

INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES DE CONTORNO DE ALBEDO SOBRE LA FORMACIÓN DE ESTRUCTURAS ESTACIONARIAS EN UN MODELO DE CONDUCCIÓN NERVIOSA

H. S. Wio,*

División Teoría, Centro Atómico Bariloche (8400) S. C. de Bariloche.

G. G. Izús,** O. S. Ramírez, R. R. Deza,

*Departamento de Física, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
Universidad Nacional de Mar del Plata, Dean Funes 3350 (7600) Mar del Plata.*

C. H. Borzi*

Comisión Nacional de Energía Atómica, Avenida del Libertador 8250 (1429) Buenos Aires.

En la versión lineal por partes del sistema activador-inhibidor conocido como modelo de FitzHugh-Nagumo se estudian, para un sistema restringido a un intervalo unidimensional finito, los efectos de las condiciones de contorno parcialmente reflectivas sobre la formación y estabilidad de estructuras estacionarias. Suponemos que los campos de activación e inhibición están sujetos a diferentes condiciones de contorno (pero simétricas para cada uno de los campos por separado).

In the piecewise-linear version of the activator-inhibitor system known as *FitzHugh Nagumo model* we study – for a system restricted to a finite one – dimensional interval the effects on stationary pattern formation of imposing partially reflecting or *albedo* boundary conditions. The activator and inhibitor fields are assumed to “see” different albedo conditions. A variety of transitions in behavior can be observed as the plane of the corresponding albedo parameters is swept. The stability of the different patterns that arise is under study.

I. INTRODUCCIÓN

Un tema central en la física de los sistemas complejos es la formación, estabilidad y propagación de estructuras disipativas. Un tipo de sistemas en los que estos fenómenos pueden ser estudiados con relativa facilidad son los denominados *reacción difusión* (RD). Un ejemplo típico entre otros, como ser los relojes químicos y la actividad organizada en el tejido cardíaco¹, es la propagación de señales nerviosas en un axón.

En una fibra nerviosa existen diferentes concentraciones de Na^+ y K^+ dentro y fuera de la misma. Este salto de concentraciones confiere una diferencia de potencial permanente (potencial de reposo) en la fibra respecto de su región externa y las señales nerviosas se transmiten mediante potenciales de acción o pulsos de potencial. Las etapas del potencial de acción son:

- a) Etapa de reposo.
- b) Despolarización (Aumento rápido del potencial por ingreso de Na^+ al interior de la fibra)
- c) Repolarización (Salida del interior de la fibra de K^+ hasta restablecer el potencial de reposo).

Los flujos hacia adentro de Na^+ y K^+ hacia afuera, se pueden relacionar con la conductancia de la membrana para estos iones. Inicialmente la conductancia del Na^+ es unas 100 veces mayor que la del K^+ . Al comenzar el potencial de acción, la conductancia del Na^+ sobrepasa un valor umbral (lo cual permite que el pulso evolucione) y crece unas 5000 veces de su valor original en la etapa de activación. Paralelamente y con un pequeño retraso se produce la activación del paso de K^+ hacia el exterior de la fibra lo que produce la inactivación del paso de Na^+ . Finalmente ambas conductancias lle-

* Investigador del CONICET.

** Becario del CONICET (Perfeccionamiento).

Los términos de reacción $F(U,W)$ y $G(U,W)$ son tales que sus nulclinas (lugar geométrico de los ceros de los términos de reacción en el plano (U,W)) son típicamente una cúbica general y una línea convexa respectivamente, que pueden ser aproximadas por una poligonal y una recta dando lugar al modelo de FitzHugh-Nagumo lineal por partes (Fig. 1). En el caso estacionario ($U_t = W_t = 0$), y homogéneos ($U_{xx} = W_{xx} = 0$) la intersección no trivial más externa (así como la trivial $U = W = 0$) corresponde a situaciones estables.

II. EL MODELO Y SU ANÁLISIS

Este modelo puede ser escrito (luego de apropiados reescaleos de las variables espacio-temporales, campos y constantes de acoplamiento en la forma:

$$\begin{aligned} U_t &= D_u U_{xx} - U + aW + \gamma\theta(U - U_c), \\ W_t &= D_w W_{xx} + bU - cW \end{aligned} \quad (2)$$

Cuando el valor de U está por encima del umbral U_c se dice que el sistema está *activado*, (régimen disipativo o reactivo).

