



UNIVERSIDAD  
DE GRANADA

Facultad de Ciencias

Grado en Matemáticas

TRABAJO DE FIN DE GRADO

# Ecuaciones no locales para la actividad neuronal y su simulación en diferencias finitas

Presentado por:

Sergio Fernández Sánchez

Curso académico 2018-2019





Ecuaciones no locales para la actividad  
neuronal y su simulación en diferencias  
finitas

Sergio Fernández Sánchez

Sergio Fernández Sánchez *Ecuaciones no locales para la actividad neuronal y su simulación en diferencias finitas.*

Trabajo de fin de Grado. Curso académico 2018-2019.

**Responsable de  
tutorización**

José Alfredo Cañizo Rincón  
*Departamento de matemática aplicada*

Grado en Matemáticas  
Facultad de Ciencias  
Universidad de Granada

**DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD**

D. Sergio Fernández Sánchez

Declaro explícitamente que el trabajo presentado como Trabajo de Fin de Grado (TFG), correspondiente al curso académico 2018-2019, es original, entendida esta, en el sentido de que no ha utilizado para la elaboración del trabajo fuentes sin citarlas debidamente.

En Granada a 9 de mayo de 2022

Fdo: Sergio Fernández Sánchez



*A mis padres,  
mare et terra.*





---

## ESQUEMA DE CONTENIDOS

---

Summary	XI
Introducción	XIII
1 Nociones básicas	1
1.1 Biología de la neurona . . . . .	1
1.2 Simulación neuronal . . . . .	3
2 Resultados previos	5
2.1 La delta de Dirac . . . . .	5
2.2 Desigualdades de Gronwall . . . . .	11
3 Modelo NNLIIF	15
3.1 Estimaciones de soluciones débiles . . . . .	18
3.2 Explosión de soluciones débiles . . . . .	19
4 Modelo aEIF	23
4.1 Componentes del modelo . . . . .	24
4.2 Rendimiento . . . . .	26
5 Simulaciones	29
5.1 Estabilidad numérica . . . . .	30
5.1.1 Métodos upwind . . . . .	31
5.1.2 Condición CFL . . . . .	33
5.2 Resultados numéricos . . . . .	35
Bibliografía	45



---

## Summary

---

The mathematical simulation of neuronal activity is a flourishing topic at present; its fascinating implications make it a very interesting and at the same time novel issue. The following work intends to provide an introduction to this mathematical modeling of the behavior of neural networks which was proposed just a century ago. In it, integration and fire models will be addressed. Following the work of Louis Édouard Lapicque in 1907, they are considered one of the first models which attempted to describe neuronal processes.

The popularity that the application of mathematics in neuroscience holds is due in part to the success of Alan Lloyd Hodgkin and Andrew Fielding Huxley, when in 1952 they engineered the mathematical formulation known today as the Hodgkin-Huxley theory. This could explain the results obtained from *in vivo* experiments, as well as predicting characteristics associated with the action potentials, which consist of electrochemical signals more commonly referred to as nerve impulses, whose modeling and analysis form a fundamental part in the models that will be studied. In the article [8], Hodgkin and Huxley explained how these action potentials were propagated through the passage of certain ions that generated electrical charges, laying the foundations of contemporary ion-channel kinetics. Although prophesied at the time, they were discovered decades later. In 1963 these findings led to obtaining the Nobel Prize in Physiology or Medicine which was shared with Sir John Carew Eccles, who related the results of Hodgkin and Huxley with his research on the synapse.

The current modernization of technology has facilitated the development of these models; today there are modern computers for complex operations, solving systems of equations, simulation, etc. In fact, we can say that there is a reciprocal relationship between the technology and the models in question, since among its applications we can mention, for example, the development of brain-computer interfaces or the development of neuroprosthetic devices (such as bionic members with control and sensitivity far superior to the current ones). Its possible applications are therefore, at least, promising and striking.

Our objective in this work is to make an introduction to the modeling of neuronal activity, focusing on the case of integration and fire models. We will develop and discuss a series of basic results for models of the previous type and proceed to validate them numerically. The latter was initially intended to be carried out through the application of Monte Carlo methods (these being simple stochastic simulations), but finally we have opted for the application of finite difference methods.

Before tackling neuronal simulation models, we consider necessary to provide a certain context to the terms that are subsequently treated. Therefore, we dedicate Chapter 1 to briefly explain the notions of neuron and synapses, which are fundamental concepts in the subject being treated. This information has been extracted from [2]. After that, an introduction to the integration and fire type models is included, on which, as already mentioned, we will focus on this work. The main references used for the inclusion of this historical framework were [1] and [4].

Next we will set out to present two examples of integration and fire models in a shallow and non-complex way. The first of them, developed in Chapter 3 will be the one that comprises the mathematical study of this work, requiring the understanding of a couple of concepts for the correct follow-up of what is explained in this chapter. This is reflected in Chapter 2, in which we provide definitions and results of interest for their subsequent application in the work. In essence these concepts are the Dirac delta, its approximations by smooth functions, and the differential form of Gronwall's inequality (references [12], [10] and [7]).

Once these notions are explained, we engage in Chapter 3, in which we introduce the nonlinear noisy leaky integrate and fire model (NNLIF model), summarizing some results obtained in [5]. We will develop the model explaining its components and the concept of solution of the equations to appear, for which we will refer to variational formulation. The solution of these equations will be a pair of functions that represents, on the one hand, the probability of finding neurons in the neural network at a certain potential; and, on the other hand, the mean firing rate of the network, both in a given time. We will be also able to appreciate how both magnitudes are related to one another. Since one of these functions explains a probability density, we will be interested in verifying the conservation of mass. Lastly, we will obtain a result on the existence of weak solutions.

In Chapter 4, we will expound on the adaptative exponential integrate and fire model introduced in [3]. We will explain the model equations and detail the procedures used to obtain the parameters of the same, these being made by fitting the values while comparing the results of using those values with these obtained by a reference model, [6].

Finally, in Chapter 5, we will proceed to present numerical results for the equations of the first model, trying to verify that these legitimize the results obtained in Chapter 3. To do this, as explained above, we have decided to use finite difference methods. The first part of the chapter is intended to make a brief introduction of this type of methods, as well as to warn about a series of numerical phenomena that could affect the results obtained. Most of the information used on finite difference methods was consulted in [9]. To conclude, we show the numerical results associated with the model on which we focus, exposing and explaining the code used in Python to obtain the simulations.

---

## Introducción

---

La simulación matemática de la actividad neuronal es un tema en auge en la actualidad, sus fascinantes implicaciones hacen de ella un asunto muy interesante a la par que novedoso. En el siguiente trabajo se pretende realizar una introducción a esta modelización matemática del comportamiento de redes neuronales nacida hace apenas un siglo. En él, abordaremos los conocidos como modelos de integración y disparo. Surgidos a raíz del trabajo de Louis Édouard Lapicque en 1907, son considerados de los primeros modelos que trataban de describir procesos neuronales.

La popularidad de la que goza la aplicación de la matemática en neurociencia se debe en parte al éxito de Alan Lloyd Hodgkin y Andrew Fielding Huxley, cuando en 1952 ingenieron la formulación matemática conocida hoy en día como teoría de Hodgkin-Huxley. Esta podía explicar los resultados obtenidos mediante la experimentación *in vivo*, así como predecir características asociadas a los potenciales de acción, que consisten en señales electroquímicas más comúnmente denominadas como impulsos nerviosos, cuya modelización y análisis conforman una parte fundamental en los modelos que estudiamos. En el artículo [8], Hodgkin y Huxley explicaron como estos potenciales de acción se veían propagados mediante el paso de ciertos iones que generaban cargas eléctricas, sentando las bases de la contemporánea cinética de canales iónicos. Aunque profetizados por aquel entonces, fueron descubiertos décadas más tarde. Estos hallazgos propiciaron la obtención en 1963 del Premio Nobel en Fisiología o Medicina junto a Sir John Carew Eccles, que relacionó los resultados de Hodgkin y Huxley con sus investigaciones sobre la sinapsis.

La modernización actual de la tecnología ha facilitado el desarrollo de estos modelos, pues hoy en día disponemos de ordenadores modernos para el cálculo de operaciones complejas, resolución de sistemas de ecuaciones, simulación, etc. De hecho, podemos decir que hay presente una relación de reciprocidad entre la tecnología y los modelos en cuestión, pues entre sus aplicaciones podemos mencionar, por ejemplo, el desarrollo de interfaces cerebro-ordenador o el desarrollo de aparatos neuroprotésicos (como por ejemplo miembros biónicos con control y sensibilidad muy superiores a los actuales). Sus posibles aplicaciones resultan por tanto, cuanto menos, prometedoras y llamativas.

Nuestro objetivo en el presente trabajo es realizar una introducción a la modelización de la actividad neuronal, centrándonos en el caso de modelos de integración y disparo. Desarrollaremos y comentaremos una serie de resultados básicos para modelos del tipo anterior, y

procederemos a validarlos numéricamente. Esto último pretendía inicialmente ser realizado mediante la aplicación de métodos de Montecarlo, tratándose de simulaciones estocásticas sencillas, pero finalmente hemos optado por la aplicación de métodos de diferencias finitas.

Antes de hablar sobre modelos de simulación neuronal consideramos necesario aportar un cierto contexto a los términos que son tratados posteriormente. Por ello, destinamos el Capítulo 1 a brevemente explicar las nociones de neurona y sinápsis, conceptos fundamentales en el tema que se está tratando. Esta información ha sido extraída de [2]. Tras ello, se incluye una introducción a los modelos del tipo integración y disparo, sobre los cuales, como ya se ha comentado, nos centraremos en este trabajo. Las principales referencias empleadas para la inclusión de este marco histórico fueron [1] y [4].

A continuación nos dispondremos a exponer de forma llana y no muy compleja dos ejemplos de modelos de integración y disparo. En el primero de ellos, desarrollado en el Capítulo 3 se hallará el grosor del estudio matemático de este trabajo, requiriendo de la comprensión de un par de conceptos para el correcto seguimiento de lo explicado en el capítulo. Esto queda recogido en el Capítulo 2, aportando definiciones y resultados de interés para su posterior aplicación en el trabajo. En esencia estos conceptos son el de delta de Dirac, sus aproximaciones por funciones suaves, y la forma diferencial de la desigualdad de Gronwall; tomándose como referencias [12], [10] y [7].

Con estas nociones explicadas, abordamos el Capítulo 3, en el cual introducimos el modelo de integración y disparo no lineal con ruido y pérdida (modelo>NNLIF), compendiando algunos resultados obtenidos en [5]. Desarrollaremos el modelo explicando sus componentes y el concepto de solución de las ecuaciones que aparecen, para lo cual nos remitiremos a una más débil formulación variacional. La solución de estas ecuaciones aclararemos que se trata de una pareja de funciones que representa por un lado la probabilidad de encontrar neuronas en la red neuronal que se encuentren con un cierto potencial, y por otro, a la tasa media de disparos de las neuronas en la red, ambas en un tiempo dado. Podremos además apreciar cómo ambas magnitudes se hallan relacionadas entre sí. Dado que una de estas funciones explica una densidad de probabilidad, nos veremos interesados en comprobar el cumplimiento de la conservación de la masa. Finalmente obtendremos un resultado sobre la existencia de soluciones débiles.

En el Capítulo 4 se explicará el modelo de integración y disparo adaptativo exponencial introducido en [3]. Expondremos las ecuaciones del modelo y detallaremos los procedimientos empleados para la obtención de los parámetros de las mismas, para lo cual se irán haciendo ajustes en estos parámetros mientras se comparan los resultados de emplear esos valores con los obtenidos por un modelo de referencia, [6].

Finalmente, en el Capítulo 5, procederemos a exponer resultados numéricos para las ecuaciones del primer modelo, tratando de comprobar que estos legitimen los resultados obtenidos en el Capítulo 3. Para ello, como se ha explicado anteriormente, hemos optado por emplear métodos de diferencias finitas. La primera parte del capítulo la destinamos a hacer una breve introducción de este tipo de métodos, así como a advertir sobre una serie de fenómenos numéricos que pueden afectar a los resultados obtenidos. La mayor parte de la información empleada sobre métodos de diferencias finitas fue consultada en [9]. Finalmente mostramos los resultados numéricos asociados al modelo en el que nos centramos, exponiendo y explicando sobre la marcha el código empleado en Python para obtener las simulaciones.

# CAPÍTULO 1

---

## Nociones básicas

---

El ser humano se ha visto interesado en el estudio del cerebro desde la prehistoria, ya entonces siendo conscientes de la importancia del mismo (hay evidencias de prácticas de trepanación, observadas en cráneos de homínidos de hace 7000 años, a fin de curar lesiones cerebrales). El cerebro ha ido adquiriendo el estatus de órgano primordial para el intelecto y la individualidad desde tiempos de Hipócrates (460 - 379 a.C.) y su estudio ha ido desarrollándose e innovándose hasta la moderna neurociencia, en la cual el objeto de estudio son las neuronas como unidades básicas de la compleja estructura cerebral y sus distintas funciones dentro de la misma.

### 1.1. Biología de la neurona

Las neuronas son células que reciben y envían señales eléctricas (impulsos nerviosos) a otras neuronas. Son estas transmisiones las que constituyen el principio básico del funcionamiento del cerebro. Toda neurona se ve compuesta de:

- Soma, o cuerpo de la célula, contiene a los cromosomas (que contienen a su vez el material genético) y distintos orgánulos (que son presentes en todas las células animales), y mantiene la funcionalidad de la célula.
- Membrana neuronal, que hace de barrera contenedora del citoplasma del interior de la neurona y la aísla de sustancias presentes alrededor de la neurona. La función de la membrana es de suma importancia para entender la de las neuronas, pues es la membrana la que proporciona la capacidad de transferir señales eléctricas a la neurona, lo cual es objeto de estudio en el presente trabajo.

- Dendritas, ramificaciones (en mayor o menor medida) conectadas al soma, que se especializan en la conversión de señales químicas (recibidas por proteínas receptores) que reciben del terminal del axón (que definiremos a continuación) de otras neuronas mediante una estimulación eléctrica.
- Axón, que consiste en una fibra alargada cuya función es la conducción de impulsos nerviosos (también llamados potenciales de acción) que acaba en terminales que envían los impulsos a otras neuronas.
- Cono axónico, presente al final del cuerpo de la célula e inicio del axón, controla el disparo.

Entre los terminales axónicos y los receptores de las dendritas de otras neuronas se halla el espacio sináptico donde la sinapsis tiene lugar. Este es el proceso por el cual se transmiten señales electro-químicas entre neuronas. La sinapsis puede ser química, la más frecuente, en la cual se sintetizan y liberan neurotransmisores en la hendidura sináptica (espacio sináptico); estos generan una respuesta eléctrica o bioquímica en la neurona post-sináptica y posteriormente se da un proceso de eliminación del neurotransmisor. La sinapsis puede ser también eléctrica, que sucede más rápidamente, y de forma bidireccional (en la mayoría de los casos). Esta se da en las denominadas uniones comunicantes, zonas más estrechas que las hendiduras sinápticas, donde sucede un paso de iones directamente del citoplasma de una célula a otra.

Este trabajo se centra en el estudio de las variaciones de potencial en las membranas de neuronas, variaciones que suceden debido, principalmente, a los potenciales de acción. Estos son una inversión de la carga negativa, con respecto al exterior, de la neurona (quedará cargada positivamente con respecto al exterior).

Los potenciales de acción (o impulsos nerviosos, puntas, disparos) constan de una fase ascendente de rápida despolarización de la membrana, seguida de una también rápida fase descendente de repolarización haciéndose aún más negativa que el potencial de reposo (donde salvo interacciones externas a la neurona el potencial se mantendría constante). Finalmente se da una gradual vuelta al reposo (todo el proceso durando aproximadamente 2ms).

Estas despolarizaciones y repolarizaciones se deben en gran medida a la presencia de canales iónicos que cuando se abren permiten el paso de iones (por ejemplo el  $\text{Na}^+$ ) a la negativamente cargada membrana. Es esta entrada de iones la que (generalmente) despolariza la membrana. Cuando la despolarización (llamada potencial generador) alcanza un límite, denominado umbral de disparo, la membrana generará un potencial de acción. Posterior a la despolarización se abren canales de potasio que facilitan la salida de  $\text{K}^+$  al exterior, repolarizando el interior.

La activación de los canales iónicos pueden deberse a varios factores como el estiramiento de las fibras nerviosas o la presencia de neurotransmisores entre otros. Y cabe mencionar que esta no es la única forma de obtener potenciales de acción (sin ir más lejos se pueden obtener mediante la inyección de corriente eléctrica por medio de microelectrodos).



## 1.2. Simulación neuronal

La simulación matemática del comportamiento de las redes de neuronas tiene su origen en los inicios del siglo XX, y ha ido adquiriendo popularidad, como un frente que presenta aún a día de hoy numerosos problemas por resolver. En este trabajo se expondrán como objeto de estudio casos particulares de modelos de integración y disparo.

Estos modelos fueron de hecho de los primeros en surgir que afrontaban este tema. Desarrollado el primero por Lapicque en 1907, consistía en un circuito eléctrico que incluía un resistor y capacitor (Los cuales representaban la resistividad y pérdida de la membrana) y postulaba que cuando el condensador de membrana alcanzara un límite de potencial entonces se dispararía un potencial de acción; proceso mediante el cual se restablecería el potencial de membrana debido a su descarga. Este simple modelo, a pesar de su sencillez frente a los más avanzados y explicativos modelos actuales, sigue siendo extremadamente útil para propósitos de modelización.

En la actualidad, los modelos de integración y disparo no se hayan restringidos a las propiedades lineales de la membrana de un circuito condensador-resistor, si no que podemos incluir conductancias sinápticas y umbrales. El fuerte del modelo radica en la separación de las amplitudes de tiempo entre los veloces potenciales de acción y los más lentos procesos que intervienen en otros sucesos como la integración sináptica, adaptación y estallidos. Lapicque, debido a las limitaciones del conocimiento de su época se veía forzado a la modelización de forma simple de los potenciales de acción, sin embargo, aún en el presente empleamos la misma aproximación para evitar la computación de las trayectorias del voltaje durante un potencial de acción. Esto nos libera del gasto de tiempo y esfuerzo en temas que son bien comprendidos, como son los impulsos nerviosos, para poder atender a la modelización de fenómenos que puedan aparentar de una mayor relevancia en la computación neural (que comprende importantes y multidisciplinarias investigaciones en teoría, modelado, computación y estadísticas en neurociencia y sistemas de procesamiento basados en redes neurales).

