

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA

**REGIMES DE ATIVIDADE E SINCRONIZAÇÃO EM
NEURÔNIOS DE RULKOV***

Everton João Agnes

Dissertação elaborada sob orientação do Professor Leonardo Gregory Brunnet, co-orientação do Professor Rubem Erichsen Jr. e apresentada ao Instituto de Física da UFRGS em preenchimento do requisito final à obtenção do título de Mestre em Física.

Porto Alegre
Março de 2010

* Trabalho financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)

Agradecimentos

Agradeço

aos professores Leonardo e Rubem pela dedicação na orientação deste trabalho;

aos meus pais, Enio e Clarice, meus irmãos, Evandro e Eduardo;

à minha namorada, Elisa;

aos amigos, colegas e professores do Instituto;

aos amigos de fora do Instituto.

Muito Obrigado a todos que ajudaram na realização deste trabalho, direta ou indiretamente.

Resumo

No presente trabalho é explorada em detalhe a implementação de um modelo de neurônio de tempo discreto proposto por Nikolai Rulkov, tanto em neurônios isolados como em redes de neurônios acoplados. Primeiramente, o neurônio individual é analisado com a construção do espaço de fases e com a identificação dos estados assintóticos do sistema no espaço de parâmetros através do cálculo do maior expoente de Lyapunov. Em seguida, duas células idênticas são conectadas via sinapse elétrica simétrica e homogênea. Fixando um dos parâmetros de controle do mapa, relações entre bacias de atração e diferenças de fase entre trens de pulsos são estudadas, assim como medidas de variância e covariância do sistema. Finalmente, é criada uma rede quadrada composta por neurônios idênticos, com conexões elétricas homogêneas e simétricas entre primeiros vizinhos, e é investigada a estabilidade dos diferentes regimes de sincronização que emergem macroscopicamente. Com o auxílio dos parâmetros de ordem variância e covariância e da distribuição de fases, também é construído um diagrama resumindo as configurações em que ocorrem cada regime e suas respectivas transições.

Abstract

In the present work the implementation of a map-based neuron model proposed by Nikolai Rulkov is studied, both in isolated neurons and in coupled neurons networks. Initially, the individual neuron is analyzed through the construction of the phase space and the identification of asymptotic states of the system on the parameters space using the larger Lyapunov exponent calculation. Then, two identical cells are connected through symmetric and homogeneous electrical synapses. Fixing one of the control parameters of the map, relations between basins of attraction and phase difference between spike bursts are studied, as well as measures of the system variance and covariance. Finally, a square network composed by identical neurons is created, the connections are among the first neighbors, are homogeneous and symmetric. The stability of the different synchronization regimes that emerge macroscopically is investigated. With the aid of the order parameters variance and covariance and of the phase distributions, a diagram is also constructed, summarizing the configurations set in which each regime occurs and their respective transitions.

Sumário

1. Introdução	8
2. Modelos de atividade neural individual	11
2.1 Modelos de tempo contínuo	11
2.2 Modelo de Rulkov	12
2.2.1 Espaço de fases	14
2.2.2 Espaço de parâmetros	17
2.2.3 Expoente de Lyapunov	22
2.2.4 Estímulo externo	23
3. Acoplamento entre dois neurônios	28
3.1 Sinapse elétrica	28
3.2 Parâmetros de caracterização de comportamento coletivo	30
3.2.1 Diferenças de fase	30
3.2.2 Variância e Covariância	33
3.3 Diagrama $g \times \sigma$	37
4. Rede bidimensional	39
4.1 Arquitetura de conexão	39
4.2 Parâmetros de caracterização de regimes de sincronização	40
4.2.1 Distribuição de fases	40
4.2.2 Variância e covariância	41
4.3 Regimes de sincronização	41
4.4 Diagrama $g \times \sigma$	45
4.5 Condições iniciais e estados assintóticos	49
5. Conclusão	54
Referências Bibliográficas	57

Capítulo 1

Introdução

Descobrir como funciona o cérebro: essa curiosidade impulsiona o contínuo avanço da pesquisa na área da neurociência, que estuda propriedades referentes a redes neurais, desde as relativamente simples, como o sistema que controla o aparelho digestivo de crustáceos [1], até as mais complexas, como o cérebro humano. Sendo esse o órgão que controla o raciocínio, a cognição, a coordenação motora e uma grande parte de processos inconscientes do organismo humano.

O estudo começou a tomar forma quando Camillo Golgi descobriu um meio de escurecer algumas células cerebrais, concluindo que este órgão era formado por um contínuo de unidades interligadas, como uma rede cristalina. Mais tarde, Santiago Ramon y Cajal, usando a mesma técnica desenvolvida por Golgi, postulou que o tecido nervoso era constituído por muitas células discretas, chamadas de neurônios, ligadas umas às outras por conexões denominadas sinapses.

A célula básica para o funcionamento cerebral é constituída por diferentes partes, com distintas funções. Como mostrado na figura 1.1, o neurônio [2] é essencialmente formado por um corpo celular, ou soma, um núcleo, dendritos, um axônio e terminais do axônio. Dendritos são ramificações pelas quais um determinado neurônio recebe os estímulos provenientes de outras células. Axônio é um prolongamento do corpo celular por onde um impulso elétrico, gerado a partir de reações químicas, propaga-se para interagir com outros neurônios ou músculos, via terminais do axônio, podendo estar relativamente perto ou longe dele. O neurônio é uma célula polarizada: há uma diferença de potencial elétrico entre os meios intra e extracelular, devido às concentrações de íons em cada meio. Essa diferença define o chamado potencial de membrana, que varia de acordo com a quantidade de íons no meio intracelular e tem um valor estacionário de -70 mV.

A sinapse elétrica [3, 4, 5, 6], também chamada de junção comunicante, é definida como o encontro de duas células próximas, onde é criado um canal de passagem constante de íons. A sinapse é uma separação de aproximadamente $3,5$ nm onde formam-se canais

hidrofílicos. A corrente transportada pelas células devido a sinapse elétrica "não é alta" e está associada a alguns fatores, como o número de canais formados. A troca de íons entre duas células, devido à junção comunicante, é causada pela diferença entre os potenciais de membrana. As trocas acontecem nos dois sentidos, apesar de haver exceções, nas quais os íons transferem-se somente de uma célula para a outra.