Buscamos soluciones estacionarias inhomogéneas cuando cada componente en el sistema está sujeto a diferentes condiciones de contorno de albedo, (pero simétricas para cada componente por separado), definidas como:

$$\begin{aligned} U_x|_{-x_L} &= k_U U(-x_L), & U_x|_{x_L} &= -k_U U(x_L) \\ W_x|_{-x_L} &= k_W W(-x_L), & W_x|_{x_L} &= -k_W W(x_L) \end{aligned} \quad (3)$$

(el caso "simétrico" $k_w = k_u$ ya ha sido estudiado)⁴. Los parámetros de albedo k_u, k_w pueden tomar cualquier valor entre $-\infty$ y $+\infty$. El valor cero corresponde al límite de Neumann, o c.c. totalmente reflexiva, y el valor ∞ corresponde al límite de Dirichlet, o c.c. totalmente absorbiva). Los resultados pueden resumirse en un gráfico similar a un diagrama de fases (Fig. 2): las regiones exploradas en este diagrama corresponden a su marco (este trabajo) y su diagonal principal⁴.

La linealidad por partes nos permite resolver analíticamente el problema en dos regiones diferentes: una *activada* confinada en la región central $-x_c < x < x_c$ ($0 < |x_c| < x_L$) y una *desactivada* (las dos laterales). Los requerimientos de diferencia-bilidad en $|x| = x_c$, junto con las mencionadas condiciones de

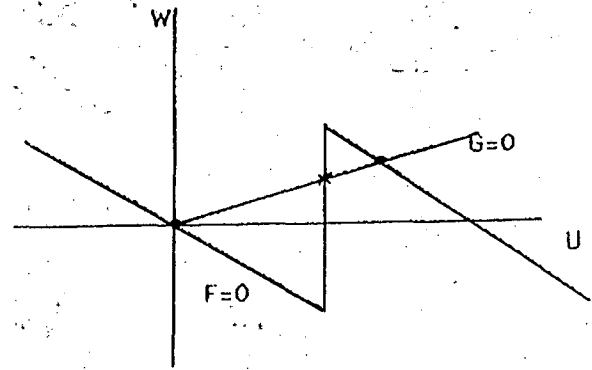


Fig. 1: Formas típicas de las nulclinas de $F(U,W)$ y $G(U,W)$ y sus aproximaciones lineales por partes. Las intersecciones son estados estacionarios homogéneos: ● estables, x inestables.

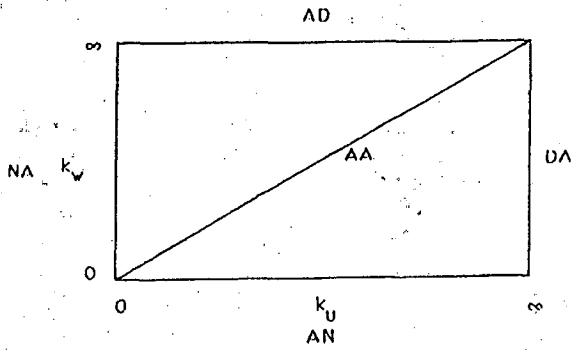


Fig. 2: Cuadrante positivo en el plano (k_U, k_W) . N, D y A denotan condiciones de Neumann, Dirichlet y Albedo respectivamente.

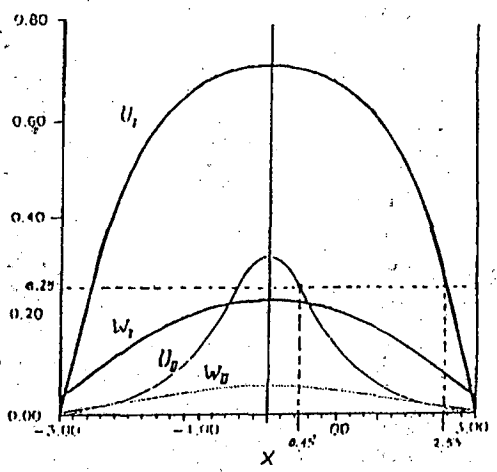


Fig. 3: Formas típicas de los campos de activación e inhibición, en el caso D-A (Fig. 4b). Los valores de los parámetros son $x_L = 3, k_w = 4, U_c = 0,25$. Si lo aprendido en el caso simétrico se aplica, las soluciones dibujadas en línea gruesa deberían ser las estables, y las de trazo fino serán inestables.