Los modelos de integración y disparo gozan de un amplio uso en diversos estudios, desde integraciones sinápticas (que es el modo en que nos referimos a la forma en que las neuronas añaden las entradas sinápticas que reciben de otras neuronas limítrofes) por neuronas solas, hasta simulaciones de redes de más de cientos de miles de neuronas donde se han mostrado particularmente válidos. Esto es principalmente por ayudar a vislumbrar propiedades presentes en este tipo de grandes redes neurales y las implicaciones de grandes números de corrientes sinápticas en dichas redes.

En modelos de integración y disparo el estado de la neurona se ve caracterizado por su potencial en la membrana. Esta recibe aportes excitatorios o inhibitorios mediante contribuciones sinápticas de otras neuronas. Cada una de estas contribuciones se ven medidas por sus respectivas fuerzas sinápticas (a más fuerza sináptica mayores corrientes generadas) y son consideradas en el modelo como una inyección de corriente o como un cambio en la conductancia de la membrana. Aquellas basadas en la conductancia de la membrana tienen en cuenta los cambios en las amplitudes de las entradas excitatorias o inhibitorias.

En numerosos modelos neuronales se emplea un estilo multicompartimental (se hacen discretizaciones espaciales de la membrana en zonas con potencial de membrana aproximadamente uniforme). El modelo de integración y disparo es de compartimento único en

el que no se considera la estructura de la neurona asociada a las dendritas. Se consideran pérdidas, debido a que las aportaciones al potencial de membrana decaen con una constante temporal caracterizadora (si abandonamos la consideración de esta pérdida decimos que el modelo es un integrador perfecto).

Como ya se ha mencionado anteriormente cuando el potencial de membrana alcanza un cierto límite (umbral de disparo) se activa el proceso de integración y disparo, tras esto el potencial se restablece y se inactiva brevemente; esto correspondiéndose al período refractario absoluto de la neurona (se inactivan los canales iónicos imposibilitando un nuevo potencial de acción). Los intervalos que se dan entre impulsos nerviosos son identificados como primeros tiempos de golpeo del potencial de membrana por el límite  $V_F$ . El estudio de la distribución del primer tiempo de golpeo es uno de los objetivos del análisis matemático del modelo con aportaciones sinápticas de carácter estocástico, pues de ello es posible deducir otras propiedades del impulso de salida. El modelo es descrito por la dinámica del potencial de membrana,  $V(t)$ ,

$$C_m \frac{dV(t)}{dt} = I_l(t) + I_s(t) + I_i(t) \quad (1.1)$$

donde  $C_m$  es la capacitancia de la membrana,  $I_l$  la corriente de pérdida (la cual es no positiva),  $I_s$  representa a la corriente causada por las aportaciones sinápticas a la neurona e  $I_i$  la corriente inyectada a la neurona.

El primero de los dos modelos de integración y disparo que se estudiarán a continuación se centrará en una ecuación en derivadas parciales del tipo Fokker-Planck que incluirá un término que exprese el comportamiento instantáneo del impulso nervioso. El segundo integra un carácter adaptativo exponencial (aEIF), extensión del modelo anteriormente descrito, en él se añaden nuevos términos a (1.1) para tratar de capturar comportamientos adicionales de la neurona.

Antes de ello, en el capítulo siguiente, vamos a obtener una serie de resultados que serán de interés para la correcta comprensión de un importante teorema del primer modelo.

## CAPÍTULO 2

---

### Resultados previos

---

Dedicamos este capítulo a la introducción de una serie de conceptos que resultarán de utilidad para un mayor entendimiento de futuros resultados. Comenzamos definiendo la delta de Dirac como una *distribución* (concepto que generaliza la noción de función) y obtendremos un resultado que nos permita el aproximarla mediante *funciones suaves* (funciones continuamente diferenciables). Posteriormente, nos centraremos en expresar y detallar, en la medida en que en adelante nos ataña, una versión del lema de Gronwall.

#### 2.1. La delta de Dirac

Para poder aportar una definición rigurosa de la noción de delta de Dirac nos conviene a su vez hablar de un concepto clave para entender su naturaleza. Este concepto es el de distribución, para ello consideremos  $\phi$  una función compleja (o real) en el espacio euclídeo  $\mathbb{R}^n, n \geq 1$ . Recordemos que para una función  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  llamamos soporte de  $f$ ,  $\text{supp}(f)$ , al conjunto  $\overline{\{x \in \mathbb{R}^n : f(x) \neq 0\}}$ . Las funciones suaves en  $\mathbb{R}^n$  con soporte compacto son apodadas *funciones test*; cuyo espacio de funciones se indica  $C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ .

**Definición 2.1** (Distribución). Una distribución en el espacio euclídeo  $\mathbb{R}^n$  es una función compleja (o real) que es lineal y definida en el espacio de funciones test  $C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ . De manera más explícita, se dice que una función  $T : C_c^\infty(\mathbb{R}^n) \rightarrow \mathbb{C}$  es una distribución si cumple:

- i)  $T(\phi_1 + \phi_2) = T(\phi_1) + T(\phi_2)$ , para  $\phi_1, \phi_2 \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ ,
- ii)  $T(\lambda\phi) = \lambda T(\phi)$ , con  $\lambda \in \mathbb{C}$ ,  $\phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ ,
- iii) Para toda sucesión de funciones  $\{\phi_i\}$  ( $i \in \mathbb{N}$ ), con  $\{\phi_i\} \rightarrow \phi$ , se tiene  $T(\phi_i) \rightarrow T(\phi)$ , con  $\phi_i, \phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ .

Notemos que el conjunto de distribuciones, al que podemos denotar  $C_c^\infty(\mathbb{R}^n)^*$ , forma a su vez un espacio lineal, pues observemos se cumple, para cuales sean  $T_1, T_2 \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)^*$ ,  $\lambda \in \mathbb{C}$ ,

$$\begin{aligned}(T_1 + T_2)(\phi) &= T_1(\phi) + T_2(\phi), \\ \lambda T(\phi) &= \lambda(T(\phi)),\end{aligned}$$

para todo  $\phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ . Dada esta bilinealidad, se acostumbra a denotar  $\langle T, \phi \rangle$  en lugar de  $T(\phi)$  por comodidad.

Podemos establecer una dicotomía entre distribuciones reales en el espacio euclídeo  $\mathbb{R}^n$  en función de si, para una distribución  $T$ , existe  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  integrable, de forma que para todo  $\phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$  se cumpla

$$\langle T, \phi \rangle = \int_{\mathbb{R}^n} f(x)\phi(x)dx.$$

En caso afirmativo se dice que la distribución  $T$  es regular, correspondiéndose con  $f$ . En caso contrario, la distribución es llamada singular.

Una delta de Dirac es un tipo de distribución que se halla presente en uno de los modelos que en adelante se explican. Nos disponemos a introducirla y exponer un resultado de futuro interés.

**Definición 2.2** (Delta de Dirac). Sea  $a \in \mathbb{R}^n$ , decimos que una distribución  $\delta_a$  es una delta de Dirac si se verifica, para todo  $f \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ ,

$$\langle \delta_a, f \rangle = \int_{\mathbb{R}^n} \delta_a(x)f(x)dx = \int_{\mathbb{R}^n} \delta_x(a)f(x)dx = f(a).$$

Denotamos como  $\delta$  al caso particular  $\delta_0$ .

$\delta_a$  es una distribución singular, derivada de la distribución escalón de Heaviside como queda razonado en [10]. Es frecuente ver la delta de Dirac como la función definida a trozos

$$\delta_a(x) = \delta(x - a) = \begin{cases} 0, & x \neq a, \\ \infty, & x = a, \end{cases} \quad (2.1)$$

que cumple

$$\int_{\mathbb{R}^n} \delta_a(x)dx = 1.$$

Esto no es más que una imprecisa forma de enfocarla como si fuera una función, que recordemos no es.

La aparición de deltas de Dirac en uno de los modelos de simulación neuronal que serán comentados en este trabajo es lo que motiva el que se explique el concepto, pues serán las que simbolicen el papel de disparo neuronal, cuya instantaneidad podemos ver representada en el enfoque (2.1). Nos disponemos ahora a exponer un resultado que nos permita aproximar tanto como se desee una delta de Dirac mediante funciones suaves. Las herramientas fundamentales serán la convolución y las funciones de pulso, ambas siendo definidas a continuación. La idea se basa en reemplazar la delta de Dirac por un pulso  $\phi$ , continuamente

diferenciable, que para funciones  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  que presenten un comportamiento adecuado nos permita, para  $x \in \mathbb{R}^n$ , obtener una buena aproximación de  $f(x)$  a partir de la integral

$$\int_{\mathbb{R}^n} f(y)\varphi(x-y)dy.$$

Vamos a considerar, para  $k$  no negativo, funciones en  $C_c^k(\mathbb{R}^n)$ . Cada uno de estos espacios de funciones presenta una norma uniforme, que procedemos a definir a continuación.

**Definición 2.3** (Norma uniforme en  $C_c^k$ ). En el espacio  $C_c^0(\mathbb{R}^n)$  de funciones continuas de soporte compacto podemos definir una norma uniforme de la manera siguiente:

$$|\cdot| : C_c^0(\mathbb{R}^n) \rightarrow \mathbb{R}_0^+, \quad |f| = \sup\{|f(x)| : x \in \mathbb{R}^n\}.$$

Sea  $k$  un entero no negativo, la norma uniforme en  $C_c^k(\mathbb{R}^n)$  es

$$|f|_k = \max \begin{cases} |f|, \\ |D_i f|, & i = 1, 2, \dots, n, \\ \vdots \\ |D_{i_1, \dots, i_k} f|, & i_1, \dots, i_k = 1, \dots, n. \end{cases}$$

En particular  $|\cdot|_0 = |\cdot|$ .

Donde ha sido empleada la notación  $D_j$  para hacer referencia al operador derivada parcial respecto de la  $j$ -ésima variable,  $\frac{\partial}{\partial x_j}$ .

Vamos a introducir ahora las *funciones de pulso*, que serán de utilidad para las aproximaciones que buscamos. Para ello, primero consideramos la función  $s : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ ,

$$s(x) = \begin{cases} 0, & x \leq 0, \\ e^{-\frac{1}{x}} & x > 0. \end{cases}$$

$s$  es suave, como se muestra en [11], pero su soporte no es compacto, luego no es función test. Una función de pulso,  $p : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ , sí es función test. La definimos a partir de  $s$  de la forma

$$p(x) = \frac{s(x+1)s(-x+1)}{\int_{\mathbb{R}} s(x+1)s(-x+1)dx} = \frac{s(x+1)s(-x+1)}{\int_{[-1,1]} s(x+1)s(-x+1)dx}.$$

Observamos que  $p$  es suave, con soporte  $[-1, 1]$ , alcanza su máximo en  $x = 0$ , y se halla normalizada de la forma siguiente:

$$\int_{\mathbb{R}} p(x)dx = \int_{\text{supp}(p)} p(x)dx = \int_{[-1,1]} p(x)dx = 1.$$

Para  $a \in \mathbb{R}^+$ , podemos definir  $p_a(x)$  como

$$p_a(x) = \frac{s(x-a+1)s(-x+a+1)}{\int_{[a-1, a+1]} s(x-a+1)s(-x+a+1)dx}.$$

En este caso el soporte es  $[a - 1, a + 1]$ , alcanza su máximo en  $x = a$ , y en particular denotamos  $p(\cdot) = p_0(\cdot)$ .

Describimos el concepto de convolución, como una herramienta que nos permita construir funciones test a partir de funciones  $C_c^0(\mathbb{R}^n)$ , e incluiremos algunos resultados útiles, cuya demostración puede ser encontrada en [11].

**Definición 2.4** (Convolución). Sean  $f \in C_c^0(\mathbb{R}^n)$ ,  $\phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ , la convolución de  $f$  y  $\phi$ ,  $f * \phi : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  se define como

$$(f * \phi)(x) = \int_{\mathbb{R}^n} f(y)\phi(x - y)dy.$$

La peculiaridad de esta función es que para todo  $\phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ , incluso en el caso de que  $f$  no fuera diferenciable en ningún punto,  $f * \phi$  es continuamente diferenciable y mantiene la propiedad de tener soporte compacto.

**Proposición 2.5.** Sea  $f \in C_c^0(\mathbb{R}^n)$ ,  $\phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ , entonces  $f * \phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ , y se cumple

$$D_j(f * \phi) = f * (D_j\phi), \quad j = 1, \dots, n.$$

Si se da el caso  $f \in C_c^k(\mathbb{R}^n)$ , que recordemos es un subespacio de  $C_c^0(\mathbb{R}^n)$ , entonces las derivadas parciales de la convolución se pasan a  $f$  en la expresión integral de la misma forma que sucede con  $\phi$  en la proposición 2.5.

**Proposición 2.6.** Sea  $f \in C_c^k(\mathbb{R}^n)$ ,  $\phi \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ , entonces se cumple

$$D_{j_1, \dots, j_k}(f * \phi) = (D_{j_1, \dots, j_k}f) * \phi, \quad j_1, \dots, j_k = 1, \dots, n.$$

Definimos ahora una secuencia de funciones test cuyas gráficas van estrechando y alargándose conforme esta avanza. Esto es lo que denotamos *test que aproxima la identidad*.

**Definición 2.7** (Test que aproxima la identidad). Un test que aproxima la identidad es una secuencia de funciones test  $\{\phi_m\}$  que cumplen:

- I)  $\phi_m$  es no negativa, i.e.,  $\phi_m : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}_0^+$ .
- II) Cada  $\phi_m$  tiene integral 1 sobre  $\mathbb{R}^n$ .
- III) La sucesión de los soportes de las  $\phi_m$  es decreciente, y se reducen a  $\{0\}$ , i.e.,

$$\bigcap_{m=1}^{\infty} \text{supp}(\phi_m) = \{0\}.$$

Podemos construir un test que aproxime la identidad mediante la función de pulso descrita anteriormente. Para  $m \in \mathbb{N}$ ,  $a = \{a_1, \dots, a_n\} \in \mathbb{R}^n$ , definimos  $\varphi_{a,m} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  como

$$\varphi_{a,m}(x) = m^n p_{ma_1}(mx_1) \dots p_{ma_n}(mx_n)$$

El soporte de  $\varphi_{a,m}$  observamos es  $[\frac{-1}{m} + a_1, \frac{1}{m} + a_1] \times \dots \times [\frac{-1}{m} + a_n, \frac{1}{m} + a_n]$  para cada  $m \in \mathbb{N}$ . El coeficiente  $m^n$  es necesario para satisfacer la condición de normalización de la

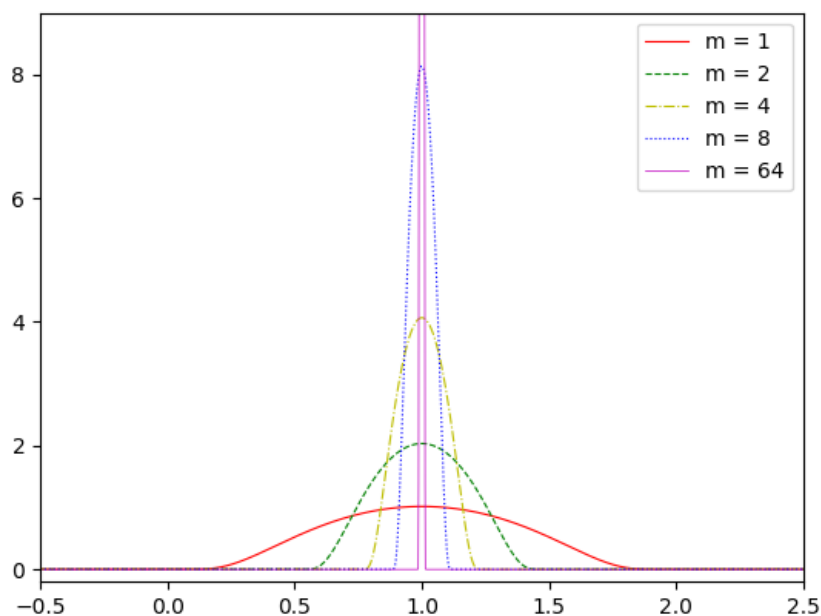


Figura 2.1: Gráfica de las funciones  $\varphi_{1,1}$ ,  $\varphi_{1,2}$ ,  $\varphi_{1,4}$ ,  $\varphi_{1,8}$ ,  $\varphi_{1,64}$ . Podemos observar como se estrecha y alarga la gráfica de la función conforme crece  $m$ .

integral en la definición de test que aproxime la identidad. Se tiene entonces que  $\varphi_m = \varphi_{0,m}$  es un test que aproxima la identidad. En la figura 2.1 aparecen representadas las gráficas de  $\varphi_{1,1}$ ,  $\varphi_{1,2}$ ,  $\varphi_{1,4}$ ,  $\varphi_{1,8}$ ,  $\varphi_{1,64}$ , que nos permiten intuir el motivo de la denominación de función de pulso.

La *identidad* que está siendo aproximada por la secuencia  $\{\varphi_m\}$  es la delta de Dirac denotada  $\delta$ . Recordemos que se trata de una "función" idealizada e inexistente en el sentido de función, que para cada  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  querríamos que tuviera las propiedades

$$\text{supp}(f\delta_a) = \{a\}, \quad (f * \delta)(x) = \int_{y \in \mathbb{R}^n} f(y)\delta(x-y)dy = \int_{y \in \mathbb{R}^n} f(y)\delta_y(x)dy = f(x).$$

Sin embargo, como ya se ha explicado anteriormente, la delta de Dirac es una distribución, que cumple la propiedad integral anterior para  $f \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$ . Se espera que el límite de un test que aproxima la identidad,  $\varphi_m$  presente las propiedades deseadas de la delta de Dirac, i.e.,

$$\lim_{m \rightarrow \infty} (f * \varphi_m) = f, \quad f \in C_c^0(\mathbb{R}^n). \quad (2.2)$$

Como se detalla en [11], con  $m \in \mathbb{N}$ , la convolución por funciones de la forma  $\varphi_m$  se aproxima a la función original suavizando sus picos, siendo esta acotada por los mismos límites que acotan a la función original y presenta un soporte mayor, aunque se reduce al soporte original a medida que  $m$  aumenta.