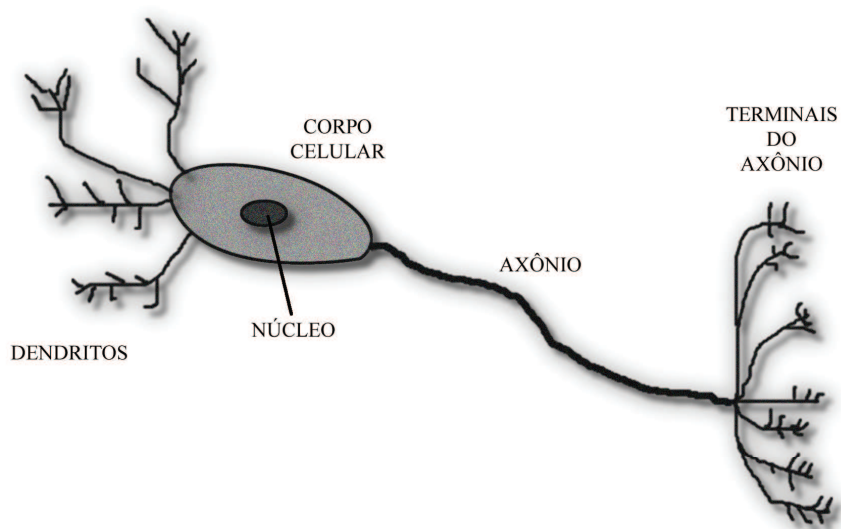


Fig. 1.1: *Esquema do neurônio biológico real.*

Diferentemente da sinapse elétrica, a sinapse química [4] é definida como o encontro de um terminal do axônio de um neurônio, chamado de pré-sináptico, com um dendrito ou corpo celular de outro, chamado de pós-sináptico. Há uma separação de aproximadamente 20 a 40 nm entre as duas extremidades. Existe um potencial limiar de aproximadamente -30 mV que, quando ultrapassado, provoca reações dentro da célula resultando em um disparo: pulso elétrico que se propaga pelo axônio. Quando este pulso chega à extremidade do neurônio pré-sináptico, neurotransmissores são liberados, acoplando-se aos receptores do neurônio pós-sináptico, abrindo um canal para a passagem de determinado grupo de íons. Cada diferente neurotransmissor acopla-se a um receptor específico, como chave e fechadura, e estão associados à passagem de um tipo de íon, como sódio (Na^+) ou cloreto (Cl^-), por exemplo.

De um modo geral, há principalmente dois neurotransmissores: glutamato, geralmente associada com a passagem de íons positivos e GABA, associada com a passagem de íons negativos. Consequentemente, existem somente dois tipos de sinapse química, uma dita excitatória e outra inibitória. Quando a corrente sináptica é formada por íons posi-

tivos, ela é excitatória, ou seja, acresce positivamente o potencial de membrana do neurônio pós-sináptico, aproximando-o do limiar para a geração de pulso. Ao contrário, sendo formada por íons negativos, a sinapse é inibitória, diminuindo o potencial de membrana do neurônio pós-sináptico, afastando-o do limiar de geração de pulso. Em ambos os tipos de sinapse, tanto elétrica quanto química, há plasticidade, ou seja, grandezas relacionadas com a intensidade da interação são alteradas de acordo com a atividade dos neurônios acoplados.

Por serem mais simples, sinapses elétricas podem ser consideradas como as primeiras existentes em organismos na evolução de redes neurais. São conhecidas por gerações de padrões em conjunto com sinapses químicas, como no sistema digestivo de crustáceos [7], ou sem vínculo aparente com conexões químicas, como no peixe-elétrico [8]. Elas estão associadas com reações rápidas e diferentes estados de sincronizações espaço-temporais.

Em redes homogêneas, ou seja, com células neurais iguais e conexões simétricas, poucas situações de sincronização podem ser encontradas, mas, a existência de configurações que permitem multi-estabilidade de regimes, indicando diferentes estados de atividade global final dependendo somente da condição inicial, é de interesse físico e biológico. A obtenção de um sistema capaz de codificar informação e outras tarefas que redes neurais reais realizam requer a utilização de diferenciação sináptica, como sinapses químicas heterogêneas e de longo alcance [9].

Para entender o funcionamento de uma rede neural complexa, buscar-se-á fazê-lo a partir da soma das partes: inicia-se entendendo o neurônio individual e após, o efeito da comunicação de uma célula com outras. Sendo a conexão elétrica mais simples, é interessante estudá-la isoladamente, primeiro tendo apenas duas células [10, 11, 12], e após incrementando para uma rede complexa onde muitos neurônios estão conectados [13, 14, 15, 16].

Buscando diferentes regimes de comportamento, tanto individual quanto coletivo, o estudo será restrito a acoplamentos elétricos homogêneos. Na sequência, este trabalho é dividido na seguinte forma: o segundo capítulo introduz a ideia de modelagem neural, apresenta um sistema matemático modelo introduzido por Rulkov [17] e analisa matematicamente seu comportamento temporal. No terceiro capítulo estuda-se o comportamento de dois neurônios acoplados eletricamente. O quarto capítulo apresenta uma expansão do terceiro capítulo, onde uma rede bidimensional formada por neurônios virtuais é criada, com acoplamento de primeiros vizinhos. O quinto e último capítulo encerra o presente trabalho, discutindo e apresentando a conclusão sobre os resultados encontrados. Alguns resultados apresentados já foram publicados [18].

Capítulo 2

Modelos de atividade neural individual

Neste capítulo será introduzida a ideia da modelagem de neurônios, com a breve apresentação de alguns exemplos¹. Por fim, o modelo criado por Nikolai Rulkov será descrito e discutido amplamente.

2.1 Modelos de tempo contínuo

A evolução dos métodos experimentais em neurociência permitiu a investigação da atividade elétrica gerada por um neurônio isolado e sua resposta em relação a influências externas. A partir de medidas feitas no axônio gigante de uma lula, em 1939 [20], Hodgkin e Huxley modelaram matematicamente os processos intracelulares do neurônio isolado, com equações diferenciais que governam a evolução temporal do potencial de membrana e de cada tipo de corrente transportada pela célula [21].

Criado diretamente a partir de um neurônio biológico, o modelo de Hodgkin-Huxley (HH) possui muitas equações e parâmetros. A equação principal envolve a evolução do potencial de membrana, que determina como o neurônio influencia outras células que estão acoplados a ele. As demais equações descrevem a evolução temporal de correntes iônicas e processos relativos a essas correntes.

Após a publicação do modelo HH, FitzHugh começou a investigar suas propriedades com ferramentas de dinâmica não linear. A dificuldade em implementar as equações em um computador analógico e, principalmente de manutenção do aparelho², incentivaram a simplificação do conjunto de equações. Desse modo, um novo conjunto mais simples e com resposta similar foi criado para estudar as propriedades dinâmicas. Conhecido como modelo de FitzHugh-Nagumo (FN) [22, 23], ele é constituído por duas equações diferenciais

¹ Comparação entre tipos de atividade de um neurônio isolado e modelos pode ser encontrado em [19].

² Computadores analógicos da época envolviam várias camadas de estantes com válvulas, além de resposta via impressoras. Diferentemente dos computadores digitais, os equipamentos analógicos eram instáveis, devido ao seu modo de operação.

de primeira ordem acopladas e, de forma geral, possui seis parâmetros de controle.

A partir do modelo FN, Hindmarsh e Rose fizeram modificações para criar um conjunto de equações que descrevesse a atividade de um neurônio de disparos com resposta realista a alterações na corrente de entrada, mais precisamente o efeito *tail current reversal*³. Foi então criado o modelo de Hindmarsh-Rose (HR) de duas variáveis, com duas equações diferenciais de primeira ordem acopladas e de forma geral, quatro parâmetros constantes e uma variável correspondente à corrente injetada [24].