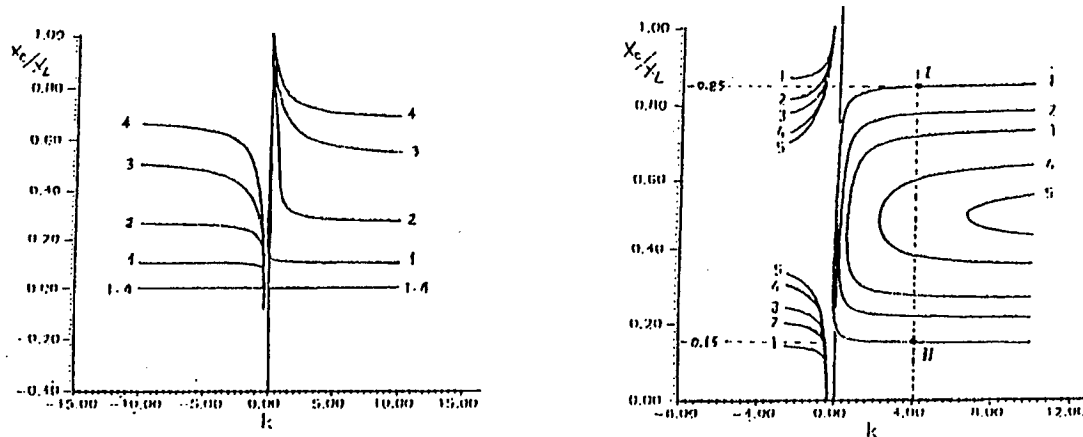


Fig. 4: Margen laterales del plano (k_U, k_W): dependencia de x_c en k_W en el rango $-10 < k_U < 10$, para $x_L = 3$; a) margen izquierdo (N-A): $U_c = 0,2$ (curva 1), $0,357$ (curva 2), $0,4$ (curva 3), $0,45$ (curva 4) y $0,36$ (curva 5).

contorno y la condición adicional $U(x_c) = U_c$, determinan la solución global. Formas típicas de esas soluciones se muestran en la Fig. 3. Las estructuras resultan simétricas como consecuencia de la simetría en las c.c. aplicadas a cada uno de los campos por separado. Las estructuras graficadas corresponden a un caso en que para un valor dado de k existen más de un x_c admisible (Fig. 4-b). El comportamiento general para este caso es que las estructuras de x_c mayor son las que poseen una gran zona activada (mayor reacción) y son las estructuras que se esperan que sean estables. La condición $U(x_c) = U_c$ es una ecuación trascendente que debe ser resuelta numéricamente como función de k_u y de k_w . La dependencia de x_c en uno de dichos parámetros cuando el otro toma un valor límite (0 ó ∞) puede ser apreciada en las Figs. 4 a 6.

En las Figs. 4-a y b muestran el comportamiento de x_c vs k para distintos valores de U_{ch} en el caso en que las condiciones de contorno aplicadas sean (N-A) o (D-A), y la variación de U_{ch} origina un comportamiento cualitativo distinto en la forma de las curvas. Puede observarse que para un valor dado de k existen dos soluciones posibles, asociados a los dos posibles valores de x_c . En ambos casos las ramas superiores se asocian con zonas activadas grandes del campo activador.

Resulta de interés destacar que al variar el umbral de excitabilidad, algunas estructuras dejan de existir ($k=0$ solo es posible para algunos valores de U_{ch} , como puede verse en la Fig. 4-b).

En las Figs. 5-a / 5-d puede verse nuevamente $x_c(k)$ en el caso en que las condiciones de contorno

aplicadas sean (A-N). Nuevamente U_{ch} , aparece como un parámetro cuya variación cambia cualitativamente la forma de los gráficos. En los casos 5-a, 5-b y 5-d, para grandes valores de k se obtiene el límite Dirichlet-Neumann, como era de esperarse. Para los valores utilizados en nuestro caso, con $K=5$ ya se obtiene un valor muy cercano al asintótico.

Por último, en las Figs. 6-a y 6-b puede verse el comportamiento de x_c vs. k en el caso en que las condiciones de contorno aplicadas sean (A-D). Notar que para valores pequeños de k solo las estructuras de escasa región activada son realizables.