Finalizamos la sección demostrando en las condiciones anteriores el cumplimiento de las condiciones (2.2). Para ello desarrollamos el siguiente resultado.

**Lema 2.8** (Lema de reducción de conjuntos). *Sea  $\{S_m\}_{m \in \mathbb{N}}$  una secuencia de subconjuntos compactos de  $\mathbb{R}^n$  que cumplen*

$$S_1 \supset S_2 \supset S_3 \supset \dots, \quad \bigcap_{m=1}^{\infty} S_m = \{0\}.$$

Entonces para cada  $\delta > 0$  existe  $m_0 \in \mathbb{N}$  de forma que, con  $m \geq m_0$ ,

$$S_m \subset B(0, \delta).$$

*Demostración.* Consideremos  $\delta > 0$ . Si ningún  $S_m$  se halla contenido en  $B(0, \delta)$  entonces podemos encontrar una sucesión de puntos  $\{x_m\}_{m \in \mathbb{N}}$  de la forma siguiente

$$\begin{aligned} x_1 &\in S_1 \setminus B(0, \delta) \\ x_2 &\in S_2 \setminus B(0, \delta) \\ x_3 &\in S_3 \setminus B(0, \delta) \\ &\vdots \end{aligned}$$

Dado que la  $\{S_m\}$  es decreciente,  $\{x_m\}$  es una sucesión de puntos de  $S_1$ , compacto, por lo que tiene una subsucesión convergente. Teniendo en cuenta  $S_1 \supset S_2 \supset \dots$  podemos asumir que la propia sucesión converge también, pues la subsucesión muestra las mismas condiciones. Denotamos al límite como  $x$ , y notemos que para todo  $m \geq 1$  se tiene  $x \in S_m$ , luego

$$x \in \bigcap_{m \geq 1} S_m = \{0\},$$

por tanto,  $x = 0$ . Esto es una contradicción, puesto que  $x_m \notin B(0, \delta)$ ,  $\forall m \in \mathbb{N}$ . Se obtiene por tanto el resultado.  $\square$

Disponemos ya de la herramienta para demostrar el resultado principal de esta sección.

**Teorema 2.9** (Aproximación de  $C_c^0$  por convoluciones). *Consideremos  $f \in C_c^0(\mathbb{R}^n)$ , y  $\{\phi_m\}_{m \in \mathbb{N}}$  un test que aproxima la identidad. Dado  $\varepsilon > 0$ , existe  $m_0 \in \mathbb{N}$  de forma que, para  $m \in \mathbb{N}$ ,*

$$m \geq m_0 \Rightarrow |f * \phi_m - f| < \varepsilon.$$

*Es decir, la secuencia de convoluciones  $\{f * \phi_m\}$  converge uniformemente a  $f$ .*

*Demostración.* Sea  $\varepsilon > 0$ , dado que el soporte de  $f$  es compacto, se tiene que  $f$  es uniformemente continua en su soporte, y por consiguiente en  $\mathbb{R}^n$ . Existe entonces  $\delta > 0$  de forma que para  $x, y \in \mathbb{R}^n$ ,

$$|y - x| < \delta \Rightarrow |f(y) - f(x)| < \varepsilon.$$

El soporte de las  $\phi_m$  se reduce a  $\{0\}$  por definición, por el lema 2.8 sabemos que existe  $m_0 \in \mathbb{N}$  de forma que para todo  $m \geq m_0$  se tiene

$$\text{supp}(\phi_m) \subset B(0, \delta).$$



Notemos que  $m_0$  sólo depende de  $\delta$ , que a su vez depende únicamente de  $\varepsilon$ .

Para  $x, y \in \mathbb{R}^n$ ,  $m \geq m_0$  se tiene

$$\begin{aligned} y \in x - \text{supp}(\phi_m) &\Rightarrow y \in x - B(0, \delta) = x + B(0, \delta) \Rightarrow |y - x| < \delta \\ &\Rightarrow |f(y) - f(x)| < \varepsilon. \end{aligned}$$

Recordemos que todas las funciones de un test que aproxima la identidad tienen integral 1, podemos por tanto expresar

$$f(x) = f(x) \int_{\mathbb{R}^n} \phi_m(x - y) dy = \int_{\mathbb{R}^n} f(y) \phi_m(x - y) dy, \quad \forall m \in \mathbb{N}.$$

Además,  $\phi_m$  son no negativas, luego

$$|(f * \phi_m)(x) - f(x)| = \left| \int_{\mathbb{R}^n} (f(y) - f(x)) \phi_m(x - y) dy \right| \leq \int_{\mathbb{R}^n} |f(y) - f(x)| \phi_m(x - y) dy.$$

Finalmente, integramos respecto de  $y$  sobre  $x - \text{supp}(\phi_m)$ , pues en otro caso se anula el integrando. Tenemos entonces para todo  $x \in \mathbb{R}^n$ ,  $m \geq m_0$ :

$$|(f * \phi_m)(x) - f(x)| \leq \int_{x - \text{supp}(\phi_m)} |f(y) - f(x)| \phi_m(x - y) dy < \varepsilon \int_{x - \text{supp}(\phi_m)} \phi_m(x - y) dy = \varepsilon.$$

□

**Corolario 2.10** (Aproximación de  $C_c^k$  por convoluciones). *Sea  $k$  un entero positivo, consideremos  $f \in C_c^k(\mathbb{R}^n)$  y  $\{\phi_m\}_{m \in \mathbb{N}}$  un test que aproxima la identidad. Dado  $\varepsilon > 0$ , existe un entero positivo  $m_0$  tal que, para  $m \in \mathbb{N}$  con  $m \geq m_0$ , se tiene*

$$|f * \phi_m - f|_k < \varepsilon,$$

i.e.,  $\{f * \phi_m\}$  converge uniformemente a  $f$ .

*Demostración.* Recordando la proposición 2.6, si  $f \in C_c^1(\mathbb{R}^n)$ , entonces para cada función test, como en este caso  $\phi_m$ , las derivadas parciales de la convolución se pueden expresar

$$D_j(f * \phi_m) = (D_j f) * \phi_m, \quad j = 1, \dots, n.$$

Dado que  $D_j f \in C_c^0(\mathbb{R}^n)$ ,  $\forall j \in \{1, 2, \dots, n\}$ , el teorema 2.9 nos dice que  $\{(D_j f) * \phi_m\}$  converge uniformemente a  $D_j f$ . Repitiendo el argumento para derivadas de órdenes superiores se llega al resultado. □

## 2.2. Desigualdades de Gronwall

Finalizamos este capítulo obteniendo una versión de la desigualdad de Gronwall (o lema de Gronwall) que, junto al resultado anterior sobre aproximaciones por funciones test, nos permitirá probar un interesante resultado sobre existencia de soluciones en el modelo desarrollado en el siguiente capítulo.

T.H. Gronwall demostró en 1919 una muy relevante desigualdad que permite establecer cotas superiores para ciertas clases de funciones. Esta desigualdad, y sus consecuentes, juega un papel importante en la teoría de ecuaciones diferenciales.

**Teorema 2.11** (Gronwall). Sean  $u, \alpha$  y  $\beta$  funciones reales continuas definidas en un intervalo  $I = [a, b] \subset \mathbb{R}$  con  $a < b$  y  $\beta : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}_0^+$ . Supongamos que para  $t \in I$  se verifica

$$u(t) \leq \alpha(t) + \int_a^t \beta(s)u(s)ds.$$

Entonces, para todo  $t \in I$ ,

$$u(t) \leq \alpha(t) + \int_a^t \beta(s)\alpha(s) \exp\left(\int_s^t \beta(r)dr\right) ds. \quad (2.3)$$

El resultado también es válido para  $I = [a, +\infty)$ .

*Demostración.* Consideremos la función  $v(t) := \int_a^t u(s)\beta(s)ds$ ,  $t \in I$ . Claramente  $v(a) = 0$  y además, en virtud del TFC, para  $t \in I$

$$\frac{d}{dt}v(t) = \beta(t)u(t) \leq \beta(t)\left(\alpha(t) + \int_a^t \beta(s)u(s)ds\right) = \beta(t)\alpha(t) + \beta(t)v(t).$$

Multiplicando por  $\exp\left(-\int_a^t \beta(s)ds\right) > 0$ , se obtiene

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}\left(v(t) \exp\left(-\int_a^t \beta(s)ds\right)\right) &= \exp\left(-\int_a^t \beta(s)ds\right) \left[\frac{d}{dt}v(t) - \beta(t)v(t)\right] \\ &\leq \exp\left(-\int_a^t \beta(s)ds\right) [\beta(t)\alpha(t)], \quad \forall t \in I. \end{aligned}$$

Integramos ahora en  $I$  y se extrae

$$\begin{aligned} \int_a^t \left(\frac{d}{ds}\left(v(s) \exp\left(-\int_a^s \beta(r)dr\right)\right)\right) ds &= \left[v(s) \exp\left(-\int_a^s \beta(r)dr\right)\right]_{s=a}^t \\ &\stackrel{v(a)=0}{=} v(t) \exp\left(-\int_a^t \beta(r)dr\right) \\ &\leq \int_a^t \alpha(s)\beta(s) \exp\left(-\int_a^s \beta(r)dr\right) ds. \end{aligned}$$

Finalmente, dado que  $\exp\left(-\int_a^t \beta(s)ds\right) > 0$ , aislamos  $v(t)$  obteniendo

$$\begin{aligned} v(t) &\leq \exp\left(\int_a^t \beta(r)dr\right) \int_a^t \alpha(s)\beta(s) \exp\left(-\int_a^s \beta(r)dr\right) ds \\ &= \int_a^t \alpha(s)\beta(s) \exp\left(\int_a^t \beta(r)dr - \int_a^s \beta(r)dr\right) ds \\ &= \int_a^t \alpha(s)\beta(s) \exp\left(\int_s^t \beta(r)dr\right) ds, \quad \forall t \in I. \end{aligned}$$

El resultado queda probado dado que  $u(t) \leq \alpha(t) + v(t)$ , para  $t \in I$ . □

**Corolario 2.12.** En las condiciones del teorema 2.11, con además  $\alpha$  diferenciable en  $I$ , se tiene

$$u(t) \leq \alpha(a) \exp\left(\int_a^t \beta(s)ds\right) + \int_a^t \exp\left(\int_s^t \beta(r)dr\right) \alpha'(s)ds, \quad t \in I.$$

En particular, si  $\alpha$  es constante se tiene, para todo  $t \in I$ ,

$$u(t) \leq \alpha \exp\left(\int_a^t \beta(s) ds\right).$$

*Demostración.* Aplicando integración por partes, podemos apreciar,  $\forall t \in I$ ,

$$\begin{aligned} \int_a^t \alpha(s) \frac{d}{ds} \left( \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) \right) ds &= \left[ \alpha(s) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) \right]_{s=a}^t - \int_a^t \frac{d}{ds}(\alpha(s)) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) ds \\ &= \alpha(t) - \alpha(a) \exp\left(\int_a^t \beta(r) dr\right) - \int_a^t \frac{d}{ds}(\alpha(s)) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) ds. \end{aligned}$$

Notemos que por el TFC se tiene

$$\int_a^t \alpha(s) \frac{d}{ds} \left( \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) \right) ds = - \int_a^t \alpha(s) \beta(s) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) ds.$$

Por tanto, para  $t \in I$ ,

$$\begin{aligned} - \int_a^t \alpha(s) \beta(s) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) ds &= \\ \alpha(t) - \alpha(a) \exp\left(\int_a^t \beta(r) dr\right) - \int_a^t \frac{d}{ds}(\alpha(s)) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) ds, \end{aligned}$$

luego

$$\begin{aligned} \alpha(t) + \int_a^t \alpha(s) \beta(s) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) ds &= \\ \alpha(a) \exp\left(\int_a^t \beta(r) dr\right) + \int_a^t \frac{d}{ds}(\alpha(s)) \exp\left(\int_s^t \beta(r) dr\right) ds. \end{aligned} \tag{2.4}$$

Considerando las ecuaciones (2.3) y (2.4) se obtiene el resultado.  $\square$

Finalmente, exponemos una versión diferencial de la desigualdad como consecuencia del corolario 2.12.

**Corolario 2.13** (Forma diferencial de la desigualdad de Gronwall). *Sea  $I$  un intervalo real de la forma  $[a, b)$ , con  $a < b \leq +\infty$ . Consideremos  $u$  y  $\beta$  funciones reales continuas definidas en  $I$ , con  $\beta : I \rightarrow \mathbb{R}_0^+$ . Si  $u$  es derivable en  $\overset{\circ}{I}$  y se verifica,  $\forall t \in \overset{\circ}{I}$ ,*

$$u'(t) \leq \beta(t)u(t), \tag{2.5}$$

entonces se cumple la desigualdad

$$u(t) \leq u(a) \exp\left(\int_a^t \beta(s) ds\right), \quad \forall t \in I.$$

*Demostración.* Integramos (2.5) en  $[a, t] \subset [a, b)$ . Dado que la integración preserva órdenes, se cumple

$$\int_a^t u'(s) ds \leq \int_a^t \beta(s)u(s) ds.$$

Aplicando el TFC, se sigue

$$\begin{aligned}\int_a^t u'(s)ds &= u(t) - u(a) \leq \int_a^t \beta(s)u(s)ds \\ \Rightarrow u(t) &\leq u(a) + \int_a^t \beta(s)u(s)ds, \forall t \in I.\end{aligned}$$

Podemos observar que se reúnen las condiciones del corolario 2.12, con  $\alpha(t) = u(a)$ . Dicho resultado afirma que se verifica

$$u(t) \leq u(a) \exp\left(\int_a^t \beta(s)ds\right), \forall t \in I,$$

finalizando la demostración. □

Notemos, que en todos los resultados de esta sección sólo se ha explicitado acerca de la no negatividad de la función  $\beta$ . Esto nos permite justificar la veracidad de los resultados considerando la desigualdad inversa, pues basta tomar en el teorema 2.11 las funciones opuestas de  $u$  y  $\alpha$ .

## CAPÍTULO 3

---

### Modelo NNLIF

---

El modelo de integración y disparo con pérdida y ruido (NNLIF) es uno de los modelos neuronales clásicos que explican las dinámicas de grupos de neuronas en redes neuronales del tipo excitatoria-inhedorias. El comportamiento dinámico del entramado de neuronas queda expresado en una ecuación diferencial estocástica de la evolución en tiempo del potencial medio de la membrana de una neurona representativa de la red,  $V(t)$ . En ausencia de interacciones las neuronas tienden a un potencial de reposo al que llamamos  $V_L$ . Las interacciones de una neurona con la red vienen presentadas por una corriente sináptica  $I(t)$ . De esta forma se obtiene una ecuación genérica de los modelos de integración y disparo:

$$C \frac{dV}{dt} = -g_L (V - V_L) + I(t) \quad (3.1)$$

Con  $C$  la capacitancia de la membrana y  $g_L$  la conductancia de pérdida. Estas suelen ser tomadas constantes, de forma que a  $\tau_m = g_L/C \approx 2\text{ms}$  se le denomina el tiempo usual de relajación hacia el potencial de reposo  $V_L$  ( $\approx -70\text{mV}$ ).

En este modelo, la corriente sináptica  $I(t)$  que aparece en (3.1) sigue un proceso estocástico de la forma

$$I(t) = J_E \sum_{i=1}^{C_E} \sum_j \delta(t - t_{E_j}^i) - J_I \sum_{i=1}^{C_I} \sum_j \delta(t - t_{I_j}^i). \quad (3.2)$$

Donde  $J_E$  y  $J_I$  representan las fuerzas sinápticas,  $C_E$  y  $C_I$  el número total de neuronas presinápticas y  $t_{E_j}^i$  y  $t_{I_j}^i$  los tiempos en los que sucede el  $j$ -ésimo disparo procedente de la  $i$ -ésima neurona presináptica, todo ello para neuronas excitatorias e inhedorias respectivamente. Aparece también, simbolizando la instantaneidad de los disparos, una delta de Dirac, que recordemos se trata de una distribución o función generalizada definida en  $\mathbb{R}$ .

El carácter estocástico es aportado por los tiempos de disparo que aparecen en (3.2). Ahondando más en ello, cada neurona dispara siguiendo procesos de Poisson estacionarios,

independientes entre neuronas, con probabilidad constante de emitir un disparo por unidad de tiempo  $\nu$ . Teniendo en cuenta lo anterior, el valor medio de la corriente queda como  $\mu_C = b\nu$ , donde  $b = C_E J_E - C_I J_I$ , y su varianza es dada por  $\sigma_C^2 = \nu (C_E J_E^2 + C_I J_I^2)$ . De obtener  $b > 0$  decimos que la red es de media excitatoria, siendo respectivamente de media inhibitoria para  $b < 0$ .

En ocasiones, a fin de evitar el proceso de Poisson anteriormente mencionado, ha sido empleada una aproximación de la expresión de la corriente sináptica, empleando un proceso de Ornstein-Uhlenbeck continuo en tiempo con las anteriores media y varianza ( $\mu_C$  y  $\sigma_C^2$ ) de la forma

$$I(t)dt \approx \mu_C dt + \sigma_C dB_t, \quad (3.3)$$

con  $B_t$  el movimiento Browniano estándar.

En este modelo las neuronas disparan únicamente cuando su voltaje alcanza un límite  $V_F \approx -50\text{mV}$ ; tras lo cual se produce una descarga de las mismas, liberando el impulso nervioso sobre la red. Tras esto se asume que el voltaje se reduce instantáneamente a un potencial  $V_R \approx -60\text{mV}$ .