Posteriormente, com o intuito de criar um conjunto de equações que descrevesse a atividade de neurônios do caracol *Lymnaea stagnalis* [25], que ao ser injetado por corrente externa constante produz trens de pulsos caóticos, Hindmarsh e Rose adicionaram uma terceira equação diferencial, associada a uma nova variável. Surgiu assim o modelo HR de três dimensões [26, 27]. A terceira componente auxilia na alternância entre os regimes quiescente e ativo, formando trens de pulsos. É sabido, pelo teorema de Poincaré-Bendixson, que um conjunto de duas equações diferenciais de primeira ordem não pode ter comportamento caótico. Desse modo, o modelo tridimensional também apresenta, sob parâmetros adequados, caos determinístico. O novo modelo HR possui três equações diferenciais acopladas, sete parâmetros e uma variável correspondente à corrente injetada.

Dentre os citados anteriormente, apenas o modelo HH descreve as correntes reais transportadas de uma célula para outra. FN e HR simulam o potencial de membrana com variáveis auxiliares para criar uma dinâmica complexa com os mesmos cenários de bifurcação.

Além do estudo da atividade de neurônios isolados, é importante a simulação de sistemas com um número grande de neurônios interligados, para investigar propriedades de comportamento coletivo. A implementação de uma rede formada por neurônios de modelos de tempo contínuo, como HH e HR, tem um elevado custo computacional, o que torna as simulações lentas.

2.2 Modelo de Rulkov

A partir da ideia de criar um conjunto de equações computacionalmente simples e com propriedades de neurônios reais, Rulkov propôs um modelo de neurônio isolado com variáveis de estado contínuas mas com evolução temporal discreta [28, 17]. Anteriormente, distintos modelos de evolução temporal discreta também haviam sido propostos [29, 30].

³ Efeito caracterizado pelo decaimento rápido do potencial de membrana para um valor abaixo do correspondente ao repouso, seguido de lento retorno ao valor de quiescente. É visto, por exemplo, ao retirar-se uma corrente externa constante que deixa o neurônio inativo, mas com potencial de membrana acima do potencial de repouso.

Sendo discreto, duas equações acopladas permitem o surgimento de caos determinístico. Na descrição da evolução temporal do potencial de membrana, ele possui propriedades semelhantes ao modelo HR.

O neurônio virtual criado por Nikolai Rulkov é constituído pela aplicação [17]:

$$x(t + 1) = f(x(t), x(t - 1), y(t) + \beta(t)), \quad (2.1)$$

$$y(t + 1) = y(t) - \mu(x(t) + 1) + \mu\sigma(t). \quad (2.2)$$

Aqui, t é o tempo discreto, ou número de iteração, $x(t)$ corresponde ao potencial de membrana do neurônio e $y(t)$ é uma variável auxiliar de evolução lenta, devido ao pequeno valor do termo μ ($\mu \ll 1$), que é assumido $\mu = 0,0005$, fixo, em todo o trabalho. Os parâmetros $\beta(t)$ e $\sigma(t)$ estão associados a correntes externas. A função que descreve a evolução temporal do potencial de membrana é dada por:

$$f(x, \tilde{x}, u) = \begin{cases} \alpha(1 - x)^{-1} + u, & x \leq 0 \quad e \quad \tilde{x} \leq 0 \\ \alpha + u, & 0 < x < \alpha + u \quad e \quad \tilde{x} \leq 0 \\ -1, & x \geq \alpha + u \quad ou \quad \tilde{x} > 0, \end{cases} \quad (2.3)$$

onde a constante α é um parâmetro de controle do mapa.

A figura 2.1 mostra a função $f(x, \tilde{x}, y)$ em função de x para $y = -4, 3$, fixo, e $\alpha = 7, 0$. Com esta configuração, o mapa de retorno apresenta um ciclo super-estável, P_k , apresentado em linhas pontilhadas. Para o ciclo, k representa o período, onde $k = 5$ iterações. A curva ainda apresenta um ponto fixo estável e um instável, x_e e x_i , respectivamente, que tem suas posições alteradas conforme a variação lenta de y no tempo, gerando uma segunda escala de tempo e uma dinâmica complexa.

Na versão original [17], a função descrita pela equação 2.3 não contém a variável \tilde{x} , assim os valores para o instante $t + 1$ dependem somente de t . Porém, ao acoplar o neurônio isolado com outras células, o potencial de membrana x pode ter seu valor maior que zero por mais de duas iterações, descaracterizando o pulso elétrico, ou disparo, que deve ter curta duração. A adição do termo \tilde{x} também mantém o potencial no valor $x = -1$ por duas iterações, fazendo com que a frequência de disparos não possa ser extremamente alta no período ativo de trens de pulsos. Essa modificação foi proposta nas conclusões do artigo de Rulkov [17].

Um neurônio isolado, sem estímulos externos, tem os parâmetros $\beta(t)$ e $\sigma(t)$ constantes, $\beta(t) = \beta$ e $\sigma(t) = \sigma$. Desse modo, torna-se útil a troca de variável $y(t) + \beta \rightarrow y(t)$, transformando o mapa para a forma

$$x(t + 1) = f(x(t), x(t - 1), y(t)), \quad (2.4)$$

$$y(t + 1) = y(t) - \mu(x(t) + 1) + \mu\sigma. \quad (2.5)$$

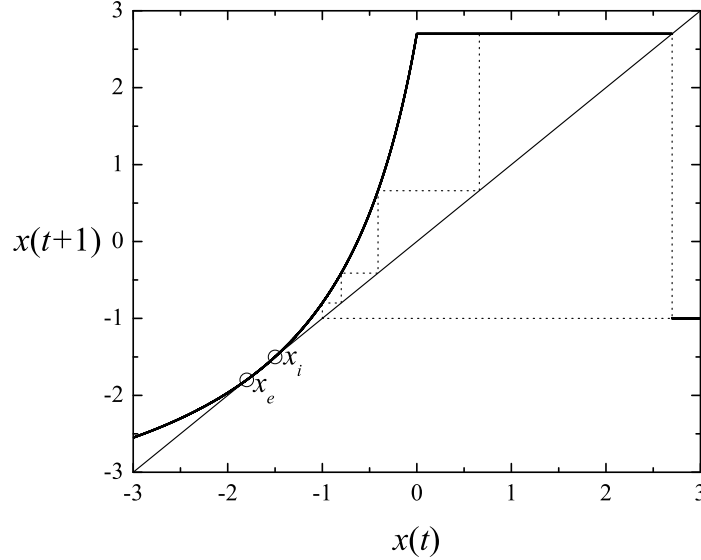


Fig. 2.1: Mapa de retorno para a variável rápida $x(t)$ com $y = -4,3$ e $\alpha = 7,0$. Linhas contínua e pontilhada representam, respectivamente, a função $f(x, \tilde{x}, y)$ e o ciclo super-estável P_k . Os pontos fixos estável e instável estão indicados por x_e e x_i , respectivamente.