III. DISCUSIÓN SOBRE EL ANÁLISIS DE ESTABILIDAD LINEAL

La ecuación de evolución para pequeñas perturbaciones sobre las estacionarias es tal que la correspondiente ecuación de autovalores se factoriza en dos subdeterminantes, cada uno de los cuales representa los modos asociados a perturbaciones pares e impares (un fenómeno también observado en el caso de geometría infinita)⁵. La búsqueda de autovalores debe ser hecha en forma numérica, y no es una cuestión sencilla dado que no se restringe a valores reales (la matriz correspondiente no es hermitica). Entre las ramas que se corresponden con las encontradas en el caso simétrico⁴ podemos garantizar que aquellas con mayor x_c serán estables, y las otras inestables. El argumento pierde validez en las transiciones que se observan en las Figs. 4 a 6. Se espera que un cruce de ramas esté asociado a un

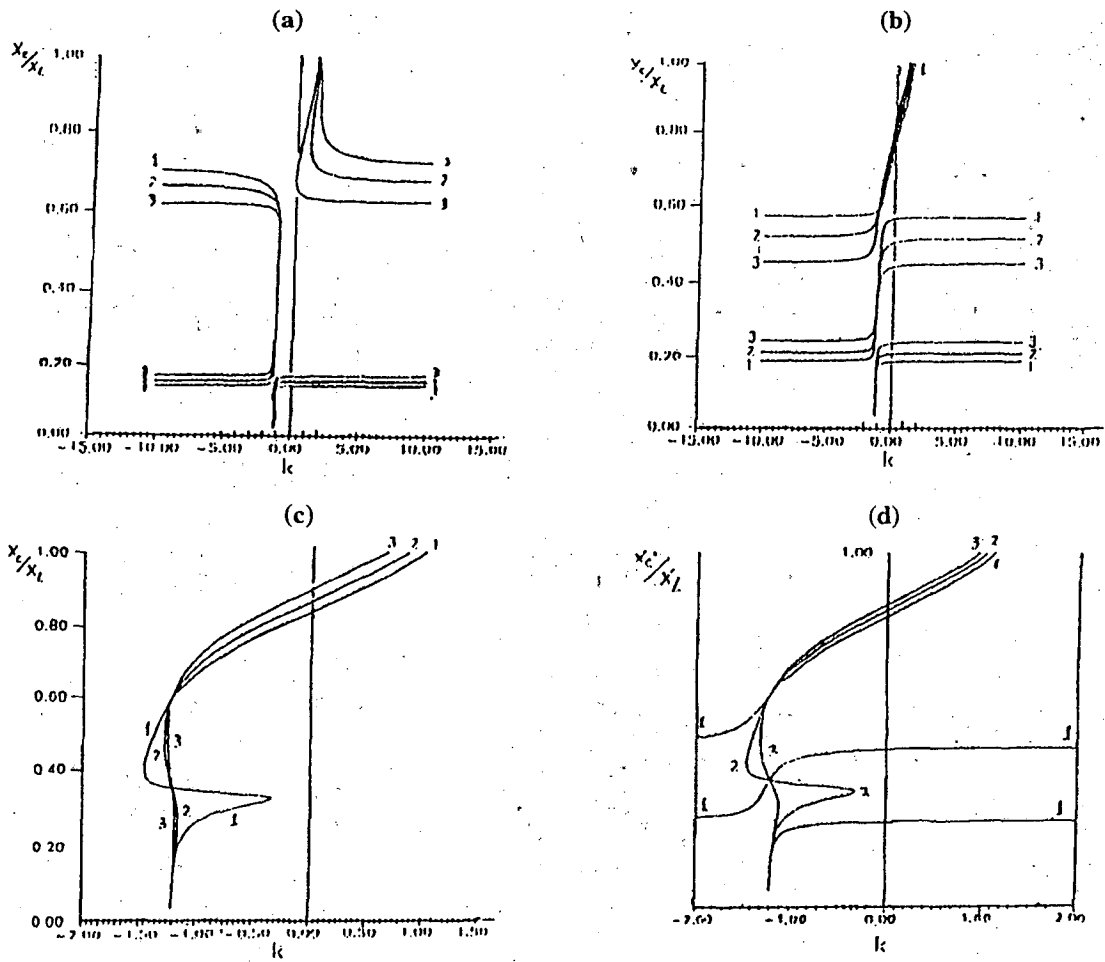


Fig. 5: Margen inferior del plano (k_U, k_W) (A-N) dependencia de x_c en k_U en el rango $-10 < k_U < 10$, para $x_L = 3$; a) $U_c = 0,21$ (curva 1), $0,22$ (curva 2) y $0,23$ (curva 3); b) $U_c = 0,24$ (curva 1), $0,25$ (curva 2) y $0,26$ (curva 3); c) $U_c = 0,27$ (curva 1) $0,29$ (curva 2) y $0,32$ (curva 3) (notar el cambio de escala en abscisas); d) detalle de la transición entre (b) y (c): $U_c = 0,24$ (curva 1), $0,27$ (curva 2) y $0,28$ (curva 3).