Escogiendo en (3.1) las unidades de tiempo y voltaje de forma que  $C = g_L = 1$ , y considerando la aproximación de la corriente eléctrica en (3.3), tenemos la expresión de la evolución del potencial siguiente:

$$dV = (-V + V_L + \mu_C) dt + \sigma_C dB_t \quad (3.4)$$

Donde  $V \leq V_F$  y se incluye el proceso de salto por el cual  $V(t_0^+) = V_R$  para  $t_0$  el tiempo en el cual el potencial alcanza el límite  $V(t_0^-) = V_F$  (con  $V_L < V_R < V_F$ ). Nos falta la especificación de la media de disparo  $\nu$ , la cual ha de poder ser extraída de las interacciones en la red neuronal y de estímulos externos de manera consistente. Por ello, se toma como  $\nu = \nu_{ext} + N(t)$ , con  $N(t)$  la tasa media de disparos de la red neuronal y  $\nu_{ext}$  la frecuencia de corriente inyectada.

Podemos escribir una ecuación en derivadas parciales para la densidad de probabilidad de encontrar neuronas con potencial de membrana,  $v \in (-\infty, V_F]$ , en el tiempo  $t \geq 0$ , denotada como  $p(v, t) \geq 0$ . Mediante la aplicación de la regla de Ito se obtiene la ecuación de Fokker-Planck:

$$\frac{\partial p}{\partial t}(v, t) + \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p(v, t)] - a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t) = \delta(v - V_R)N(t). \quad (3.5)$$

Con  $h(v, N(t)) = -v + V_L + \mu_C$  y  $a(N) = \sigma_C^2/2$ . El incremento que aporta el término de la derecha de la ecuación representa a las neuronas que en tiempo  $t \geq 0$  han disparado, tras lo cual sus voltajes han retornado a  $V_R$ . Dada la instantaneidad con la que las neuronas descargan hacia  $V_R$ , se incluyen las condiciones de frontera de Dirichlet siguientes:

$$p(V_F, t) = p(-\infty, t) = 0, \quad p(v, 0) = p^0(v). \quad (3.6)$$

Dado que la ecuación (3.5) habría de representar la evolución de una densidad de probabilidad, se requiere del cumplimiento de

$$\int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) dv = \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv = 1, \quad \forall t \in (-\infty, V_F].$$

Esta conservación ha de poder extraerse de la integración de (3.5) y el empleo de las condiciones de contorno en (3.6). De esta forma se obtiene lo siguiente:

**Proposición 3.1** (Condición para la conservación de la masa). *Bajo las consideraciones de (3.5) y (3.6), la propiedad de conservación de la masa de las soluciones suaves de la ecuación,  $p(v, t)$ , es equivalente a la caracterización de la tasa media de disparo,  $N(t)$ , de la siguiente forma:*

$$N(t) = -a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t), \quad \forall t \geq 0. \quad (3.7)$$

*Demostración.* Consideramos  $p(v, t)$  una solución de (3.5 - 3.6), se sigue

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) dv &\stackrel{(i)}{=} \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p}{\partial t}(v, t) dv \\ &\stackrel{(ii)}{=} \int_{-\infty}^{V_F} -\frac{\partial}{\partial v} (h(v, N(t))p(v, t)) + a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t) + \delta(v - V_R)N(t) dv \\ &= \int_{-\infty}^{V_F} -\frac{\partial}{\partial v} (h(v, N(t))p(v, t)) dv + \int_{-\infty}^{V_F} a(N(t)) \frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t) dv + N(t) \int_{-\infty}^{V_F} \delta(v - V_R) dv \\ &\stackrel{(iii)}{=} -[h(v, N(t))p(v, t)]_{v=-\infty}^{V_F} + a(N(t)) \left[ \frac{\partial p}{\partial v}(v, t) \right]_{v=-\infty}^{V_F} + N(t) \\ &\stackrel{(iv)}{=} a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t) + N(t). \end{aligned}$$

Donde en (i) se ha empleado el teorema de derivación de integrales paramétricas, en (ii) se ha empleado (3.5), en (iii) la definición de delta (definición 2.2) y en (iv) las condiciones de contorno (3.6).

Dado que para que se dé la conservación de la masa se requiere la igualdad con 0, de lo anterior se obtiene

$$N(t) = -a(N(t)) \frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t).$$

□

Conviene resaltar la no negatividad de  $N(t)$ , pues  $p(v, t) \geq 0$  en  $(-\infty, V_F]$  de forma que  $\frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t) \leq 0$ , quedando positivo el término de la derecha. Esto exige de limitaciones en el crecimiento de la función  $N \mapsto a(N)$ , a fin de que exista una única solución de la ecuación implícita (3.7).

Finalmente, elegimos una nueva variable de voltaje haciendo una traslación por el factor  $V_L + bv_{ext}$ , manteniendo la notación para el resto de variables de potencial envueltas. Con esta nueva variable, los coeficientes de difusión y transporte quedan de la forma

$$h(v, N(t)) = -v + bN(t), \quad a(N(t)) = a_0 + a_1 N. \quad (3.8)$$

Donde  $b > 0$ ,  $b < 0$  para casos de redes excitatorias e inhibitorias respectivamente,  $a_0 > 0$  y  $a_1 \geq 0$ .

### 3.1. Estimaciones de soluciones débiles

Abordamos el problema (3.5 - 3.8), para lo cual comenzamos definiendo el concepto de solución. Precisamos de formulación débil debido a la presencia de la función delta en (3.5). Procedemos entonces multiplicando a ambos lados de la ecuación (3.5) por una función test perteneciente a un espacio de funciones que en adelante se comentará. A priori diremos que es un espacio de funciones definidas en  $(-\infty, V_F] \times [0, T]$ , con  $T > 0$ . Espacio que ha de asegurar la integrabilidad y derivabilidad cuando necesario. Podemos suponer por el momento la hipótesis de suavidad para las funciones test que se considerarán para la definición de solución débil,  $\phi \in C^\infty((-\infty, V_F] \times [0, T])$ . De esta forma tenemos

$$\begin{aligned} & \frac{\partial p}{\partial t}(v, t) + \frac{\partial}{\partial v}[h(v, N(t))p(v, t)] - a(N(t))\frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t) = \delta(v - V_R)N(t) \\ \Rightarrow & \left( \frac{\partial p}{\partial t}(v, t) + \frac{\partial}{\partial v}[h(v, N(t))p(v, t)] - a(N(t))\frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t) \right) \phi(v, t) = \delta(v - V_R)N(t)\phi(v, t) \\ \Rightarrow & \int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T \left( \frac{\partial p}{\partial t}(v, t) + \frac{\partial}{\partial v}[h(v, N(t))p(v, t)] - a(N(t))\frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t) \right) \phi(v, t) dt dv \\ = & \int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T \delta(v - V_R)N(t)\phi(v, t) dt dv. \end{aligned}$$

Desarrollaremos ahora cada uno de los sumandos del miembro de la izquierda así como el de la derecha. Aplicaremos fórmula de integración por partes asumiendo la integrabilidad en todo momento, y finalmente restringiremos el espacio de la solución  $p$  de forma que habremos obtenido una solución débil del problema original. Término a término se sigue:

(i) Aplicamos Fubini y procedemos aplicando la fórmula de integración por partes.

$$\begin{aligned} & \int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T a(N(t))\frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t)\phi(v, t) dt dv = \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} a(N(t))\frac{\partial^2 p}{\partial v^2}(v, t)\phi(v, t) dv dt \\ & = \int_0^T a(N(t))\left[\frac{\partial p}{\partial v}(v, t)\phi(v, t)\right]_{v=-\infty}^{V_F} dt - \int_0^T a(N(t)) \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial p}{\partial v}(v, t)\frac{\partial \phi}{\partial v}(v, t) dv dt \\ & \stackrel{(a_I)}{=} \int_0^T \phi(V_F, t)a(N(t))\frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t) dt - \int_0^T a(N(t))\left[p(v, t)\frac{\partial \phi}{\partial v}(v, t)\right]_{v=-\infty}^{V_F} dt \\ & + \int_0^T a(N(t)) \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t)\frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}(v, t) dv dt \\ & \stackrel{(b_I)}{=} - \int_0^T N(t)\phi(V_F, t) dt + \int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T a(N(t))p(v, t)\frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}(v, t) dt dv. \end{aligned}$$

Donde en  $a_I$  se ha vuelto a aplicar la fórmula de integración por partes y en  $b_I$  se ha empleado la caracterización de  $N(t)$  obtenida en (3.7) así como las condiciones de contorno en (3.6). Notemos, para que los últimos términos tengan sentido basta tener  $N \in L^1_{loc,+}(\mathbb{R}^+)$  al igual que  $p \in L^1_+((-\infty, V_F))$ ,  $\frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}, p \in L^\infty((-\infty, V_F] \times (0, T))$ .



(ii) Aplicamos Fubini y repetimos el procedimiento anterior obteniendo

$$\begin{aligned} \int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p(v, t)]\phi(v, t) dt dv &= \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} \frac{\partial}{\partial v} [h(v, N(t))p(v, t)]\phi(v, t) dv dt \\ &= \int_0^T [h(v, N(t))p(v, t)\phi(v, t)]_{v=-\infty}^{V_F} dt - \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} h(v, N(t))p(v, t) \frac{\partial \phi}{\partial v}(v, t) dv dt \\ &\stackrel{(a_{II})}{=} - \int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T h(v, N(t))p(v, t) \frac{\partial \phi}{\partial v}(v, t) dt dv. \end{aligned}$$

Notemos se ha empleado en el paso  $a_{II}$  las condiciones de contorno (3.6), y reparemos en la necesidad de imponer  $v \frac{\partial \phi}{\partial v} \in L^\infty((-\infty, V_F) \times (0, T))$  de forma que haya integrabilidad bajo las hipótesis de (3.8).

(iii) Aplicando integración por partes, obtenemos

$$\int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T \frac{\partial p}{\partial t}(v, t)\phi(v, t) dt dv = \int_{-\infty}^{V_F} [p(v, t)\phi(v, t)]_{t=0}^T dv - \int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T p(v, t) \frac{\partial \phi}{\partial t}(v, t) dt dv.$$

(iv) Desarrollamos el miembro de la derecha haciendo uso de la definición 2.2:

$$\int_{-\infty}^{V_F} \int_0^T \delta(v - V_R)N(t)\phi(v, t) dt dv = \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} \delta(v - V_R)N(t)\phi(v, t) dv dt = \int_0^T N(t)\phi(V_R, t) dt.$$

Aplicando cada uno de estos desarrollos y tomando en consideración las condiciones sobre las funciones  $\phi$ ,  $N$  y  $p$  anteriormente explicadas, el concepto de solución débil para (3.5 - 3.8) queda detallado.

**Definición 3.2.** Diremos que una pareja de funciones no negativas  $(p, N)$  con  $p \in L^\infty(\mathbb{R}^+; L_+^1(-\infty, V_F))$ ,  $N \in L_{loc,+}^1(\mathbb{R}^+)$  es solución débil de (3.5 - 3.8) si para cada función test de la forma  $\phi \in C^\infty((-\infty, V_F] \times [0, T])$  con  $\frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2}, v \frac{\partial \phi}{\partial v} \in L^\infty((-\infty, V_F) \times (0, T))$  se tiene

$$\begin{aligned} \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) \left[ -\frac{\partial \phi}{\partial t} - \frac{\partial \phi}{\partial v} h(v, N(t)) - a(N(t)) \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \right] dv dt \\ = \int_0^T N(t) [\phi(V_R, t) - \phi(V_F, t)] dt + \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v)\phi(v, 0) - p(v, T)\phi(v, T) dv. \end{aligned} \tag{3.9}$$

Clarificamos que el espacio de funciones  $L^\infty(\mathbb{R}^+; L_+^1(-\infty, V_F))$  es el de las funciones esencialmente acotadas en  $(-\infty, V_F) \times \mathbb{R}^+$ , que además cumplen que fijado  $t \in \mathbb{R}^+$  la función  $v \mapsto p(v, t)$  pertenece a  $L_+^1(-\infty, V_F)$ .

## 3.2. Explosión de soluciones débiles

Presentamos a continuación un importante resultado que nos veda, en el caso de redes neuronales de media excitatoria, de soluciones débiles globales en tiempo de (3.5 - 3.7) en general. Para ello vamos a desarrollar antes una caracterización de la definición 3.2 en la que consideramos funciones test en variables separadas,  $\psi(t)\varphi(v)$ .

Simplificamos notación de forma que  $N = N(t)$ ,  $\varphi = \varphi(v)$ ,  $\psi = \psi(t)$ . La ecuación (3.9) queda

$$\begin{aligned} \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) (-\psi' \varphi - \psi \varphi' h(v,N) - a(N) \varphi'') dv dt &= \\ &= \int_0^T N [\varphi(V_R) - \varphi(V_F)] \psi dt + \psi(0) \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) \varphi dv - \psi(T) \int_{-\infty}^{V_F} p(v,T) \varphi dv. \end{aligned}$$

Analizamos cada uno de los términos transformándolos como sigue:

(i) Aplicando integración por partes,

$$\begin{aligned} - \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \psi' \varphi dv dt &= - \int_0^T \psi' \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \varphi dv dt \\ &= - \left[ \psi(t) \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \varphi dv \right]_{t=0}^T + \int_0^T \psi \left( \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \varphi dv \right) dt \\ &= \psi(0) \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) \varphi dv - \psi(T) \int_{-\infty}^{V_F} p(v,T) \varphi dv + \int_0^T \psi \left( \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \varphi dv \right) dt. \end{aligned}$$

(ii)

$$- \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \psi \varphi' h(v,N) dv dt = - \int_0^T \psi \left( \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \varphi' h(v,N) dv \right) dt.$$

(iii)

$$- \int_0^T \int_{-\infty}^{V_F} a(N) p(v,t) \psi \varphi'' dv dt = - \int_0^T \psi \left( \int_{-\infty}^{V_F} a(N) p(v,t) \varphi'' dv \right) dt.$$

(iv)

$$\int_0^T N [\varphi(V_R) - \varphi(V_F)] \psi dt = \int_0^T \psi (N [\varphi(V_R) - \varphi(V_F)]) dt.$$

Empleándose estas identidades y agrupando los miembros se obtiene

$$\int_0^T \psi \left( \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \varphi dv \right) dt = \int_0^T \psi \left( \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) [\varphi' h(v,N) + a(N) \varphi''] dv + N [\varphi(V_R) - \varphi(V_F)] \right) dt,$$

deduciéndose claramente para todo  $t \in [0, T]$ ,

$$\frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) \varphi dv = \int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) [\varphi' h(v,N) + a(N) \varphi''] dv + N [\varphi(V_R) - \varphi(V_F)]. \quad (3.10)$$

Notemos que realizando el procedimiento inverso volvemos de forma sencilla a (3.9). Por consiguiente dicha ecuación ha quedado caracterizada para el caso  $\phi(v,t) = \psi(t)\varphi(v)$ , con  $\phi \in C^\infty((-\infty, V_F] \times [0, T])$  y  $v \frac{\partial \phi}{\partial v}, \frac{\partial^2 \phi}{\partial v^2} \in L^\infty((-\infty, V_F])$ . Observamos además que para  $\varphi = 1$  obtenemos de (3.10) la propiedad de conservación de la masa,

$$\int_{-\infty}^{V_F} p(v,t) dv = \int_{-\infty}^{V_F} p^0(v) dv = 1.$$

Procedemos a exponer y demostrar el resultado principal. Se considerarán hipótesis algo menos estrictas que (3.8), pero que también permiten el elaborar una definición de solución débil análoga a la de la definición 3.2.

**Teorema 3.3** (Explosión). Consideremos que los coeficientes de difusión y transporte cumplan

$$h(v, N(t)) \geq -v + bN(t) \quad y \quad a(N(t)) \geq a_m > 0, \quad (3.11)$$

para todo  $-\infty < v < V_F$  y  $N(t) \geq 0$ , y supongamos además una red de media excitatoria de forma que  $b > 0$ . Si los datos iniciales se hallan lo suficientemente concentrados alrededor de  $v = V_F$ , en el sentido en que

$$\int_{-\infty}^{V_F} e^{\mu v} p^0(v) dv$$

sea lo suficientemente grande con  $\mu > \max\left\{\frac{1}{b}, \frac{V_F}{a_m}\right\}$ , entonces no hay soluciones débiles globales en tiempo para (3.5 - 3.7).

*Demostración.* Escogemos como función test  $\varphi(v) = e^{\mu v}$ , con  $\mu > 0$ , y definimos

$$\lambda = \frac{\varphi(V_F) - \varphi(V_R)}{b\mu} > 0.$$

Haciendo uso de (3.10) para  $p$  una solución débil global en tiempo se tiene

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{V_F} \varphi(v) p(v, t) dv &\stackrel{(*)}{\geq} \int_{-\infty}^{V_F} \varphi'(v) (bN(t) - v) p(v, t) dv + \int_{-\infty}^{V_F} a_m \varphi''(v) p(v, t) dv + N(t) [\varphi(V_R) - \varphi(V_F)] \\ &= \mu \int_{-\infty}^{V_F} \varphi(v) (bN(t) - v) p(v, t) dv + \mu^2 a_m \int_{-\infty}^{V_F} \varphi(v) p(v, t) dv - \lambda b\mu N(t) \\ &\stackrel{(**)}{\geq} \mu [bN(t) + \mu a_m - V_F] \int_{-\infty}^{V_F} \varphi(v) p(v, t) dv - \lambda \mu b N(t), \end{aligned} \quad (3.12)$$

donde en (\*) se ha usado (3.10 - 3.11) y en (\*\*) el que  $v \in (-\infty, V_F)$ . Siguiendo las instrucciones de las hipótesis, tomamos  $\mu$  lo suficientemente grande de forma que  $\mu a_m - V_F > 0$ . Denotando

$$M_\mu(t) = \int_{-\infty}^{V_F} \varphi(v) p(v, t) dv,$$

que vemos satisface, por (3.12),

$$\frac{d}{dt} M_\mu(t) \geq b\mu N(t) [M_\mu(t) - \lambda], \quad t > 0.$$

Si suponemos inicialmente  $M_\mu(0) \geq \lambda$ , considerando  $G_\mu(t) := M_\mu(t) - \lambda$ , que para todo  $t > 0$  cumple

$$\frac{d}{dt} G_\mu(t) = \frac{d}{dt} M_\mu(t) \geq b\mu N(t) [M_\mu(t) - \lambda] = b\mu N(t) G_\mu(t),$$

podemos aplicar la forma diferencial de la desigualdad de Gronwall dada por el corolario 2.13. Se obtiene

$$M_\mu(t) - \lambda = G_\mu(t) \geq e^{b\mu \int_0^t N(s) ds} G_\mu(0) \geq G_\mu(0) = M_\mu(0) - \lambda,$$

por lo que  $M_\mu(t) \geq \lambda, \forall t \geq 0$ . Aplicando este resultado a (3.12), encontramos que

$$\frac{d}{dt} M_\mu(t) \geq \mu [bN(t) + \mu a_m - V_F] M_\mu(t) - \lambda \mu b N(t) \geq \mu [\mu a_m - V_F] M_\mu(t).$$

Aplicando nuevamente el corolario 2.13, obtenemos, para todo  $t \geq 0$ ,

$$M_\mu(t) \geq e^{\mu[\mu a_m - V_F]t} M_\mu(0).$$

Por otro lado, dado que  $\mu > 0$ , se tiene que  $\varphi(v) = e^{\mu v}$  es creciente, luego

$$M_\mu(t) = \int_{-\infty}^{V_F} \varphi(v) p(v, t) dv \leq \varphi(V_F) \int_{-\infty}^{V_F} p(v, t) dv = \varphi(V_F) = e^{\mu V_F}, \quad \forall t \geq 0,$$

llegando a contradicción.