Como resultado, tem-se um modelo com dois parâmetros principais de controle, α e σ , além de μ . Nos intervalos $-1 \leq \sigma \leq 1$ e $2 \leq \alpha \leq 8$ o sistema apresenta uma variedade de estados assintóticos, tais como quiescência, pulsos contínuos e trens de pulso, como mostram as figuras 2.2 e 2.3. Na figura 2.2 são mostrados a transição do regime de pulsos para a quiescência em (a) e pulsos contínuos em (b) e (c), com diferentes frequências médias. Na figura 2.3 são mostrados três distintos comportamentos dentro do regime de trens de pulsos. Nota-se que para $\alpha \leq 4,0$ o mapa produz somente pulsos contínuos além da quiescência, enquanto que para $\alpha > 4,0$ podem ser gerados quiescência, trens de pulsos e pulsos contínuos.

2.2.1 Espaço de fases

A partir da equação 2.5 é possível observar que y é constante para $x = x_S$, onde

$$x_S = -1 + \sigma. \quad (2.6)$$

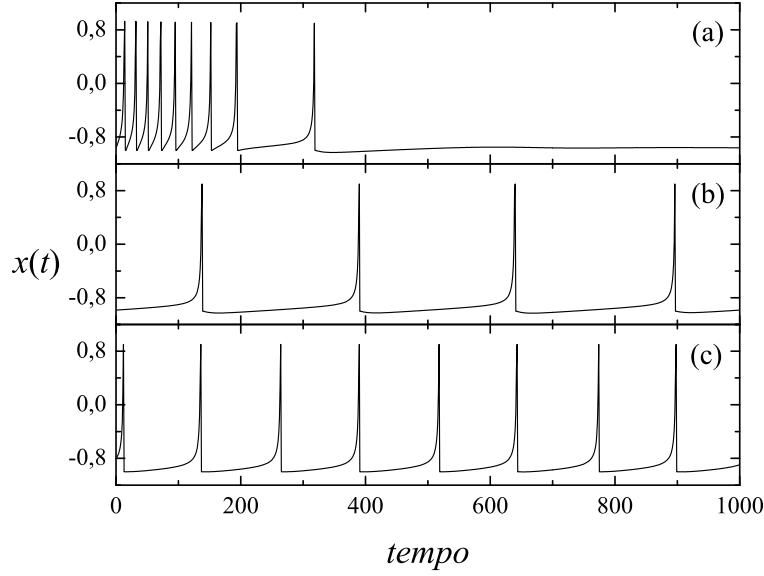


Fig. 2.2: *Evolução temporal da variável $x(t)$ com $\alpha = 3,8$ e diferentes valores do parâmetro σ . Em (a) transição do regime de pulsos contínuos para quiescência e, em (b) e (c), pulsos contínuos com diferentes frequências de disparos. Parâmetro $\sigma = -0,01, 0,05$ e $0,1$ em (a), (b) e (c), respectivamente.*

Se $x < x_S$, y cresce lentamente e caso $x > x_S$, y decresce lentamente.

A partir da equação 2.3 é obtida a relação para os pontos fixos de x , no regime de quiescência, $x \leq 0$,

$$y_S = x_p - \frac{\alpha}{1 - x_p}. \quad (2.7)$$

A construção do espaço de fases (x, y) requer, além dos pontos fixos referentes a regimes inativos, a representação dos regimes ativos do neurônio. Para isso são consideradas trajetórias periódicas geradas com y fixo (tratado como um parâmetro), como na figura 2.1. Essas trajetórias periódicas são representadas a partir da média calculada no ciclo

$$x_{médio} = \frac{1}{k} \sum_{n=1}^k f^{(n)}(-1, -1, y). \quad (2.8)$$

Na equação, k é o período do ciclo limite P_k e $f^{(n)}(-1, -1, y)$ é a n ésima iteração da equação 2.3 iniciando com $x = \tilde{x} = -1$ e para um y fixo. Os ciclos são super-estáveis, exceto os que contem o ponto $x = 0$, onde há uma bifurcação. À medida que y decresce, k cresce ($k \rightarrow k + 1$), sendo essa variação ocorrida nos pontos de bifurcação.

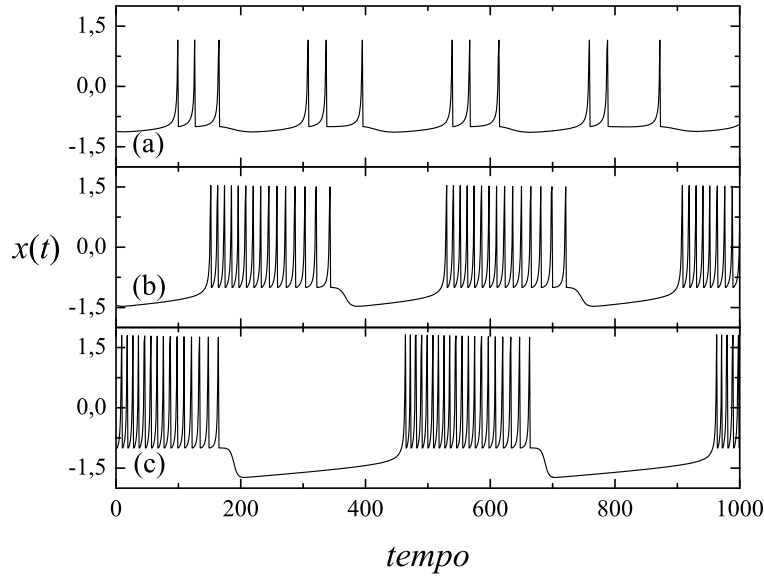


Fig. 2.3: Exemplos de atividade neural gerado pelo mapa no regime de trens de pulsos. Em (a), (b) e (c), os parâmetros são, respectivamente, $\alpha = 4,5$ e $\sigma = 0,14$, $\alpha = 5,5$ e $\sigma = -0,021$, e $\alpha = 5,5$ e $\sigma = 0,19$.

A figura 2.4 mostra o espaço de fases (x, y) para dois sistemas: com $\alpha = 4$ e $\alpha = 7$ em (a) e (b), respectivamente. Nos gráficos, a equação 2.7 cria duas ramificações de movimento lento, uma estável, S_{pe} , e outra instável, S_{pi} . O ponto de encontro das duas ramificações é no ponto de mínimo da função em relação a y

$$x_{min} = 1 - \sqrt{\alpha}. \quad (2.9)$$

A ramificação é estável para $x_p < 1 - \sqrt{\alpha}$ e instável para $x_p > 1 - \sqrt{\alpha}$. Também é mostrado o ponto de operação (PO), que é definido pela junção das equações 2.6 e 2.7.

Para valores de α abaixo de 4, há duas possibilidades de comportamento: silêncio ou pulsos contínuos. O primeiro caso acontece quando o ponto (PO) está sobre a ramificação estável. O ponto transforma-se em um atrator estável, como mostrado na figura 2.4 (a). Se o ponto está sobre a ramificação instável, o neurônio exibe atividade de pulsos contínuos, governada pela ramificação estável S_{pulsos} dada por pontos gerados a partir da equação 2.8.