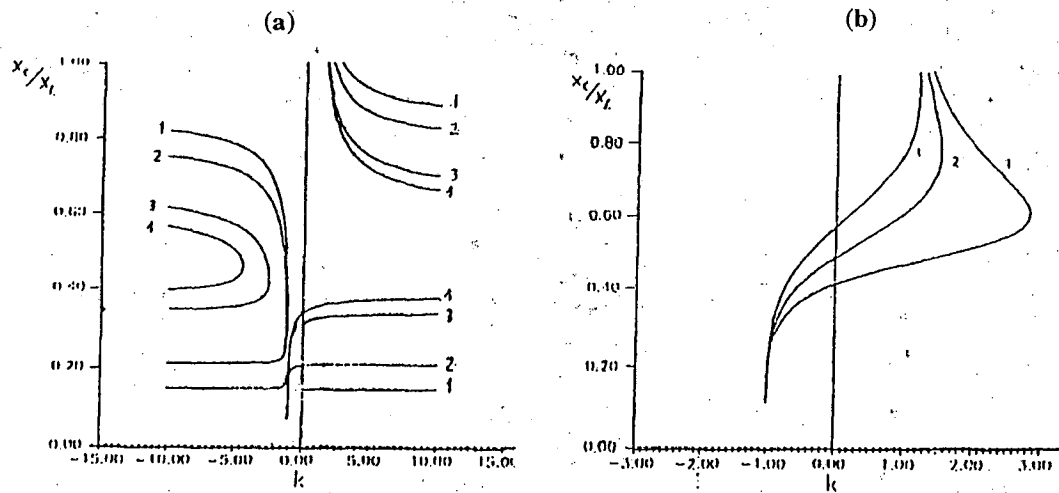


Fig. 6: Margen superior del plano (k_U, k_W) (A-D): dependencia de x_c en k_U en el rango $-10 < k_U < 10$, para $x_L = 3$; a) $U_c = 0,25$ (curva 1), $0,3$ (curva 2), $0,35$ (curva 3) y $0,357$ (curva 4); b) $U_c = 0,375$ (curva 1), $0,39$ (curva 2) y $0,41$ (curva 3), (notar el cambio de coordenadas en abscisas).

cambio de estabilidad (como una transición de fases, inducida aquí por las condiciones de contorno). Indudablemente, esta clase de comportamiento es suficiente interesante como para merecer un estudio más detallado.

Como comentario general, podemos ver que los sistemas bicomponentes del tipo *activador-inhibidor* poseen una estructura mucho más rica que los sistemas monocomponentes biestables, al ser planteados en geometría finita y con condiciones de contorno del tipo *albedo*. El parámetro de albedo y el umbral de excitabilidad surgen como parámetros de contorno que determinan el tipo y la naturaleza de las estructuras resultantes, siendo la estabilidad de las mismas quien selecciona la solución estacionaria.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado con apoyo parcial del CONICET.

REFERENCIAS

1. P. C. Hohenberg y M. C. Cross: *An introduction to pattern formation in nonequilibrium systems*, en *Fluctuations and Stochastic Phenomena in condensed matter* (ed. L. Garrido), Springer-Verlag, 1986.
2. C. Borzi y H. S. Wio: *Phys. Lett.* **A160**, 247 (1991).
3. C. Schat y H. S. Wio: *Physica* **A180**, 295 (1992).
4. a) H. S. Wio, G. Izús, O. Ramírez, R. Deza y C. Borzi. *J. Phys. A: Math. Gen.* **26**, 4281 (1993). b) H. S. Wio, C. Borzi, G. Izús, O. Ramírez y R. Deza: *Anales AFA* **3**, 60 (1993).
5. S. Koga & Y. Kuramoto, *Prog. Theor. Phys.* **63**, 106 (1980).