, 0, 0)$:

$$L_1 \begin{pmatrix} p \\ r \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{d^2 p}{d\xi^2} & + & c \frac{dp}{d\xi} & - & ap - r \\ c \frac{dr}{d\xi} & + \epsilon(p - \gamma r) & & & \end{pmatrix}$$

entonces $\sigma_e(L_1) = S = \{\lambda \in \mathbb{C} : A_0(\lambda) \text{ tiene un valor propio en el eje imaginario}\}$ y como $L - L_1 = \binom{[f'(u_0) + a]p}{}$ es relativamente compacto, cualquier componente de $\mathbb{C} \setminus S$ está en el espectro esencial de L ó la única parte de $\sigma(L)$ en esa componente es parte de $\sigma_p(L)$.

El polinomio característico de A_0 es:

$$P(\alpha, \epsilon, \lambda) = \det(A_0(\epsilon, \lambda) - \alpha I) = [\alpha^2 + c\alpha - (\lambda + a)] \left[\frac{\lambda + \epsilon\gamma}{c} - \alpha \right] - \frac{\epsilon}{c}$$

y $S = \{\lambda \in \mathbb{C} : c(\epsilon)P(\alpha, \epsilon, \lambda) = 0 \text{ tiene una solución } \alpha = i\tau, \tau \in \mathbb{R}\}$. Cuando $\epsilon = 0$ la ecuación es $P(\alpha, 0, \lambda) = [\alpha^2 - (\lambda + a)]\lambda = 0$, que tiene raíces en el eje imaginario si y sólo si $\lambda \leq -a$, : así que $S_0 = (-\infty, -a]$, y por continuidad S está en un semiplano de la forma $\{\lambda : \text{Re}(\lambda) < -b^2\}$.

(A continuación se describe la manera de localizar los valores propios)

Si G es la componente de $\mathbb{C} \setminus S$ que contiene al semiplano $\{\lambda : \text{Re}(\lambda) > -b^2\}$, entonces del Teorema 1 y Corolario 3 de Evans [10, III] se sigue que $\lambda \in \rho(L)$ si $|\lambda|$ es suficientemente grande, por lo tanto $\sigma(L) \cap G \subset \sigma_p(L)$. Además, el número de valores propios de $A_0(\lambda)$ con parte real positiva es constante en G . Para calcularlo usamos la ecuación $P(\alpha, 0, \lambda) = [\alpha^2 - (\lambda + a)]\lambda = 0$. Si $\lambda \neq 0$ hay 2 valores propios $\alpha_1(0, \lambda) = \sqrt{\lambda + a}$, $\alpha_2(0, \lambda) = -\sqrt{\lambda + a}$ con $\text{Re}(\alpha_2(0, \lambda)) < 0 < \text{Re}(\alpha_1(0, \lambda))$, y por continuidad $\text{Re}(\alpha_2(\epsilon, \lambda)) < 0 < \text{Re}(\alpha_1(\epsilon, \lambda))$ si ϵ es pequeño. Como $\alpha_2 + \alpha_2 + \alpha_3 = \frac{\lambda + \epsilon\gamma}{c} - c$, se sigue que $\alpha_3 \sim \frac{\lambda}{c}$, así que $\text{Re}(\alpha_3) \sim \text{Re}\left(\frac{\lambda}{c}\right) \sim -\frac{b^2}{\sqrt{\epsilon}}$. Si X_1, X_2, X_3 denotan a los vectores propios de A_0 correspondientes a α_1, α_2 y α_3 respectivamente, el sistema (4) tiene una solución

$$\varphi(\xi; \epsilon, \lambda) \sim X_1 e^{\alpha_1 \xi} + o(e^{\alpha_1 \xi}) \quad \text{cuando } \xi \rightarrow \infty.$$

Este es el candidato a función propia de L . $\varphi(\xi; \epsilon, \lambda)$ es acotada en $+\infty$ si y sólo si es tangente al plano generado por X_2 y X_3 . Como A^* deja invariante a la recta perpendicular a este plano, se sigue que $\varphi(\xi; \epsilon, \lambda)$ es acotada si y sólo si es perpendicular al vector propio Y_1 de A^* correspondiente a $\bar{\alpha}_1$. Para ver si $\varphi(\xi; \epsilon, \lambda)$ es acotada en $+\infty$ se considera entonces la ecuación adjunta $z^{*'} = Bz^*$, donde $B = -A^*$. Este sistema es asintótico en $\pm\infty$ a $z^{*'} = B_0 z^*$, donde $B_0 = -A_0^*$. Los valores propios de B_0 son $\beta_i = -\bar{\alpha}_i, i = 1, 2, 3$. Si Y_1, Y_2, Y_3 son los vectores propios, el sistema adjunto tiene una solución

$$\psi(\xi; \epsilon, \lambda) \sim Y_1 e^{\beta_1 \xi} + o(e^{\beta_1 \xi}), \xi \rightarrow +\infty.$$

La función analítica $D_\epsilon(\lambda) = \langle \varphi(\xi; \epsilon, \lambda), \psi(\xi; \epsilon, \lambda) \rangle$ (introducida por Evans) contiene la información relativa a la estabilidad. En efecto, λ es un valor propio de L si y sólo si $D_\epsilon(\lambda) = 0$.