Valores de α acima de 4 permitem três possibilidades: silêncio, trens de pulsos ou pulsos contínuos. Assim como no caso em que $\alpha < 4$, o regime de quiescência é obtido quando (PO) está sobre a ramificação estável S_{pe} e os regimes de trens de pulsos e pulsos contínuos são exibidos quando (PO) está sobre a ramificação instável S_{pi} . Existe uma

transição descontínua entre os regimes de trens de pulsos e pulsos contínuos, havendo uma pequena região de coexistência. Essa transição é possível somente para situações em que $x_S \geq -1$, ou seja, $\sigma \geq 0$.

Setas na figura 2.4 indicam as trajetórias que o sistema percorre no espaço de fases de acordo com o ponto de operação indicado. Para (a), o ponto de operação é um atrator estável de quiescência. Em (b) há uma órbita que une a ramificação estável de movimento lento com a ramificação de movimento rápido. A ramificação S_{pulsos} representa o período ativo do regime de trens de pulsos, enquanto a ramificação de movimento lento representa o período quiescente ou refratário. Também é mostrado o número de iterações, ou período k , correspondente a duas regiões da ramificação ativa, S_{pulsos} .

Além do espaço de fases, é interessante a construção da evolução temporal do mapa no espaço (x, y) . A estrutura é similar, porém y não é uma constante e assim é visível como as duas variáveis acopladas evoluem. A figura 2.5 mostra a evolução temporal para três diferentes tipos de regime. Pulsos contínuos caóticos em (a), trens de pulsos caóticos em (b) e trens de pulsos periódicos em (c). Atividades referentes às figuras 2.2 (c), 2.3 (a) e (c), respectivamente. Os gráficos foram construídos com 1000 pontos em cada curva, após remoção de transiente.

A figura 2.6 possui os mesmos pontos da figura 2.5 (b), mas com curvas adicionais e sem ligações entre os pontos. Estão representadas as ramificações S_{pe} e S_{pi} , além das curvas que compõem a função $f(x, \tilde{x}, y)$, dada pela equação 2.3. São elas a curva $x = \alpha + y$, a curva $x = -1$ e três curvas para representar as que seguem iterações feitas a partir da função f pela regra

$$x_{n+1} = \frac{\alpha}{(1 - x_n)} + y, \quad (2.10)$$

onde $x_0 = -1$. No gráfico estão as curvas referentes a x_4 , x_5 e x_6 .

2.2.2 Espaço de parâmetros

A partir do espaço de fases é possível descobrir a relação entre os parâmetros de controle, α e σ , que separa as regiões de quiescência e atividade do mapa. Para ser ativo, o ponto de operação (PO) deve estar localizado sobre a ramificação instável de movimento lento, indicando que o limiar, no limite $\mu \rightarrow 0$, é dado pela equação 2.9. Pela definição do ponto de operação, dado pela equação 2.6, o limiar de excitação corresponde a

$$\sigma_S = 2 - \sqrt{\alpha}, \quad (2.11)$$

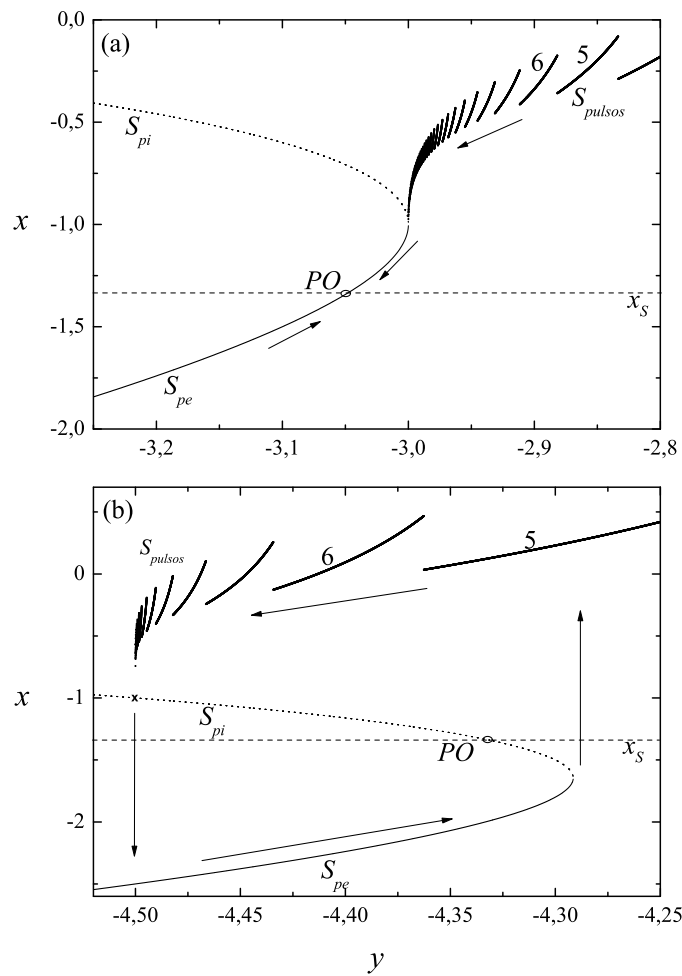


Fig. 2.4: Espaço de fases do modelo de Rulkov. Gráficos com $\alpha = 4$ e $\alpha = 7$ em (a) e (b), respectivamente. Valores do parâmetro α onde ocorrem quiescência e pulsos contínuos tem estrutura equivalente à mostrada em (a), enquanto valores onde ocorrem quiescência, trens de pulsos e pulsos contínuos tem estrutura equivalente à mostrada em (b). Estão representadas as ramificações estáveis, S_{pe} e S_{pulsos} , em linha cheia, e instável, S_{pi} em linha pontilhada. Curva $x = x_s$ representada em linha tracejada. Setas indicam o comportamento do mapa em ambos gráficos, quiescência em (a) e trens de pulsos em (b). Os números acima de linhas da ramificação S_{pulsos} indicam o período do ciclo super-estável correspondente.