Finalmente, queda comprobar que la existencia de datos iniciales que se hallen lo *suficientemente concentrados* en torno a  $V_F$ , de forma que  $M_\mu(0) \geq \lambda$  y  $\mu a_m > V_F$ , sea posible. Una concentración ideal en  $V_F$  vendría dada mediante  $p^0(v) = \delta_{V_F}(v)$ , lo cual es imposible dada la naturaleza de  $\delta_{V_F}$ . Sin embargo, por el resultado 2.10 sobre aproximaciones de funciones diferenciables mediante convoluciones, podemos encontrar funciones  $\varrho_m \in C_c^\infty(\mathbb{R}^n)$  que se aproximen tanto como se desee en comportamiento a  $\delta_{V_F}$ , de forma que cumplan

$$M_\mu(0) = \int_{-\infty}^{V_F} \varphi(v) \varrho_m(v) dv \approx \varphi(V_F) = e^{\mu V_F}.$$

Buscamos ahora el cumplimiento de las condiciones

$$M_\mu(0) \approx e^{\mu V_F} \geq \lambda = \frac{e^{\mu V_F} - e^{\mu V_R}}{b\mu},$$

$$\mu a_m > V_F.$$

La primera puede ser expresada equivalentemente de la siguiente forma:

$$\mu \geq \frac{e^{\mu V_F} - e^{\mu V_R}}{b e^{\mu V_F}} = \frac{1 - e^{\mu(V_R - V_F)}}{b},$$

y notemos, dado que el término  $e^{\mu(V_R - V_F)} < 1$ , que podemos tomar

$$\mu > \frac{1}{b} > \frac{1 - e^{\mu(V_R - V_F)}}{b}.$$

De la segunda condición, es inmediato que tomamos

$$\mu > \frac{V_F}{a_m}.$$

Obtenemos entonces que las condiciones se satisfacen en ambos casos tomando  $\mu > \max\left\{\frac{1}{b}, \frac{V_F}{a_m}\right\}$ , de forma que el conjunto de datos iniciales que cumplen las hipótesis no es vacío.  $\square$

Destacamos que el teorema indica la no existencia de soluciones más allá de un cierto tiempo finito, pero no explica la naturaleza del fenómeno. En el Capítulo 5 observaremos numéricamente casos en los que concentrar la distribución inicial en torno a  $V_F$  nos lleva a la explosión en tiempo finito de  $N(t)$ .

## CAPÍTULO 4

---

### Modelo aEIF

---

En este capítulo se desarrollará el modelo denotado en [3] como adaptativo-exponencial de integración y disparo (aEIF). En él, se combinarán componentes nuevas al modelo estándar de integración y disparo, que explicarán comportamientos adicionales de la actividad neuronal. Tras la obtención del modelo completo se irán comparando resultados con otro de referencia. Comentaremos brevemente algunos detalles del mismo haciendo un repaso a la metodología de obtención del modelo.

El modelo de referencia es un modelo de compartimento único de una célula piramidal regular con corrientes dependientes del voltaje  $I_M$ ,  $I_{Na}$  e  $I_K$  con los valores paramétricos empleados en [6]. El modelo consta de 5 ecuaciones diferenciales en las que se presenta 31 parámetros independientes; este incluye adaptación y conductancias relacionadas con los disparos. La actividad sináptica en vivo es modelada por dos conductancias sinápticas, una excitatoria y otra inhibitoria, que son descritas por procesos de Ornstein-Uhlenbeck. Se realizaron 15 estimaciones de 20s de duración 2 veces cada una, esto es debido a que la primera vez se usaba para la estimación de parámetros mientras que la segunda tenía como finalidad la evaluación del modelo obtenido. Los parámetros empleados en cada una de las simulaciones se hayan categorizados en función de la comparación entre el nivel de conductancia total (Suma de las conductancias sináptica y de pérdida) y el de pérdida en HC, MC, LC correspondiéndose a razones de 5:1, 3:1 y 2:1 respectivamente; de las 15 estimaciones hay presentes 5 de cada uno de estos tipos. El modelo mencionado fue simulado mediante el software NEURON.

## 4.1. Componentes del modelo

Para la introducción del modelo de este capítulo consideramos primero un modelo de integración y disparo con una variable adaptativa, esto es, un término variable añadido que recogerá comportamientos adicionales de la neurona. Tenemos la ecuación

$$C \frac{dV}{dt} = f(V) - w + I \quad (4.1)$$

donde  $C$  es la capacitancia de la membrana,  $f(V)$  es una función que recoge propiedades pasivas y el mecanismo de disparo,  $I$  es la corriente sináptica y  $w$  es la variable adaptativa. Se tomará por  $f(V)$  una combinación de funciones lineal y exponencial,

$$f(V) = -g_L(V - V_L) + g_L \Delta_T \exp\left(\frac{V - V_T}{\Delta_T}\right), \quad (4.2)$$

donde  $g_L$  es la conductancia de pérdida,  $V_L$  es el potencial de reposo,  $\Delta_T$  es el *factor de inclinación* (del que radica la brusquedad del umbral de disparo), y  $V_T$  es el potencial límite (o umbral). En el modelo en desarrollo se considera que se generan disparos cuando el voltaje alcanza un límite de 20mV (el valor exacto no es indispensable dada su volatilidad). Una vez se ha realizado un disparo se produce un restablecimiento de potencial, retornando el potencial a un valor que es el que hemos denotado por  $V_L$ .

La corriente de adaptación  $w$  sigue

$$\tau_w \frac{dw}{dt} = a(V - V_L) - w \quad (4.3)$$

con  $\tau_w$  una constante temporal y  $a$  representa el nivel de adaptación pre-umbral. En el momento de cada disparo,  $w$  aumenta una cantidad  $b$ , que aporta adaptación en el accionamiento del disparo. El aumento en esta cantidad ha mostrado poder ser afinado de forma que reproduzca todas las clases principales de neuronas definidas electrofisiológicamente in vitro.

### Obtención de los parámetros del modelo

Los valores de los parámetros que componen las fórmulas del modelo se obtienen de datos generados por el modelo de referencia mediante la inyección de pulsos y rampas de corriente, y de la inyección de conductancia aleatoria. Comparando los datos obtenidos con los del modelo aEIF (dependiente de los parámetros a obtener) se irán afinando los parámetros.

Las propiedades pasivas de la membrana ( $C, g_L, V_L$ ) se extraen de hacer un ajuste exponencial a la respuesta del modelo detallado a un impulso eléctrico de 0.1 nA durante 100ms. Para la determinación del parámetro  $a$  fijemos  $V$ , observamos de (4.3) que  $w$  tiende entonces a  $a(V - V_L)$ . Tomando valores de  $V$  suficientemente alejados del umbral de forma

que despreciemos el término exponencial en (4.2), podemos integrar estos dos resultados en (4.1), de donde se obtiene que el voltaje y la corriente siguen la relación lineal

$$I = (g_L + a)(V - V_L).$$

El valor de  $a$  es obtenido mediante la inyección de una lenta rampa de corriente (0.01nA/s) para la estimación de la relación I-V entre el rango -70 y -53mV, que cubre los niveles de polarización mas frecuentes observados en estimulaciones de neuronas. La curva obtenida se muestra prácticamente lineal en el rango aportado (al aumentar el rango comienzan a observarse inflexiones).  $a$  es obtenido de la pendiente del mejor ajuste lineal a la curva anteriormente detallada (esto una vez extraído el valor de  $g_L$  de las propiedades pasivas mencionado anteriormente).

Para la determinación del valor  $b$  y  $\tau_w$  se despolariza el potencial de membrana mediante una inyección de corriente (en la práctica se despolarizó a 60mV) para acercarse al potencial medio durante estimulación sináptica; posteriormente fueron inyectados pulsos eléctricos de corta duración, suficientemente intensos para ocasionar disparos. Manteniendo la consideración de estar alejados del umbral de disparo, se puede deducir el nivel de adaptación justo antes del comienzo de los pulsos eléctricos a partir de la velocidad de despolarización  $dV/dt$  del despeje en (4.1) siguiente:

$$w = -C \frac{dV}{dt} - g_L(V - V_L) + I$$

La diferencia entre esta estimación de  $w$  y la que emplea la adaptación pre-umbral previamente obtenida nos da el aporte de adaptación al accionamiento de disparos. Realizando nuevamente un ajuste exponencial a esta serie de valores se obtienen las estimaciones de  $b$  y  $\tau_w$ .

Finalmente, fueron determinados los parámetros límites  $V_T$  y  $\Delta_T$  presentes en (4.2) de la siguiente forma: dado un valor del factor de inclinación  $\Delta_T$  fue calculado para cada una de las realizaciones del modelo de referencia el valor de  $V_T$  (al que se llama también en este caso umbral efectivo) de forma que el modelo de referencia y el aEIF compartan la tasa media de disparos. Se observó como eligiéndose  $\Delta_T = 2\text{mV}$  el umbral efectivo se mostró estable tras las distintas estimulaciones, mostrando una varianza de  $0.02\text{mV}^2$  sobre una media de  $V_T = -50.4\text{mV}$ . Se escogieron por tanto los valores mencionados ( $\Delta_T = 2\text{mV}$  y  $V_T = -50.4\text{mV}$ ).

De esta forma cada uno de los parámetros de las ecuaciones (4.1), (4.2) y (4.3) han sido obtenidos. Quedan recogidos en la siguiente tabla:

Ecuación 4.2	
$f(V) = -g_L(V - V_L) + g_L\Delta_T \exp\left(\frac{V-V_T}{\Delta_T}\right)$	
$V \rightarrow V_L$ (durante la punta, $V > 20\text{mV}$ )	
PARÁMETRO	VALOR
$g_L$ (conductancia de pérdida)	30nS
$V_L$ (potencial de reposo)	-70.6mV
$\Delta_T$ (factor de inclinación)	2mV
$V_T$ (Potencial límite)	-50.4mV

Ecuación 4.3	
$\tau_w \frac{dw}{dt} = a(V - V_L) - w$	
$w \rightarrow w + b$ (durante la punta, $V > 20\text{mV}$ )	
PARÁMETRO	VALOR
$\tau_w$ (constante temporal de adaptación)	144ms
$a$ (adaptación pre-umbral)	4nS
$b$ (adaptación en el accionamiento del disparo)	80.5pA
$V_L$ (Potencial de reposo)	-70.6mV
Ecuación 4.1	
$C \frac{dV}{dt} = f(V) - w + I$	
PARÁMETRO	VALOR
$C$ (capacitancia de la membrana)	281pF
$I$ (Corriente sináptica)	-

## 4.2. Rendimiento

Se compara ahora el modelo obtenido con el de referencia. Para el análisis del rendimiento del modelo observamos diferencias en trenes de potenciales de acción obtenidos de sendos modelos. Se integran los porcentajes  $M$  (disparos faltantes relativos al modelo de referencia) y  $E$  (disparos sobrantes en el modelo obtenido frente al de referencia), ambos con valores en  $[0, 1]$ , donde se consideró que dos potenciales de acción coincidían si quedaban a  $\pm 2\text{ms}$  o menos el uno del otro. La medida de rendimiento empleada,

$$\Gamma = 1 - \frac{(E + M)}{2},$$

reúne ambos porcentajes comparativos.

La comparación fue realizada empleando estimulaciones idénticas para ambos modelos. Durante la inyección de conductancia aleatoria los voltajes se vieron indistinguibles y la mayoría potenciales de acción se mostraban coincidentes. Los resultados obtenidos en las 15 estimulaciones mencionadas al inicio del capítulo indicaron que el modelo emitió una media de 3% de disparos extra, y le faltaron (de media) un 4% de los del modelo de referencia. Esto resulta en una medida media  $\Gamma$  de 0.96. Más específicamente, considerando los resultados en los distintos tipos de estimulaciones, se obtuvo  $\Gamma = 0.95$  en caso LC,  $\Gamma = 0.95$  en MC y  $\Gamma = 0.96$  en HC. Bajo una inyección pulsada de corriente los voltajes se mantienen indistinguibles bajo el umbral, ambos mostrando picos de potencial positivo debido a la adaptación. Tras una inyección pulsada superior a la anterior se observa un primer disparo idéntico en ambos modelos, sin embargo los trenes posteriores comienzan a alejarse.

Fueron comprobados de forma semejante la importancia de ciertas componentes del modelo. La componente exponencial del modelo se muestra muy significativa tras haber sido comprobada su influencia positiva en los resultados obtenidos como se explicará a continuación. Si esta era sustituida por el más brusco umbral de los modelos usuales de integración



y disparo (eliminando por completo la componente exponencial en (4.2)) se obtenía una medida  $\Gamma = 0.87$ . Además, estos resultados dependían más del nivel de conductancia, siendo más dispares los resultados según los distintos casos (LC, MC, HC); donde incluso ajustando nuevamente el umbral efectivo las variaciones en la medida de rendimiento no se veía variada notablemente ( $\Gamma = 0.88$ ).

Si no se consideraba la adaptación tras disparos ( $b = 0$ ) el rendimiento se ve bruscamente reducido,  $\Gamma = 0.67$ , disparando demasiados potenciales de acción (acentuándose más en casos LC que en HC). Aún tratando de compensar esta ausencia de adaptación mediante inyecciones de corriente constantes no se consiguió aumentar  $\Gamma$  más de 0.81 ni ajustando el umbral efectivo (dado que la varianza era significativamente mayor, no logrando varianzas menores a  $0.08\text{mV}^2$  frente a la de  $0.02\text{mV}^2$  obtenida en el modelo completo).

De forma similar, al tomar  $a = 0$  y calcular los parámetros límite óptimos nuevamente, que resultaron  $\Delta_T = 1.4\text{mV}$  y  $V_T = -49.3\text{mV}$ , con el último siendo como se esperaba más variable que en el modelo completo (una varianza de  $0.15\text{mV}^2$ ). Nuevamente se observó una reducción esta vez mucho menor en la medida, obteniéndose  $\Gamma = 0.94$ . Se observó que la adaptación pre-umbral podía ser compensada mediante la inyección de una corriente constante equivalente a la media de la corriente de adaptación con los correspondientes parámetros límite óptimos. Con todo esto obtenido se arrojó una medida de rendimiento de  $\Gamma = 0.952$ , bastante cercana a  $\Gamma = 0.957$  obtenida del modelo completo. Sin embargo el anular la adaptación pre-umbral no consigue reducir el número de parámetros (que es el incentivo principal de usar este modelo frente al aEIF completo), pues la amplitud de la corriente constante mencionada ha de ser optimizada. Además de negar esta adaptación se perdería el pico positivo que replica más fielmente el modelo completo.

Alterando los valores de la constante  $\tau_w$  (y de  $b$  para mantener el nivel medio de adaptación) nuevamente se perjudicaba el valor de  $\Gamma$  (obteniéndose por ejemplo 0.91 si se aceleraba al doble la adaptación  $\tau_w = 72\text{ms}$ ).

Si tratamos de comparar el modelo frente a casos reales es posible que surjan una variedad de problemas que puedan perjudicar el rendimiento del modelo; estos problemas pudiendo ser relacionados con el ruido tanto en la estimación de parámetros del modelo, como en la comprobación de su eficiencia una vez obtenidos, o en la volatilidad durante la experimentación de los parámetros de la neurona real.

En lo que respecta al posible ruido durante la obtención de parámetros, dado que los valores de  $b$  y  $\tau_w$  dependen de la velocidad de despolarización de la membrana, se consideran estos como los más influenciados en este aspecto. Es por ello que fue comprobada la estabilidad de los valores de estos parámetros mediante la adición de ruido a los potenciales de membrana que se observaban al aplicar pulsos eléctricos periódicos a una membrana de potencial próximo al umbral (método que se empleó para la obtención de  $b$  y  $\tau_w$  anteriormente) y repetir la obtención de los parámetros. Se comprobó como aún añadiendo un ruido considerable los parámetros podían ser extraídos con un error menor al 10%. Error que podía ser reducido aún más mediante la repetición del proceso.

Para considerar otros tipos de errores que ocasionen malas estimaciones de parámetros, o la posibilidad de la alteración de propiedades de la neurona en el transcurso de la experimentación, se realizaron modificaciones de los parámetros en un 5% y posteriormente se extrajeron los parámetros límite óptimos. Posteriormente a modo comparativo se comprobaron los resultados que arrojaban estos nuevos parámetros frente al modelo de referencia, y

se obtuvo que, aunque se haya reducido la medida comparativa  $\Gamma$ , esta reducción había sido ligera, obteniéndose  $\Gamma = 0.95$  frente a los 0.96 obtenidos con los parámetros correctos.

Para comprobar la posible influencia de ruido en la inyección de conductancias sinápticas, este fue añadido artificialmente como números aleatorios Gaussianos con desviación típica de un 10 % de la conductancia media. Dado que la obtención de los parámetros límite óptimos radica únicamente en los disparos no es sorpresa que no haya afectado el ruido a estos valores. En lo que respecta a la medida de rendimiento  $\Gamma$ , el ruido causó una reducción leve ( $\Gamma = 0.952$ ), que se acentuaba ligeramente si se aumentaba el nivel de ruido un 20 % ( $\Gamma = 0.94$ ). Estos valores ciertamente aportan una grata seguridad acerca de los resultados que se obtendrían frente a este tipo de percances.