Para ver esto, tómesese un sistema fundamental $\{\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3\}$ de $z' = Az$ de tal forma que $\varphi_i(\xi) \sim X_i e^{\alpha_i \xi}, \xi \rightarrow +\infty$. Como $\langle X_2, Y_1 \rangle = 0 = \langle X_3, Y_1 \rangle$ y

$$\begin{aligned} \varphi(\xi; \epsilon, \lambda) &= \sum_{i=1}^3 c_i(\lambda) \varphi_i(\xi; \epsilon, \lambda), \quad \text{se sigue que} \\ D_\epsilon(\lambda) &= \sum_{i=1}^3 c_i(\lambda) \langle \varphi_i(\xi; \epsilon, \lambda), \psi(\xi; \epsilon, \lambda) \rangle \sim c_1(\lambda) \langle X_1, Y_1 \rangle, \quad \xi \rightarrow +\infty, \end{aligned}$$

así que $D_\epsilon(\lambda) = 0$ si y sólo si $c_1(\lambda) = 0$, en cuyo caso $\varphi(\xi; \epsilon, \lambda)$ es acotada en $+\infty$.

Se tiene una función analítica $D_0(\lambda)$ para el caso $\epsilon = 0$, y se puede probar (usando la convergencia de la onda lenta a la onda estacionaria de la ecuación escalar) que $D_\epsilon(\lambda) \rightarrow D_0(\lambda)$ uniformemente en subconjuntos compactos de λ . Por el Teorema de Rouché, $D_\epsilon(\lambda) = 0$ tiene exactamente una raíz $\lambda_1(\epsilon) > 0$, la cual está cerca de λ_1 , la raíz positiva de $D_0(\lambda) = 0$ descrita en la sección anterior, así que el pulso lento tiene exactamente un modo inestable.

El resultado anterior sugiere que la variedad estable del pulso lento es un umbral para la propagación del pulso rápido, de manera análoga a lo que sucede con la ecuación escalar.

Este es un problema interesante, pues no es claro como obtener convergencia a soluciones estacionarias u ondas viajeras del sistema de FitzHugh-Nagumo, ya que el principio del máximo no puede aplicarse.

Se tienen resultados de convergencia a 0 de soluciones del sistema no lineal en la semirecta $(0, \infty)$, cuando los datos iniciales son pequeños (Schonbeck [23], Weixi [24]).

El método de bloques aislantes de Carpenter permite establecer la existencia de pulsos múltiples y soluciones periódicas del sistema de FitzHugh-Nagumo, sin embargo no se tienen resultados sobre la estabilidad.

El método de Carpenter también permite obtener pulsos y soluciones periódicos para la ecuación de Hodgkin y Huxley, pero tampoco se tienen resultados de estabilidad.

AGRADECIMIENTO

Quiero expresar mi gratitud a Antonmaría Minzoni por las muchas sugerencias útiles para mejorar la exposición presentada en este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- [1]A.L. Hodgkin and G.F. Huxley, J. Physiol. 116, 1952, págs. 449-506; 117, 1952, págs. 500-544.
- [2]A.L. Hodgkin, The conduction of the nervous impulse, Liverpool University Press, Liverpool, 1971.
- [3]J. Cronin, Mathematical aspects of Hodgkin-Huxley neural theory, Cambridge University Press, New York, 1987.
- [4]J.J.B. Jack, D. Noble and R.W. Tsien. Electric current flow in excitable cells. Clarendon Press, Oxford, England, 1975.
- [5]R. FitzHugh, Biophys. J., 1, 1961, págs. 445-466.

- [6]J. Nagumo, S. Asimoto, y S. Yoshizawa, Proc. Inst. Radio Eng., 50, 1962, págs. 2061-2070.
- [7]E. Coddington y N. Levinson, Theory of ordinary differential equations, McGraw-Hill, New York, 1955.
- [8]P. Hartman, Ordinary differential Equations, Willey, New York, 1964.
- [9]J. Guckenheimer and P. Holmes, Nonlinear oscillations, dynamical systems and bifurcation of vector fields, Springer Verlag, 1983.
- [10]J. Evans, Nerve axon equations, Indiana University Math. J., I., 21, 1972, págs. 877-885, II. 22, 1972, págs. 75-90; III. Stability of the nerve impulse, 22, 1972, págs. 577-594; IV., 24, 1975, págs. 1983-226.
- [11]F. John, Ordinary Differential Equations, Lecture Notes. Courant Institute of Mathematical Science, New York University, 1965.
- [12]J. Smoller, Shock waves and reaction diffusion equations, Springer Verlag, New York 1983.
- [13]G. Carpenter, J. Differential Equations, 23, 1977, págs. 152-173.
- [14]G. Flores, SIAM J. on Mathematical Analysis, 22, 1991, págs. 392-399.
- [15]C. Jones, Trans. AMS, 286, 1984, págs. 431-469.
- [16]H. McKean, Adv. in Math., 1970, págs. 209-223.
- [17]P. Fife and J. McLeod, Arch. Rational Mech. Anal. 65, 1977, págs. 335-361.
- [18]G. Flores, J. Differential Equations, 80, 1989, págs. 306-314.

- [19]H. McKean y V. Moll, C.P.A.M., 39, págs. 485-529
- [20]S. Hastings, Quart. J. Math. (Oxford), 27, 1976, págs. 123-134.
- [21]S. Hastings, SIAM J. Appl. Math. 42, 1982, págs. 247-260.
- [22]R. Casten, H. Cohen and P. Lagerstrom, Quart. Appl. Math., 32, 1975 págs. 335-367.
- [23]M.E. Schonbeck, J. Differential Equations, 30, 1978, págs. 119-147.
- [24]S. Weixi, Math. Meth. in Appl. Sci., 11, 1989, págs. 587-598.