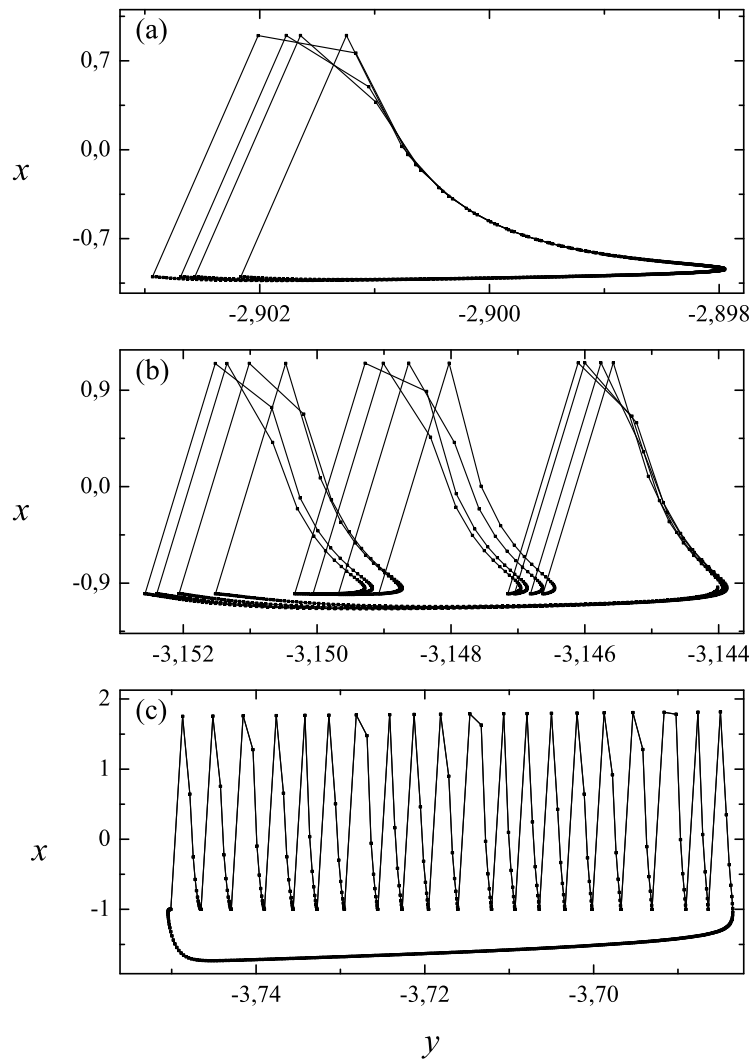


Fig. 2.5: *Evolução temporal do neurônio individual no espaço (x, y) calculada com 1000 iterações, representadas por pontos e ligadas por linhas cheias. Pulsos contínuos caóticos, trens de pulsos caóticos e trens de pulsos periódicos em (a), (b) e (c), respectivamente.*

onde o mapa é ativo para $\sigma \geq \sigma_S$ e inativo para $\sigma < \sigma_S$.

Além da curva σ_S , o espaço de parâmetros possui outra transição, entre os regimes de trens de pulsos e pulsos contínuos. Não sendo analítica a sua obtenção, a figura 2.7 mostra além da transição σ_S , duas curvas que separam as regiões de trens de pulsos, de pulsos contínuos e de coexistência dos dois regimes. Elas são representadas como T_1 e T_2 na figura 2.7 e foram obtidas por meio de histerese, apresentando resultados inéditos. O

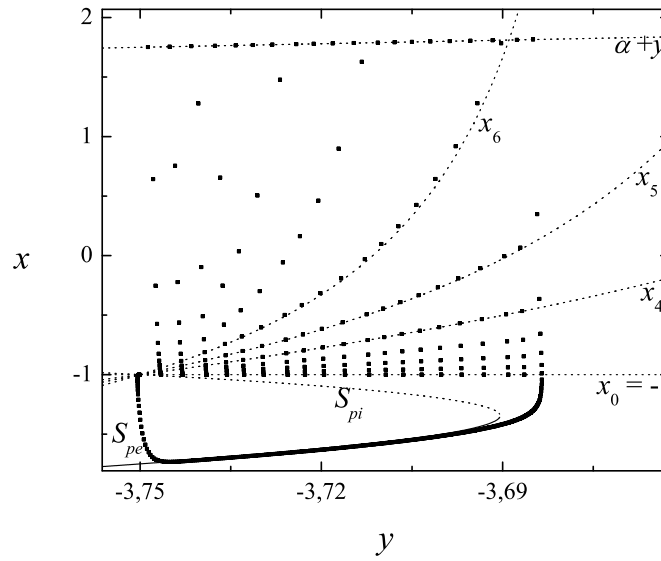


Fig. 2.6: Gráfico da evolução temporal do mapa no regime de trens de pulsos periódicos, gerado com mesmos pontos do gráfico 2.5 (c), sem ligação entre os pontos. Estão representadas as curvas $\alpha + y$, exemplos de curvas x_n , ambas em linhas pontilhadas, e as ramificações S_{pe} e S_{pi} , em linha cheia e pontilhada, respectivamente.

processo consiste em simular o neurônio com α e σ fixos, e após um longo período, $t \approx 10^5$ iterações, σ é alterado de modo que, $x(t_0^\sigma) = x(t_f^{\sigma'})$, onde t_0^σ e $t_f^{\sigma'}$ são os tempos inicial e final com parâmetros σ e σ' , sendo $\sigma = \sigma' + \Delta\sigma$ e $|\Delta\sigma| \ll 1$. Iniciando com valores de σ próximos do limiar σ_S e com $\Delta\sigma > 0$ é verificado em qual valor de σ o neurônio isolado não apresenta mais período quiescente, ou seja, possui $x(t) > -1 - \delta$, para qualquer instante t . Similarmente, começando com $\sigma \approx 1$ e tendo $\Delta\sigma < 0$, é verificado para qual valor de σ a célula inicia a apresentar o período quiescente, ou seja, há instantes de tempo t , em que $x(t) < -1 - \delta$. As medidas para construção do gráfico foram efetuadas utilizando $\delta = 0,0001$.

Pela análise do espaço de fases, foi visto que, mantendo y constante no mapa, o período do ciclo super-estável P_k diminui a medida que y cresce. Desse modo, quanto maior (menor) o valor de y , menor (maior) o período de disparos do neurônio. Pela equação 2.5, o valor médio de $y(t)$ aumenta linearmente com o incremento do parâmetro σ , que é constante. Assim nota-se que, o papel deste parâmetro no regime de pulsos contínuos é alterar a frequência média de disparos.

Se o neurônio está configurado para atividade de trens de pulsos, o parâmetro σ in-

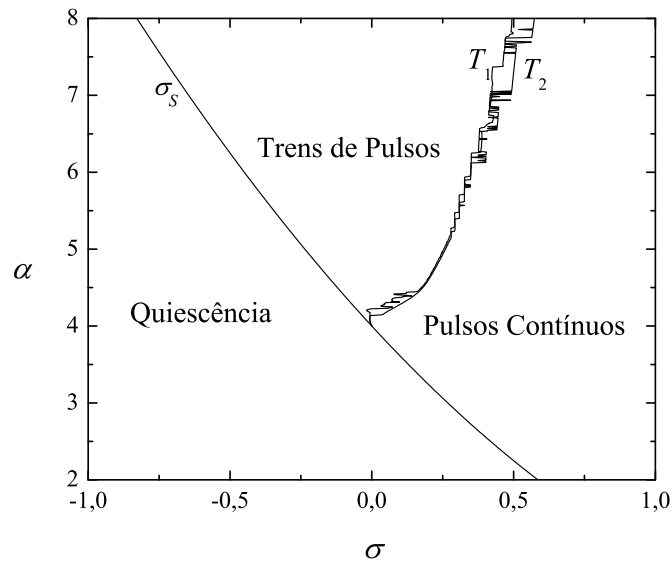


Fig. 2.7: Espaço de parâmetros (α, σ) com diagrama de estabilidade dos regimes de quiescência, trens de pulsos e pulsos contínuos. As curvas σ_S , que separa as regiões inativa e ativa, T_1 e T_2 , que separam as regiões de trens de pulsos e pulsos contínuos da região de coexistência destes regimes, estão representadas.