## CAPÍTULO 5

---

### Simulaciones

---

Nos disponemos en este capítulo final a obtener resultados numéricos para (3.5) y (3.7), esbozando las aproximaciones de las soluciones gráficamente. Para ello será empleado el método de diferencias finitas, que será implementado en el lenguaje Python. Dedicaremos la primera parte del capítulo para introducir brevemente los métodos en diferencias finitas y comentar posibles contratiempos a tener en cuenta para la correcta aplicación de los métodos numéricos. Posteriormente, detallaremos los métodos empleados en el caso particular de las ecuaciones que forman parte del modelo del capítulo 3.

Nos planteamos inicialmente como objetivo el aproximar soluciones de una ecuación diferencial ordinaria dada. Un método en diferencias finitas procede a encontrar esta aproximación mediante la sustitución de términos en derivada de la ecuación por aproximaciones en diferencias finitas. Estas aproximaciones vienen dadas, por ejemplo, de expresiones tradicionales relacionadas con la definición de derivada. Consideremos estar interesados en una expresión que nos aproxime para una función  $u : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ , considerada suave, el valor de su derivada  $u'$  en un punto  $x_i \in \mathbb{R}$ . Unas aproximaciones razonables para este valor pueden ser

$$\frac{u(x_i + h) - u(x_i)}{h}, \quad \frac{u(x_i) - u(x_i - h)}{h}$$

para un valor  $h > 0$  pequeño. Cada una de estas fórmulas tiene un orden de precisión para la aproximación de  $u'(x_i)$ , lo cual podemos ver aplicando una expansión de Taylor a cada uno de los términos presentes, obteniéndose que el error es proporcional a una potencia de  $h$ . Otras fórmulas más precisas pueden resultar no tan intuitivas, nuestra motivación es desarrollar métodos sistemáticos para obtener estas fórmulas y el analizar la precisión de las mismas con el propósito de discernir cuales nos resultan más adecuadas.

El método parte de discretizar el dominio de la solución en una serie de puntos o nodos,

$$[x_i, x_f] \rightarrow \{x_0 = x_i, x_1 = x_i + \Delta x, \dots, x_n = x_i + n\Delta x = x_f\},$$

de forma que las relaciones entre las aproximaciones de la solución en estos nodos vengan dadas por las fórmulas mencionadas anteriormente. Se obtiene un sistema algebraico finito de ecuaciones generalmente grande, donde se integra la información inicial que aporta la ecuación cuya solución se aproxima, ya sea un problema de Cauchy o Dirichlet.

No ahondando demasiado en la teoría de métodos de diferencias finitas, comentaremos a continuación una serie de nociones a tener en cuenta, pues se hallan en relación con percances que podrían perjudicar los resultados numéricos de ser desatendidos.

## 5.1. Estabilidad numérica

Nuestro objetivo radica en encontrar un método que sea convergente, para ello precisamos de la introducción de dos conceptos: *consistencia* y *estabilidad*. El concepto de consistencia viene ligado al *error de truncatura local*,  $\tau$ , el cual se define como un vector donde su componente  $j$ -ésima se obtiene reemplazando en la fórmula del método para el  $j$ -ésimo nodo las aproximaciones en los nodos por la solución evaluada en ellos. A modo de ejemplo, supongamos un método de la forma

$$\sum_{k=-p}^p a_k U_{j+k} = f(x_j).$$

En este caso  $\tau_j$  se expresa como

$$\sum_{k=-p}^p a_k u(x_{j+k}) - f(x_j),$$

que desde luego no se anulará en general. Notemos que en la práctica no conocemos la solución  $u$ , pero dado que la asumimos continuamente diferenciable podemos hacerle un desarrollo de Taylor,

$$u(x_{j+q}) = u(x_j + q\Delta x) = \sum_{s=0}^{\infty} \frac{d^s u(x_j)}{s!} (q\Delta x)^s,$$

y emplear la propia ecuación del problema para simplificar términos.

**Definición 5.1** (Consistencia). Un método en diferencias finitas diremos que es consistente si

$$\|\tau\| \rightarrow 0 \quad (\Delta x \rightarrow 0).$$

Si consideramos, para una discretización  $\{x_0, x_1, \dots, x_n\}$ , los vectores

$$U = (U_0, U_1, \dots, U_n)', \quad \hat{U} = (u(x_0), u(x_1), \dots, u(x_n))', \quad F = (f(x_0), f(x_1), \dots, f(x_n))',$$

podemos entonces expresar el método matricialmente como

$$AU = F, \quad \tau = A\hat{U} - F, \tag{5.1}$$

con  $A$  una matriz de dimensión  $(n+1 \times n+1)$ . Definimos el *error global* como  $E = U - \hat{U}$  y notemos, por (5.1) que  $AE = -\tau$ . Podemos extender la notación anterior teniendo en

consideración la dependencia de los términos en (5.1) a  $A^{\Delta x} E^{\Delta x} = -\tau^{\Delta x}$ . Si suponemos la regularidad de  $A^{\Delta x}$ , para todo  $\Delta x$  menor que un cierto  $h > 0$ , entonces se tiene

$$E^{\Delta x} = -\left(A^{\Delta x}\right)^{-1} \tau^{\Delta x}.$$

Notemos, que si el método es consistente, dado que

$$\|E^{\Delta x}\| = \left\| -\left(A^{\Delta x}\right)^{-1} \tau^{\Delta x} \right\| \leq \left\| \left(A^{\Delta x}\right)^{-1} \right\| \|\tau^{\Delta x}\|,$$

bastaría asegurar la acotación de  $\left(A^{\Delta x}\right)^{-1}$  para haber probado la convergencia. Esta idea motiva la definición de estabilidad del método.

**Definición 5.2** (Estabilidad). Supongamos un método en diferencias finitas para un problema de valores en la frontera arroja una sucesión de ecuaciones matriciales de la forma  $A^h U^h = F^h$ , con  $h$  el tamaño de paso de la discretización. Decimos que el método es estable si existe  $(A^h)^{-1}$  para  $h$  suficientemente pequeño, por ejemplo  $h < h_0$ , y una constante  $C$ , independiente de  $h$ , que cumplan

$$\|(A^h)^{-1}\| \leq C, \quad h < h_0.$$

En lo que a la práctica se refiere, nos vemos particularmente interesados en aplicar el método de diferencias finitas a una ecuación de derivadas parciales, en este caso empleamos el *método de líneas*. Consideremos que la solución presenta una variable espacial y otra temporal (que es el caso que llevaremos a la práctica), el método de líneas consiste en discretizar primero el espacio, obteniéndose un sistema de EDO con cada componente correspondiéndose a la solución en un punto del mallado en función del tiempo. Este sistema de EDO puede ahora ser resuelto mediante los métodos numéricos en diferencias finitas ya comentados.

Comentamos ahora dos nociones adicionales sobre los métodos de diferencias finitas que consideramos conviene mencionar.

### 5.1.1. Métodos upwind

Supongamos hay presentes términos de transporte en la ecuación, pueden darse entonces casos en los que emplear las precisas fórmulas centradas no sea lo más adecuado para aproximar la derivada espacial, si no en su lugar emplear fórmulas asimétricas como

$$u_x(x_j, t) \approx \frac{u_j(t) - u_{j-1}(t)}{\Delta x}, \quad u_x(x_j, t) \approx \frac{u_{j+1}(t) - u_j(t)}{\Delta x},$$

denominadas aproximaciones unilaterales. Consideramos por ejemplo una ecuación de advección con coeficiente constante

$$u_t + au_x = 0.$$

Tras aplicar alguna de las aproximaciones unilaterales comentadas anteriormente, se emplea una fórmula explícita para el tiempo, obteniéndose los siguientes métodos para la ecuación de advección anterior:

$$U_j^{i+1} = u_j^i - \frac{a\Delta t}{\Delta x} (U_j^i - U_{j-1}^i), \quad (5.2)$$

$$U_j^{i+1} = u_j^i - \frac{a\Delta t}{\Delta x} (U_{j+1}^i - U_j^i). \quad (5.3)$$

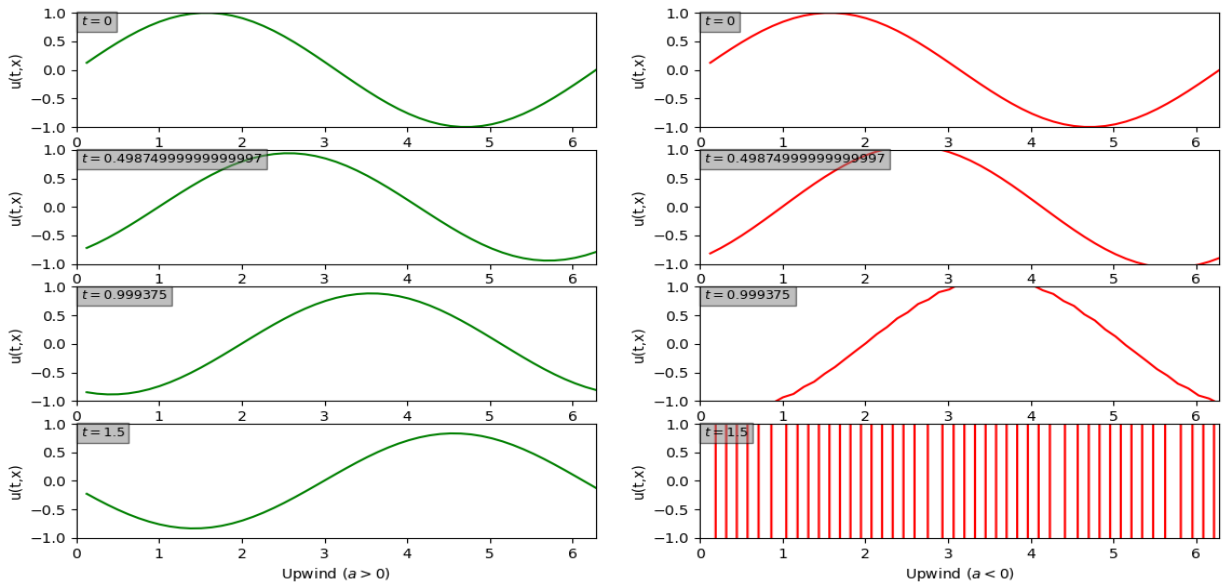


Figura 5.1: Evolución en tiempo de las aproximaciones de (5.4). En la columna de la izquierda se ha empleado el método upwind expresado en (5.2), en la de la derecha el expresado en (5.3).

La elección entre tomar un método o el otro radicará en el signo de  $a$ . En [9] se obtiene de un análisis de estabilidad de (5.2) que el método resulta estable si

$$0 \leq \frac{a\Delta t}{\Delta x} \leq 1.$$

Dado que  $\Delta x$ ,  $\Delta t$  son valores positivos, se requiere que también lo sea  $a$ , obteniéndose entonces una condición para emplear este método. En la figura 5.1 se puede apreciar la importancia de escoger el método adecuado mostrando los resultados numéricos extraídos de aplicar los métodos expresados por (5.2) y (5.3) sobre la ecuación

$$\begin{aligned} u_t + 2u_x &= 0, \\ u(x, 0) &= \text{sen}(x). \end{aligned} \quad (5.4)$$

En el otro caso, se obtuvo para (5.3) que la condición para su estabilidad era

$$-1 \leq \frac{a\Delta t}{\Delta x} \leq 0,$$

requiriendo  $a < 0$  en consecuencia.

En la práctica puede aparecer lo que se conoce como *difusión numérica*, no deseada. Observemos por ejemplo que la ecuación (5.2) puede ser expresada también como

$$U_j^{i+1} = U_j^i - \frac{a\Delta t}{2\Delta x}(U_{j+1}^i - U_{j-1}^i) + \frac{a\Delta t}{2\Delta x}(U_{j+1}^i - 2U_j^i + U_{j-1}^i),$$

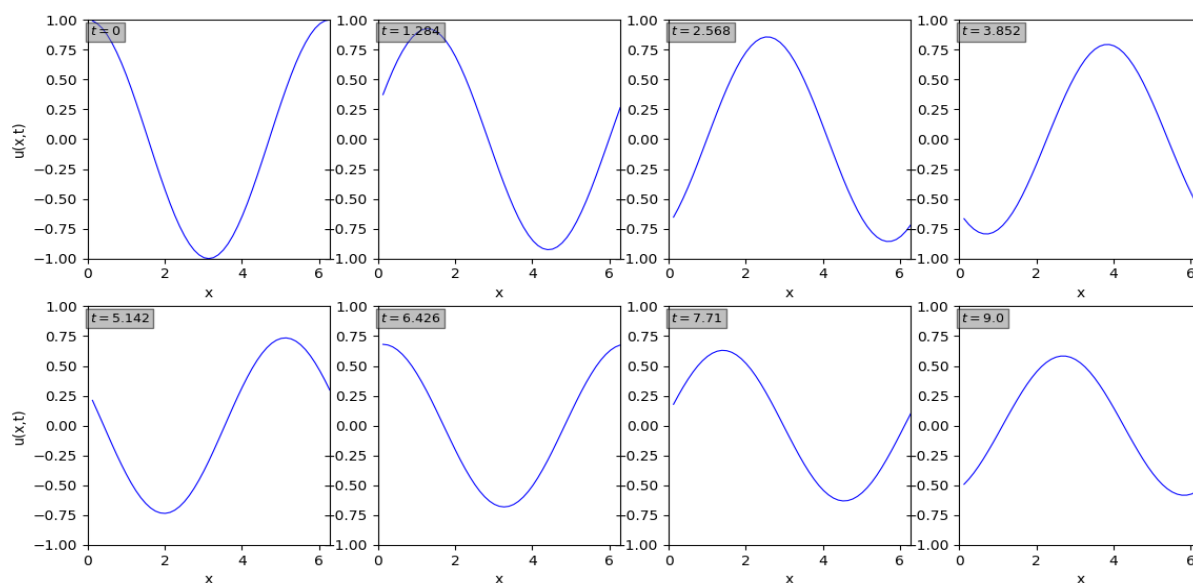


Figura 5.2: Aproximaciones de la solución de (5.5). A pesar de la convergencia del método y su correcta aplicación los resultados muestran un fenómeno de difusión.

observándose en el miembro de la derecha un término de difusión. Como se detalla en [9], para la estabilidad de métodos que aproximen ecuaciones de difusión, se requiere de el coeficiente que multiplica el término que aproxima la segunda derivada espacial, en este caso  $\frac{a\Delta t}{2\Delta x}$ , que sea menor o igual a  $\frac{1}{2}$ . Esto nuevamente nos lleva a la condición mencionada sobre estabilidad para (5.2). En la figura 5.2 podemos observar el fenómeno de difusión numérica en los resultados de aproximar

$$\begin{aligned} u_t + u_x &= 0, \\ u(x,0) &= \cos(x), \end{aligned} \quad (5.5)$$

por el método upwind adecuado ( $a > 0$ ).

### 5.1.2. Condición CFL

Vamos a comentar brevemente un criterio que nos aporta una condición necesaria pero no suficiente para la convergencia de un método numérico en diferencias finitas. Para ello, definimos previamente los conceptos *dominio de dependencia verdadero* de una EDP, y *dominio de dependencia numérico*.

El dominio de dependencia de un punto  $(x, t)$  se define como el conjunto de puntos de la variable espacial del dominio de la solución de la EDP, sobre los cuales  $u(x, t)$  tiene dependencia a través de la información inicial. Empleando nuevamente el ejemplo de ecuación de advección con coeficiente  $a$  constante,  $t_0 = 0$ , sabemos explícitamente su solución, y para

un punto  $(x, t)$  se tiene que  $u(x, t) = u_0(x - at)$ . Por tanto su dominio de convergencia se reduce a al punto  $x - at$ .

El dominio de dependencia numérico, en un mallado establecido, de un punto  $(x_j, t_i)$  se define como el conjunto de puntos  $x_p, p \in \mathbb{Z}$ , que en tiempo inicial  $t = t_0$ , influyen en  $U_j^i$ . Por ejemplo, aplicando el método expresado en (5.2) a la ecuación de advección mencionada para el ejemplo sobre dominio de dependencia real, tenemos que  $U_j^i$  depende de  $U_{j-1}^{i-1}$  y  $U_{j-1}^{i-1}$ . A su vez,  $U_j^{i-2}, U_{j-1}^{i-2}$  y  $U_{j-1}^{i-2}, U_{j-2}^{i-2}$  influyen en  $U_{j-1}^{i-1}$  y  $U_{j-1}^{i-1}$  respectivamente. Extendiendo el procedimiento obtendremos la dependencia con  $\{U_{j-i}^0, U_{j-i+1}^0, \dots, U_j^0\}$ , luego el dominio de dependencia numérico resulta  $\{x_{j-i}, x_{j-i+1}, \dots, x_j\}$ . Un esbozo de la cadena de dependencia conforme retrocedemos en nodos temporales es la siguiente

$$\begin{array}{cccccc}
 & & & & U_j^i & \\
 & & & & U_{j-1}^{i-1} & \\
 & & & U_{j-1}^{i-2} & U_{j-1}^{i-2} & U_j^{i-2} \\
 & & \dots & \dots & \dots & \dots \\
 U_{j-i}^0 & \dots & U_{j-2}^0 & U_{j-1}^0 & U_j^0 & \\
 & & & & & \downarrow
 \end{array} \quad (i \rightarrow 0).$$

La *condición CFL*, nombrada por Richard Courant, Kurt Friedrichs y Hans Lewy, nos dice que un método numérico puede ser convergente si su dominio de dependencia numérico, para  $\Delta x, \Delta t \rightarrow 0$ , contiene al dominio de dependencia real.