fluencia tanto o período ativo quanto o quiescente da atividade neural. A duração do período de silêncio está diretamente relacionado com o número de iterações do sistema na ramificação S_{pe} . O incremento na constante σ aumenta a velocidade de passagem por esta região no espaço de fases, porque há uma variação maior em y de acordo com a equação 2.5. O início do primeiro pulso, após o período quiescente, acontece quando $x(t) > x_S$ e $x(t-1) \leq x_S$, pois $y(t)$ começa a diminuir seu valor e o sistema inicia a transição para a ramificação S_{pulsos} . Quanto maior o valor de σ , maior o valor de x_S e, assim, mais pulsos são adicionados ao período ativo do regime. Com o aumento no número de pulsos, o período ativo também é incrementado.

O parâmetro α age de modo diferente na dinâmica do modelo; alterando seu valor positivamente, o valor médio de x eleva-se devido a sua contribuição direta na equação 2.3. A variável x está somada negativamente na equação 2.5, que rege o comportamento de y , fazendo com que, ao contrário do parâmetro σ , o período quiescente seja maior. Na região ativa, há menos pontos por pulso, devido a uma variação maior em x , gerando assim um aumento na frequência de disparos, no número de pulsos e também no período ativo.

2.2.3 Expoente de Lyapunov

Para caracterizar o conjunto de parâmetros de controle do mapa (α, σ) que contém evolução temporal periódica ou caótica, foi utilizado o maior expoente de Lyapunov, tendo sido obtidos resultados inéditos para este sistema. Um conjunto constituído de duas equações possui dois expoentes, sendo que o maior é suficiente para indicar a existência de caos. Para este modelo discreto foi utilizado a definição dada por [31]

$$\lambda_1 = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \|\mathbf{T}_x^n \vec{u}\|, \quad (2.12)$$

onde $\|\mathbf{T}\|$ é a determinante da matriz \mathbf{T} e

$$\mathbf{T}(x) = \mathbf{D}_x \vec{g} \quad (2.13)$$

é a matriz de derivadas parciais do mapa, aqui representado pelo vetor \vec{g} , cujas componentes são dadas pelas equações 2.4 e 2.5, sem considerar o termo $x(t-1)$ na equação 2.4⁴. O sub-índice 1 indica que está sendo tratado do maior expoente de Lyapunov. A partir dessa definição

$$\mathbf{T}_x^n = \mathbf{T}(g^{n-1}x) \dots \mathbf{T}(gx) \mathbf{T}(x). \quad (2.14)$$

O vetor \vec{u} é arbitrário para estabelecer o resultado desejado.

É sabido que para valores do expoente em que $\lambda_1 > 0$, o sistema apresenta caos determinístico, encontrado em diversos sistemas reais, inclusive em redes neurais e atividades de neurônios individuais.

A partir da definição 2.12 foi calculado o expoente de Lyapunov, λ_1 , variando os parâmetros do mapa, α e σ . A figura 2.8 mostra o valor do expoente de Lyapunov em função de σ e com $\alpha = 4$, constante. No presente trabalho é útil apenas sinal de λ_1 . A figura 2.9 mostra um gráfico de α vs σ , onde em preto o expoente λ_1 é positivo, indicando comportamento caótico e em cinza há quiescência. A linha horizontal indica $\alpha = 7$, que é o valor fixado para este parâmetro nos capítulos 3 e 4 para estudo de sistemas acoplados. As letras Q, B e S representam quiescência, trens de pulsos e pulsos, respectivamente⁵. Resultado também encontrado em [18].

⁴ Ao considerar o termo $x(t-1)$ da equação 2.4, o sistema deve ser transformado de forma a ter três equações, onde existiria uma nova variável $z(t+1) = x(t)$ e, conseqüentemente, $x(t+1) = f(x(t), z(t), y(t))$. Porém, o resultado para o expoente de Lyapunov não muda ao desconsiderar-se a terceira variável, o que facilita os calculos.

⁵ Provenientes dos termos em inglês *quiescence*, *bursts of spike* e *spikes*.

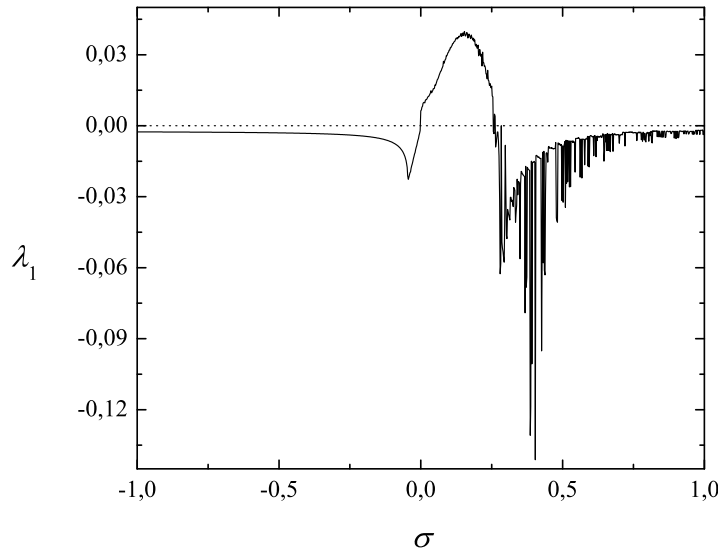


Fig. 2.8: *Maior expoente de Lyapunov λ_1 em função do parâmetro σ , com $\alpha = 4$. Onde $\lambda_1 > 0$ a atividade temporal é caótica.*

2.2.4 Estímulo externo

Sem influências externas, as variáveis $\beta(t)$ e $\sigma(t)$ foram transformadas em constantes, com β absorvida pela variável $y(t)$. Porém, a simulação da atividade de um neurônio estimulado via corrente externa, retorna a necessidade de tais variáveis, voltando-se a utilizar as equações 2.1 e 2.2, com a modificação $\sigma(t) \rightarrow \sigma + \sigma(t)$:

$$x(t+1) = f(x(t), x(t-1), y(t) + \beta(t)), \quad (2.15)$$

$$y(t+1) = y(t) - \mu(x(t) + 1) + \mu(\sigma + \sigma(t)). \quad (2.16)$$

Desse modo, α e σ continuam sendo parâmetros constantes do modelo, que definem o tipo de regime de atividade do neurônio, enquanto as variáveis $\beta(t)$ e $\sigma(t)$ representam a influência externa.