Volviendo al ejemplo del método upwind para la ecuación de advección con  $a > 0$ , se tenía que el dominio de convergencia numérico de un punto  $(x_j, t_i)$  era de la forma  $\{x_{j-i}, x_{j-i+1}, \dots, x_j\}$ . Si se refina el mallado, manteniendo el cociente  $\frac{\Delta t}{\Delta x}$ , podemos comprobar que se van añadiendo puntos intermedios al dominio de dependencia numérico, si hacemos  $\Delta x, \Delta t \rightarrow 0$ , el dominio queda  $[x_{j-i}, x_j]$ , en la notación de la discretización original. Para que se cumpla la condición CFL se requiere entonces  $x_j - at_i \in [x_{j-i}, x_j]$ , o lo que es igual,

$$\begin{aligned}
 x_j - i\Delta x &\leq x_j - at_i \leq x_j, \\
 \Rightarrow -i\Delta x &\leq -at_i \leq 0, \\
 \Rightarrow 0 &\leq \frac{a\Delta t}{\Delta x} \leq 1.
 \end{aligned}$$

El cociente que aparece en la desigualdad suele denominarse número de courant, en este caso  $\frac{a\Delta t}{\Delta x}$ . Notamos que hemos obtenido la misma condición que para la estabilidad del método, esto no tiene por qué suceder en general.

En el caso de ecuaciones de difusión con coeficiente constante  $K$ , comentamos que empleando un método consistente en la fórmula centrada de 3 nodos para la derivada segunda y una explícita para la temporal, se obtiene en [9] que la condición CFL asociada es

$$0 \leq \frac{K\Delta t}{\Delta x^2} \leq \frac{1}{2}. \tag{5.6}$$

Podemos observar que, si refinamos el mallado aumentando el número de nodos espaciales, será necesario aumentar en mayor grado el número de nodos temporales para el cumplimiento de la necesaria condición CFL. Este es un inconveniente de los métodos de diferencias finitas, pues si se tratan de obtener unas aproximaciones precisas reduciendo los



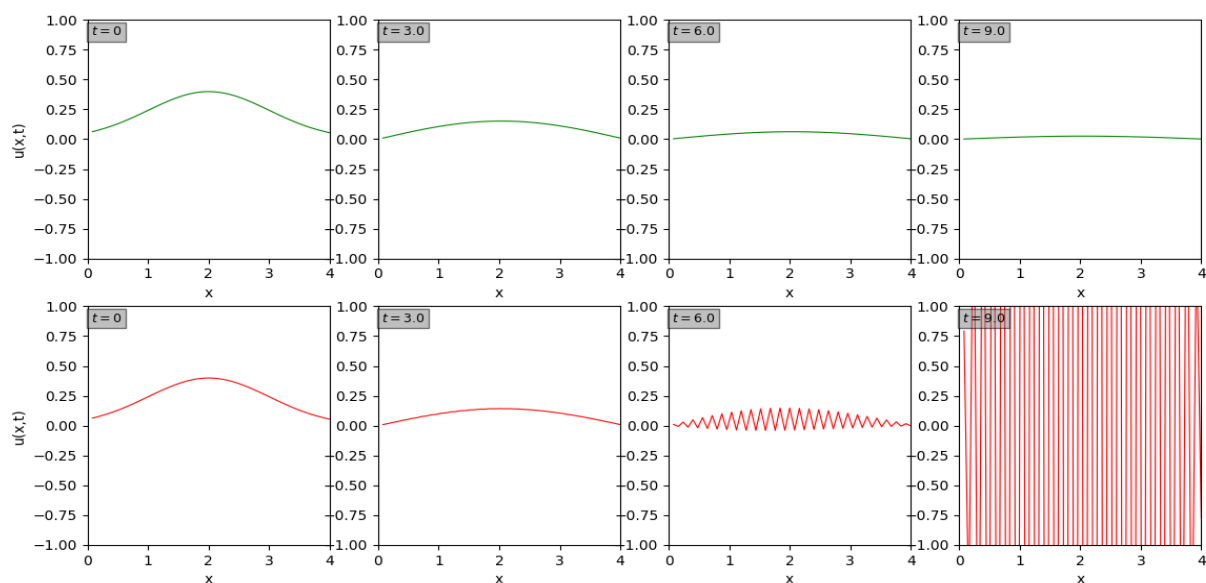


Figura 5.3: Aproximaciones del problema (5.7) para distintos valores de  $t$ . El método implementado en ambas filas es el mismo con nodos  $(x_j, t_i)$  en  $[0, 4] \times [0, 9]$ , la única diferencia es el número de nodos temporales tomado. En ambos casos se han tomado 50 nodos espaciales, pero en la primera fila se han empleado 1500 nodos temporales (número de Courant  $\frac{K\Delta t}{\Delta x^2} = 0.46875 < 0.5$ ), mientras que en la segunda se tomaron 1398 (número de Courant  $\approx 0.50295 > 0.5$ )

tamaños de paso se tendrán que resolver sistemas de ecuaciones muy grandes. En la figura 5.3 observamos las consecuencias de ignorar esta condición. Ambas imágenes exponen el resultado de aplicar el mismo método a la ecuación

$$u_t = \frac{1}{2}u_{xx}, \quad (5.7)$$

$$u(x, 0) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}}e^{-\frac{(x-2)^2}{2}}. \quad (5.8)$$

Sin embargo, podemos apreciar que en la segunda fila los resultados se vuelven erráticos al paso del tiempo, y la única diferencia entre ambos procedimientos es que se ha tomado un mayor número de nodos temporales en el otro caso de forma que se cumplía la condición (5.6).

## 5.2. Resultados numéricos

Finalmente, procedemos a detallar el método empleado para obtener aproximaciones de (3.5 - 3.8), así como su implementación en Python. Durante el desarrollo del método se irá

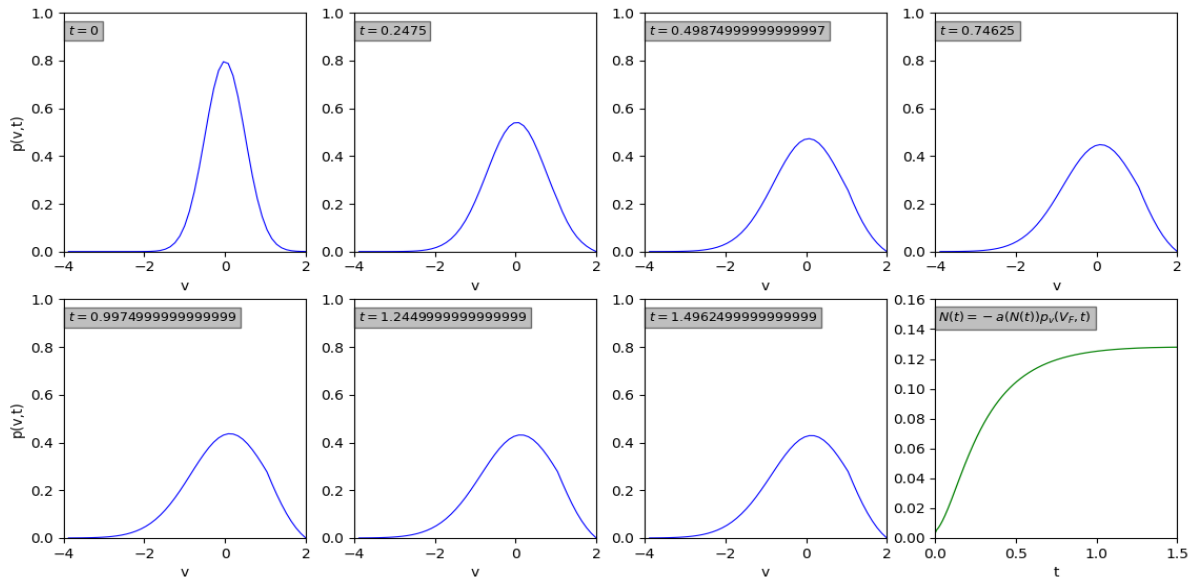


Figura 5.4: Resultados obtenidos aplicando el método descrito con los valores iniciales que aparecen en el código mostrado, representando la evolución aproximada de la densidad de probabilidad  $p^0$ . En la gráfica de la esquina inferior derecha se representa la evolución de la tasa media de disparo  $N$ .

mostrando el código que implemente la parte explicada, en él se han empleado como datos  $V_F = 2$ ,  $V_R = 1$ ,  $a_0 = 1$ ,  $a_1 = 0$ ,  $b = 0.5$  y

$$p^0(v) = \frac{1}{\sigma_0 \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(v-\mu_0)^2}{2\sigma_0^2}},$$

con  $\sigma_0 = 0.5$  y  $\mu_0 = 0$ .

Nos proponemos obtener aproximaciones de  $p(v,t)$  en las condiciones anteriormente descritas, para  $(v,t) \in [V_0, V_F] \times [T_0, T_F]$ , con  $V_0 = -4$ ,  $T_0 = 0$  y  $T_F = 1.5$ . Aplicamos el método de líneas discretizando el espacio (potencial en este caso) en  $P$  nodos, y dejando el tiempo continuo.

```

1 T0 = 0
2 Tf = 1.5
3 V0 = -4
4 Vf = 2
5 VR = 1
6
7 media = 0
8 desv_tipica = np.sqrt(0.25)
9 p_0 = np.e**((- (v-media)**2) / (2*desv_tipica**2)) / (desv_tipica*np.sqrt(2*np.
  pi))

```

```

10
11 P = 50 # Nodos de la variable potencial
12 dv = (Vf-V0)/P # Paso potencial

```

Denotamos por  $\Delta v = \frac{V_F - V_0}{P}$ ,  $v_j = V_0 + j\Delta v$  ( $j = 0, 1, \dots, P$ ), y  $p_j(t)$  a las aproximaciones obtenidas mediante el método de  $p(v_j, t)$ . Consideraremos  $p(V_0, t) \approx 0$  y un nodo fantasma,  $v_{N^+}$  al que podemos denominar como  $V_F^+$ , claramente  $p(V_F^+, t) = 0$ ,  $\forall t \in [T_0, T_F]$ . Recordemos la presencia de una delta de Dirac en la ecuación de interés representando el disparo de potenciales de acción, este término será eliminado durante el desarrollo del método, siendo sustituido por una condición de salto que simbolice el mismo fenómeno. Esto será tratado más adelante.

Se tomarán aproximaciones en diferencias de segundo orden para el término de difusión, y el método upwind (5.2) debido a que el coeficiente de transporte, aunque variable, es mayoritariamente positivo en  $[V_0, V_F]$ . La expresión resultante es de la forma:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} p_j(t) &\approx -\frac{h(v_j, N(t))p_j(t) - h(v_{j-1}, N(t))}{\Delta v} + a(N(t)) \frac{p_{j+1}(t) - 2p_j(t) + p_{j-1}(t)}{(\Delta v)^2} \\ &= p_{j-1}(t) \left( \frac{a(N(t))}{(\Delta v)^2} + \frac{h(v_{j-1}, N(t))}{\Delta v} \right) + p_j(t) \left( -\frac{2a(N(t))}{(\Delta v)^2} - \frac{h(v_j, N(t))}{\Delta v} \right) + p_{j+1}(t) \frac{a(N(t))}{\Delta v}. \end{aligned}$$

Simplificando la notación, nombramos cada uno de los términos que multiplican  $p_{j-1}(t)$ ,  $p_j(t)$  y  $p_{j+1}(t)$  como  $a_1(j, N(t))$ ,  $a_2(j, N(t))$  y  $a_3(N(t))$ , quedando la expresión anterior como:

$$\frac{\partial}{\partial t} p_j(t) \approx p_{j-1}(t)a_1(j, N(t)) + p_j(t)a_2(j, N(t)) + p_{j+1}(t)a_3(N(t)). \quad (5.9)$$

```

13 import sympy as sy # Libreria para calculo simbolico
14 import numpy as np # Libreria para calculo numerico
15 v = sy.Symbol('v') # variable potencial
16 n = sy.Symbol('n') # variable tasa media disparo
17
18 a_0 = 1
19 a_1 = 0
20 a = a_0 + a_1*n # Coef. difusion
21 b = 0.5
22 h = -v + b*n # Coef. transporte
23
24 A1 = a/(dv**2) + h/dv
25 A2 = -h/dv - 2*a/(dv**2)
26 A3 = a/(dv**2)

```

Denotando por  $p(t)$  a  $(p_1(t), p_2(t), \dots, p_N(t))'$  observamos que  $\frac{\partial p}{\partial t}(t) = A(N(t))p(t)$ , con  $A(N(t))$  la matriz  $P \times P$

$$\begin{pmatrix} a_2(1, N(t)) & a_3(N(t)) & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ a_1(2, N(t)) & a_2(2, N(t)) & a_3(N(t)) & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & a_1(3, N(t)) & a_2(3, N(t)) & a_3(N(t)) & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & \dots & \dots & 0 & a_1(P-1, N(t)) & a_2(P-1, N(t)) & a_3(N(t)) \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & a_1(P, N(t)) & a_2(P, N(t)) \end{pmatrix}.$$

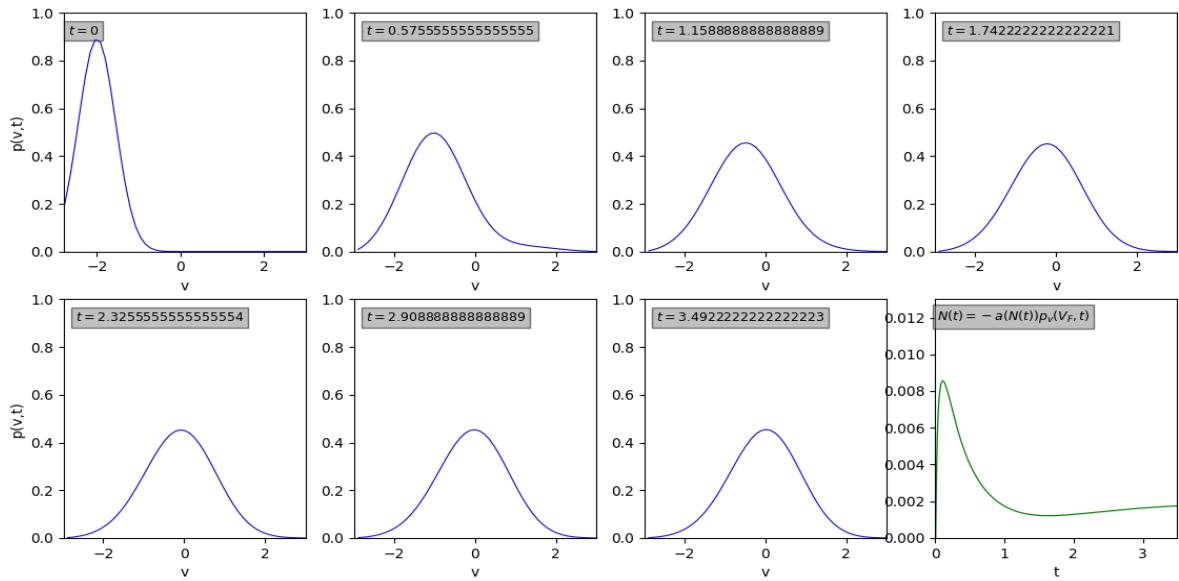


Figura 5.5: Resultados numéricos para  $V_0 = -3$ ,  $V_R = 0$ ,  $V_F = 3$ , con parámetros:  $a_0 = 0.75$ ,  $a_1 = 0.5$ ,  $b = 0.35$ ,  $\mu_0 = -2$ ,  $\sigma_0 = 0.2$ . Podemos observar en estos casos como las gráficas evolucionan hasta alcanzar un equilibrio, de forma que la frecuencia media de disparos,  $N(t)$ , queda constante a partir de entonces.

Notemos se han empleado las condiciones impuestas sobre los nodos  $V_0$  y  $V_F^+$ .

```

27 Diag_principal = np.diag(
28     np.array([sy.lambdify(v, A2, 'numpy')(V0 + j*dv) for j in range(1, P+1)
29             ]))
29
30 Diag_menor = np.diag(
31     np.array([sy.lambdify(
32         v, A1, 'numpy')(V0 + (j-1)*dv) for j in range(2, P+1)]), -1)
33
34 Diag_mayor = np.diag(
35     np.array([sy.lambdify(
36         v, A3, 'numpy')(V0 + j*dv) for j in range(1, P)]), 1)
37
38 A = Diag_principal+Diag_menor+Diag_mayor

```

A continuación discretizamos el tiempo en  $M$  nodos, aplicando la notación siguiente:

$$\Delta t = \frac{T_F - T_0}{M},$$

$$t_i = T_0 + i\Delta t, i \in \{0, 1, \dots, M\},$$

$$p_j^i \approx p(v_j, t_i).$$

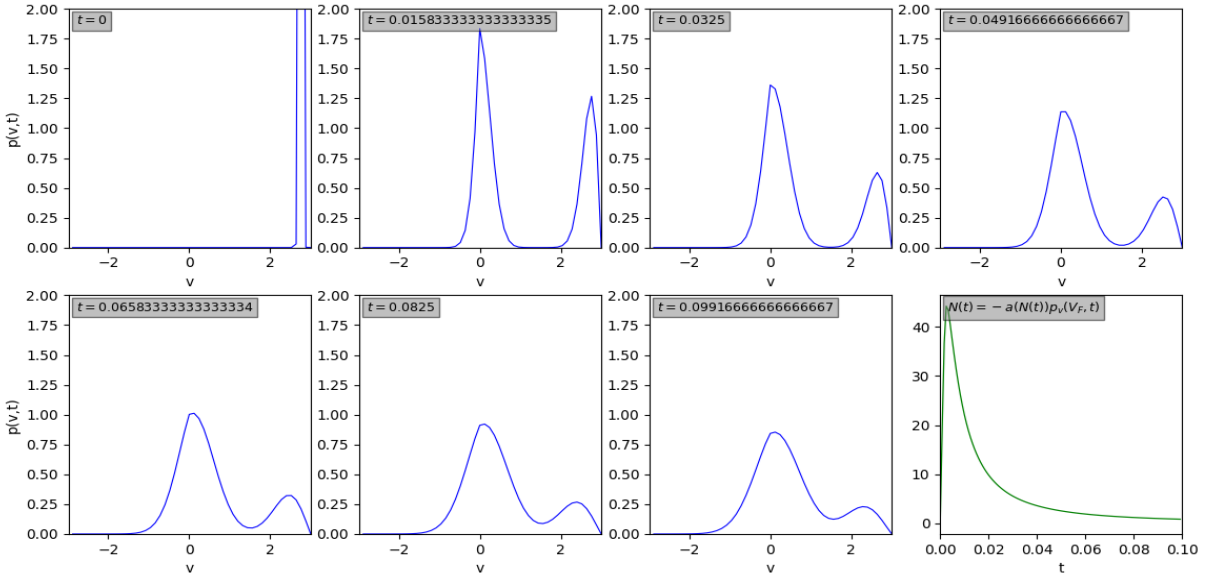


Figura 5.6: Fenómeno de rápida actividad. Se ha tomado  $V_0 = -3$ ,  $V_R = 0$ ,  $V_F = 3$ , con parámetros:  $a_0 = 2$ ,  $a_1 = 0$ ,  $b = 0.5$ ,  $\mu_0 = 2.75$ ,  $\sigma_0 = 0.001$ . Con esta distribución inicial, concentrada cerca de  $V_F$  observamos se produce un veloz traspaso de cantidad a  $V_R$  de forma que la frecuencia de disparos crece notablemente en un corto periodo de tiempo.

Empleando una aproximación explícita para la derivada temporal, transformamos (5.9) en

$$\frac{\partial p_j}{\partial t}(t_i) \approx \frac{p_j^{i+1} - p_j^i}{\Delta t} = p_{j-1}^i a_1(j, N(t_i)) + p_j^i a_2(j, N(t_i)) + p_{j+1}^i a_3(N(t_i)),$$

obteniendo

$$p_j^{i+1} = p_j^i + \Delta t \left[ p_{j-1}^i a_1(j, N(t_i)) + p_j^i a_2(j, N(t_i)) + p_{j+1}^i a_3(N(t_i)) \right]. \quad (5.10)$$

Debido a la dependencia mutua entre las variables  $p$  y  $N$ , requerimos de ir obteniendo valores aproximados de  $N$  en los nodos temporales. Esta aproximación vendrá dada por

$$N^i = -a(N^i) \frac{p_P^i - p_{P-1}^i}{\Delta v}.$$

Dado que  $a(N(t))$  es de la forma  $a_0 + a_1 N(t)$ , se permite la expresión explícita de  $N$ ,

$$N^i = \frac{-a_0 \frac{p_P^i - p_{P-1}^i}{\Delta v}}{1 + a_1 \frac{p_P^i - p_{P-1}^i}{\Delta v}}. \quad (5.11)$$

Se ha considerado  $p(V_F, t) \approx p_P(t) = 0$ , esto será así pues imponemos a continuación la condición de salto, sin embargo para capturar en cada tiempo un valor más preciso de la

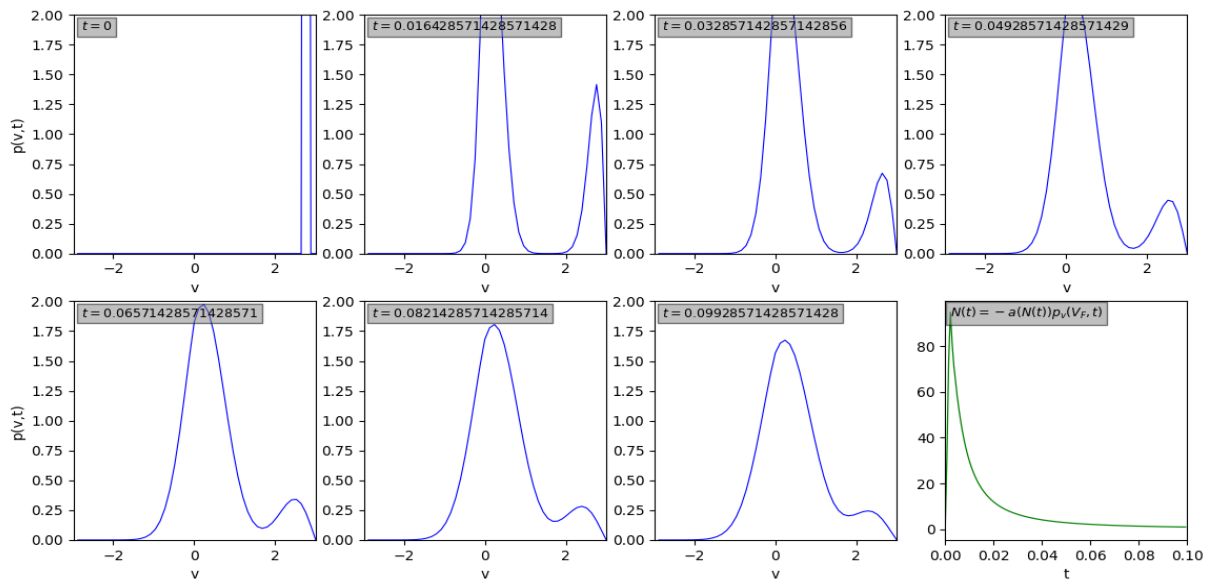


Figura 5.7: En este caso se han empleado los mismos parámetros que los usados en la figura 5.6 a excepción de  $\mu = 2.76$  y  $\sigma = 0.0003$ , de forma que hemos aumentado más la concentración en torno a  $V_F$ . Esto ha propiciado un aumento mayor de la tasa de disparos al expuesto en la figura anterior, y de forma más rápida.

aproximación de  $\frac{\partial p}{\partial v}(V_F, t)$  se considerará la cantidad  $p_P^i$  antes de aplicarle la condición de salto que la anule.

Notamos por  $p^0$  al vector  $(p^0(v_1), \dots, p^0(v_P))'$ , y obtenemos de (5.11)  $N^0$ . Finalmente, notando por  $p^i$  al vector  $(p_1^i, p_2^i, \dots, p_P^i)'$ , obtenemos de (5.10) que,  $\forall i \in \{0, 1, \dots, M-1\}$ ,

$$p^{i+1} = (I_P + \Delta t A(N^i)) p^i,$$

para  $I_P$  la matriz identidad de rango  $P$ . Posteriormente obtenemos  $N^{i+1}$ , y tras esto se aplica la condición de salto.

La condición de salto representa el hecho de que en el tiempo  $t_0$  en que se tenga  $V(t_0^-) = V_F$ , suceda instantáneamente  $V(t_0^+) = V_R$ . Esta condición queda simbolizada para cada  $t_i$  transmitiendo la cantidad  $p_P^i$  a  $p_c^i$ , con  $v_c$  el nodo más cercano a  $V_R$  en la discretización tomada. Finalmente, para conservar la masa ante una posible difusión numérica indeseada, se considera primero la masa inicial, como suma de cada uno de los  $p_j^0$ , y posteriormente se compara con la presente en  $p^i$ , su diferencia es entonces repartida equitativamente en cada uno de los nodos.

```

39 M = 450 # Nodos de la variable temporal
40 dt = (Tf-T0)/M # Paso temporal
41 Vector_soluciones_tiempo_ini = np.array(sy.lambdify(v, p_0, 'numpy')(V0 +
    dv))

```

```

42 for j in range(2, P+1):
43     Vector_soluciones_tiempo_ini = np.append(
44         Vector_soluciones_tiempo_ini, sy.lambdify(v, p_0, 'numpy')(V0 + j*
45             dv))
46 Vector_soluciones_tiempo = [Vector_soluciones_tiempo_ini]
47
48 derivada_en_VF = (
49     Vector_soluciones_tiempo[0][P-1]-Vector_soluciones_tiempo[0][P-2])/dv
50 Vector_tasa_media = [(-a_0*derivada_en_VF)/(1+a_1*derivada_en_VF)]
51
52 masa = 0
53 for cantidad in Vector_soluciones_tiempo_ini:
54     masa = masa + cantidad
55
56 pos_prox_VR = 0 # Calculamos la posicion aproximada de V_R en la
57 discretamente tomada
58 for i in range(1, P+1):
59     if np.abs(V0+i*dv - VR) < np.abs(V0+pos_prox_VR*dv - VR):
60         pos_prox_VR = i
61
62 A_t = np.eye(P)+dt*A
63
64 for i in range(1, M):
65     Producto = A_t.dot(Vector_soluciones_tiempo[i-1])
66     sol_aprox_i = sy.lambdify(n, Producto, 'numpy')(Vector_tasa_media[i-1])
67     derivada_en_VF_i = (sol_aprox_i[P-1]-sol_aprox_i[P-2])/dv
68     Nueva_N = (-a_0*derivada_en_VF_i)/(1+a_1*derivada_en_VF_i)
69     Vector_tasa_media = Vector_tasa_media+[Nueva_N]
70     sol_aprox_i[pos_prox_VR-1] = sol_aprox_i[pos_prox_VR-1] + \
71         sol_aprox_i[P-1]
72     sol_aprox_i[P-1] = 0
73     masa_aux = 0 # Recuperacion masa perdida
74     for cantidad in sol_aprox_i:
75         masa_aux = masa_aux + cantidad
76     sol_aprox_i = list(np.array(sol_aprox_i+((masa-masa_aux)/P)))
77     Vector_soluciones_tiempo = Vector_soluciones_tiempo + [sol_aprox_i]

```

Los resultados han sido representados gráficamente empleando la librería *matplotlib* de Python. En la figura 5.4 se muestran los resultados obtenidos tomando los datos iniciales y coeficientes comentados al inicio de la sección, empleados en el código expuesto.

```

77 import matplotlib.pyplot as plt
78 Fig = plt.figure(1)
79 Fig.add_subplot(2, 4, 1)
80
81 V = [V0 + j*dv for j in range(1, P+1)]
82
83 num_subplots = 7
84 plt.plot(V, Vector_soluciones_tiempo[0], 'b', linewidth=.8)
85 plt.ylim(ymin=0, ymax=1)
86 plt.xlim(xmin=V0, xmax=Vf)
87 plt.ylabel("p(v,t)")

```

```

88 plt.xlabel("v")
89 props = dict(boxstyle='square', facecolor='grey', alpha=0.5)
90 plt.text(-3.9, 0.95, "$ t = $" + str(T0), fontsize=9,
91         verticalalignment='top', bbox=props)
92 for cont in range(num_subplots-1):
93     Fig.add_subplot(2, 4, 2+cont)
94     plt.plot(V, Vector_soluciones_tiempo[int(
95         np.floor((cont+1)*(M-1)/(num_subplots-1))), 'b', linewidth=.8)
96     plt.ylim(ymin=0, ymax=1)
97     plt.xlim(xmin=V0, xmax=Vf)
98     if cont == 3:
99         plt.ylabel("p(v,t)")
100    plt.xlabel("v")
101    props = dict(boxstyle='square', facecolor='grey', alpha=0.5)
102    plt.text(-3.9, 0.95, "$ t = $" + str(np.floor((cont+1)*(M-1)/(
103        num_subplots-1))*dt), fontsize=9,
104        verticalalignment='top', bbox=props)
105 Fig.add_subplot(2, 4, 8)
106 plt.plot([T0 + i*dt for i in range(0, M)],
107         Vector_tasa_media, 'g', linewidth=.9)
108 plt.ylim(ymin=0, ymax=0.16)
109 plt.xlim(xmin=T0, xmax=Tf)
110 plt.xlabel("t")
111 props = dict(boxstyle='square', facecolor='grey', alpha=0.5)
112 plt.text(0.02, 0.153, "$N(t) = -a(N(t))p_v(V_F,t)$", fontsize=9,
113         verticalalignment='top', bbox=props)
114
115 plt.show()

```

Destacamos la complejidad de analizar el cumplimiento de la condición de Courant-Friedrichs-Lewy en el caso de la ecuación (3.5). La presencia de la delta imposibilita el análisis convencional que se ha tratado anteriormente, pero podemos considerar un acercamiento con respecto a la condición que arroja el no considerar el término problemático. En el caso implementado en código se ha procurado, por un lado para el término de difusión,

$$0 \leq \frac{\Delta t}{(\Delta v)^2} \leq \frac{1}{2}.$$

Para el transporte, el coeficiente es variable pero se considerará aproximadamente menor a 4.5, pues 4 es el valor máximo de  $-v$  en  $[-4, 2]$  y 0.5 el de  $0.5N(t)$  ya que se espera  $0 \leq N(t) \leq 1$  la mayor parte del tiempo debido a que la concentración inicial no se halla alrededor de  $V_F$  en un grado considerable. Se ha procurado por tanto

$$0 \leq \frac{4.5\Delta t}{\Delta v} \leq 1.$$

De esta forma, escogiendo discretizaciones que cumplan estas condiciones ligeramente imprecisas para (3.5), se han obtenido resultados numéricos que no exhiben los contratiempos ilustrados en las figuras 5.1 y 5.3.

Finalmente, comentamos brevemente los resultados obtenidos al tomar distribuciones iniciales concentradas considerablemente alrededor de  $V_F$ . Como se puede observar en las



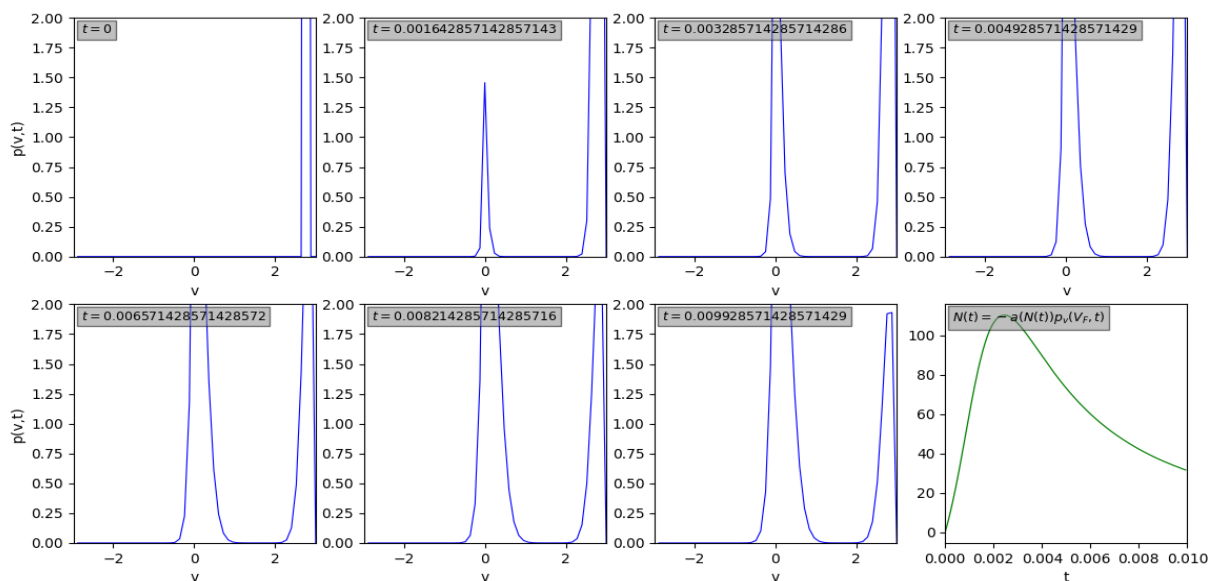


Figura 5.8: Observamos con más detenimiento como en la figura 5.7 el excepcional aumento de la frecuencia de disparos se da en apenas 2ms.

figuras 5.6 y 5.7, el tomar este tipo de datos iniciales ocasiona un rápido incremento de la tasa media de disparo debido a la alta cantidad de neuronas que se hallan con potencial muy próximo al umbral de disparo. Conforme ajustamos esta distribución aumentando la concentración en torno a  $V_F$ , el aumento de la frecuencia de disparos y la velocidad en que estos se efectúan aumenta a su vez, dándose en muy cortos periodos de tiempo (figura 5.8). Si continuamos aumentando la concentración inicial como se ha comentado anteriormente  $N$  crece de forma que toma valores tan grandes que perjudican la estabilidad del método, esto es debido a que  $N$  interviene en los coeficientes de transporte y difusión de la ecuación (3.5). Si vamos atendiendo a las cada vez mayores exigencias para la estabilidad que impone el crecimiento de  $N$ , observamos como  $N$  explota en tiempo finito, esto siendo ilustrado en varios ejemplos en [5]. Esta explosión en tiempo finito apoya los resultados obtenidos por el teorema 3.3, que indicaba la no existencia de soluciones globales en tiempo. En este caso la naturaleza de esta inexistencia queda sugerida por los resultados numéricos.



---

## Bibliografía

---

- [1] scAbbott, L. F. Lapicque's introduction of the integrate-and-fire model neuron (1907). *Brain research bulletin* 50, 5-6 (1999), 303–304.
- [2] scBear, M. F., Connors, B. W., Paradiso, M. A., Nuin, X. U., Guillén, X. V., and del Sol Jaquotot, M. J. *Neurociencia: la exploración del cerebro*. Wolters Kluwer Health España/Lippincott Williams & Wilkins, 2008.
- [3] scBrette, R., and Gerstner, W. Adaptive exponential integrate-and-fire model as an effective description of neuronal activity. *Journal of neurophysiology* (2005).
- [4] scBurkitt, A. N. A review of the integrate-and-fire neuron model: I. homogeneous synaptic input. *Biological cybernetics* 95, 1 (2006), 1–19.
- [5] scCáceres, M. J., Carrillo, J. A., and Perthame, B. Analysis of nonlinear noisy integrate & fire neuron models: blow-up and steady states. *The Journal of Mathematical Neuroscience* 1, 1 (2011), 7.
- [6] scDestexhe, A., Contreras, D., and Steriade, M. Mechanisms underlying the synchronizing action of corticothalamic feedback through inhibition of thalamic relay cells. *Journal of neurophysiology* 79, 2 (1998), 999–1016.
- [7] scDragomir, S. S., and City, M. Some Gronwall type inequalities and applications. URL: <http://rgmia.vu.edu.au/SSDragomirWeb.html> (2002).
- [8] scHodgkin, A. L., and Huxley, A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of physiology* 117, 4 (1952), 500–544.
- [9] scLeVeque, R. J. *Finite difference methods for ordinary and partial differential equations: steady-state and time-dependent problems*, vol. 98. Siam, 2007.
- [10] scPérez, J. A. La distribución delta. *Sociedad Matemática Mexicana* 38 (2003), 1–14.
- [11] scShurman, J. *Calculus and analysis in Euclidean space*. Springer, 2016.
- [12] scvan Dijk, G. *Distribution theory*, 2013.