Para a simulação de injeção de corrente elétrica externa, é definida a variável $I(t)$, que corresponde à amplitude de corrente elétrica externa injetada no tempo t . A sua interação com o mapa acontece via $\beta(t)$ e $\sigma(t)$ de acordo com as relações

$$\beta(t) = \beta^e I(t) \quad (2.17)$$

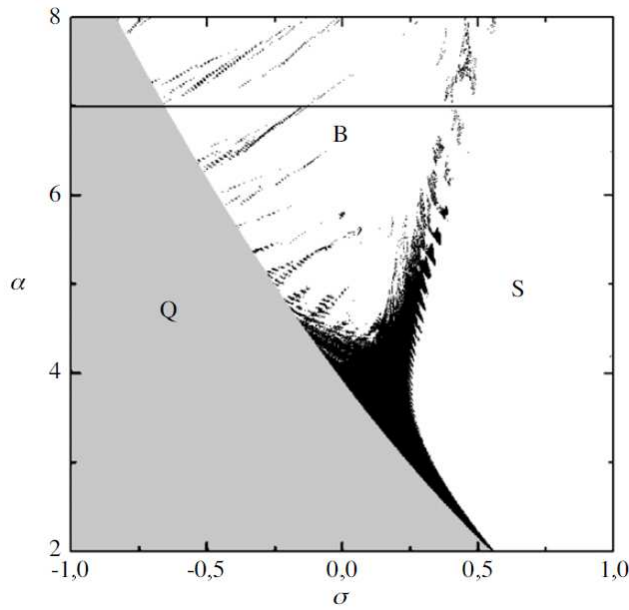


Fig. 2.9: Espaço de parâmetros (α, σ) com indicação de região que contém caos determinístico em preto e região quiescente em cinza. Letras Q, B e S representam quiescência, trens de pulsos e pulsos contínuos, respectivamente. Linha $\alpha = 7$ representada, valor fixado nos capítulos 3 e 4.

e

$$\sigma(t) = \sigma^e I(t). \quad (2.18)$$

Os parâmetros β^e e σ^e estabelecem a relação entre as respostas rápida e lenta, respectivamente, do neurônio em relação à corrente injetada. As figuras 2.10 e 2.11 ilustram, respectivamente, a injeção de um pulso positivo e negativo com diferentes valores para β^e e σ^e em um neurônio configurado com $\alpha = 4, 5$, $\sigma = 0, 2$ e $\mu = 0, 0005$.

Tendo $\beta^e = 0$ e $\sigma^e = 1$ (representado na figura 2.10 (a)), a injeção de corrente elétrica positiva aumenta a frequência de disparos. O acréscimo no valor de $\sigma(t)$ faz com que $y(t)$ cresça lentamente com o tempo e, conseqüentemente, o período do ciclo diminui. Se o pulso de corrente tem duração muito longa, o valor médio de $y(t)$ estabiliza e o mapa tem atividade equivalente a um neurônio isolado com σ_i , onde $\sigma_i = \sigma + \sigma^e I(t)$. Após a remoção da corrente, a frequência de disparos volta lentamente ao estado inicial, a medida que $y(t)$ decresce até o valor médio prévio.

No caso em que β^e e σ^e são diferentes de zero, mostrado na figura 2.10 (b) com $\beta^e = \sigma^e = 1$, o valor médio de $x(t)$ cresce rapidamente após o início da injeção de corrente, fazendo com que $y(t)$ decresça e a frequência aumente. Quando a corrente é removida,

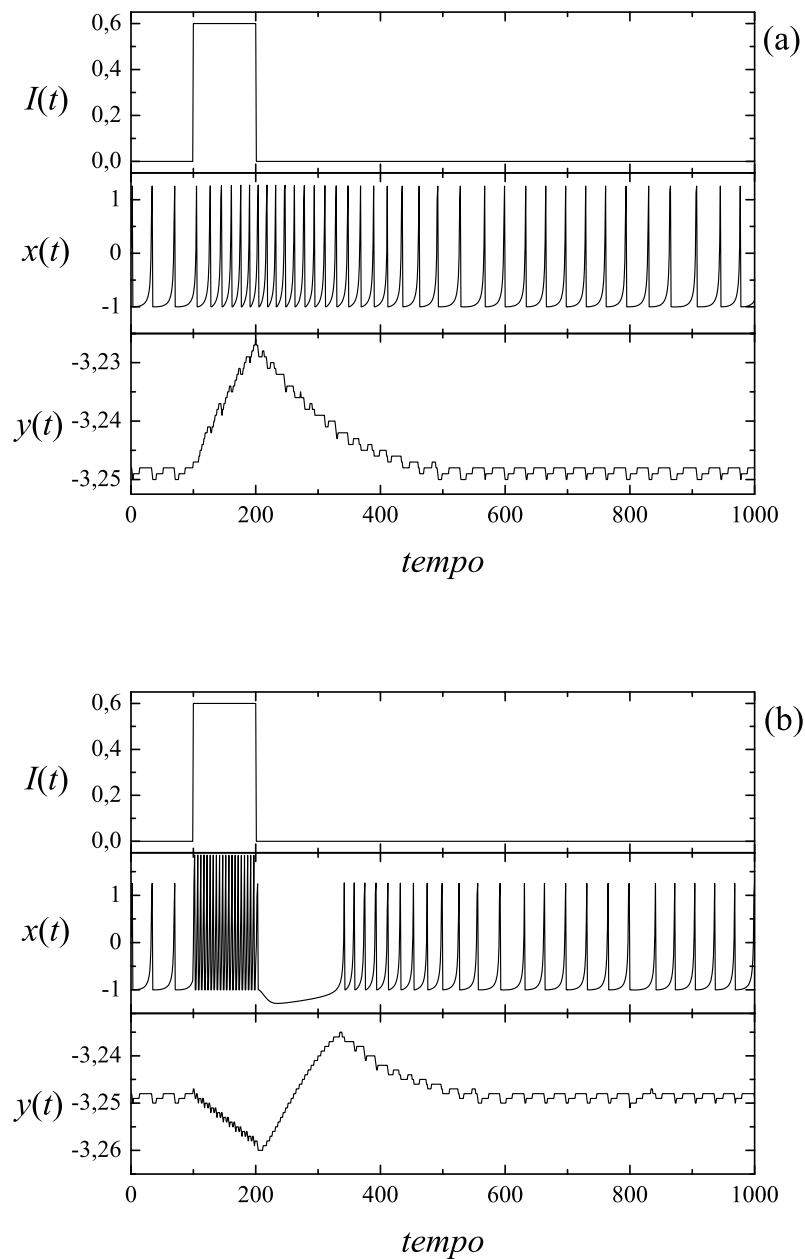


Fig. 2.10: Resposta do mapa à injeção de corrente elétrica externa. Pulso positivo com duração de 100 iterações aplicado ao neurônio configurado para regime de pulsos contínuos. Figura (a) com $\beta^e = 0$ e $\sigma^e = 1$, e figura (b) com $\beta^e = \sigma^e = 1$. Respostas com aumento de frequência e, aumento de frequência unido à hiperpolarização nos gráficos em (a) e (b), respectivamente.

o mapa encontra-se na região quiescente. Assim, o sistema deve percorrer a ramificação estável S_{pe} e as ramificações S_{pulsos} até chegar no ponto de operação original.

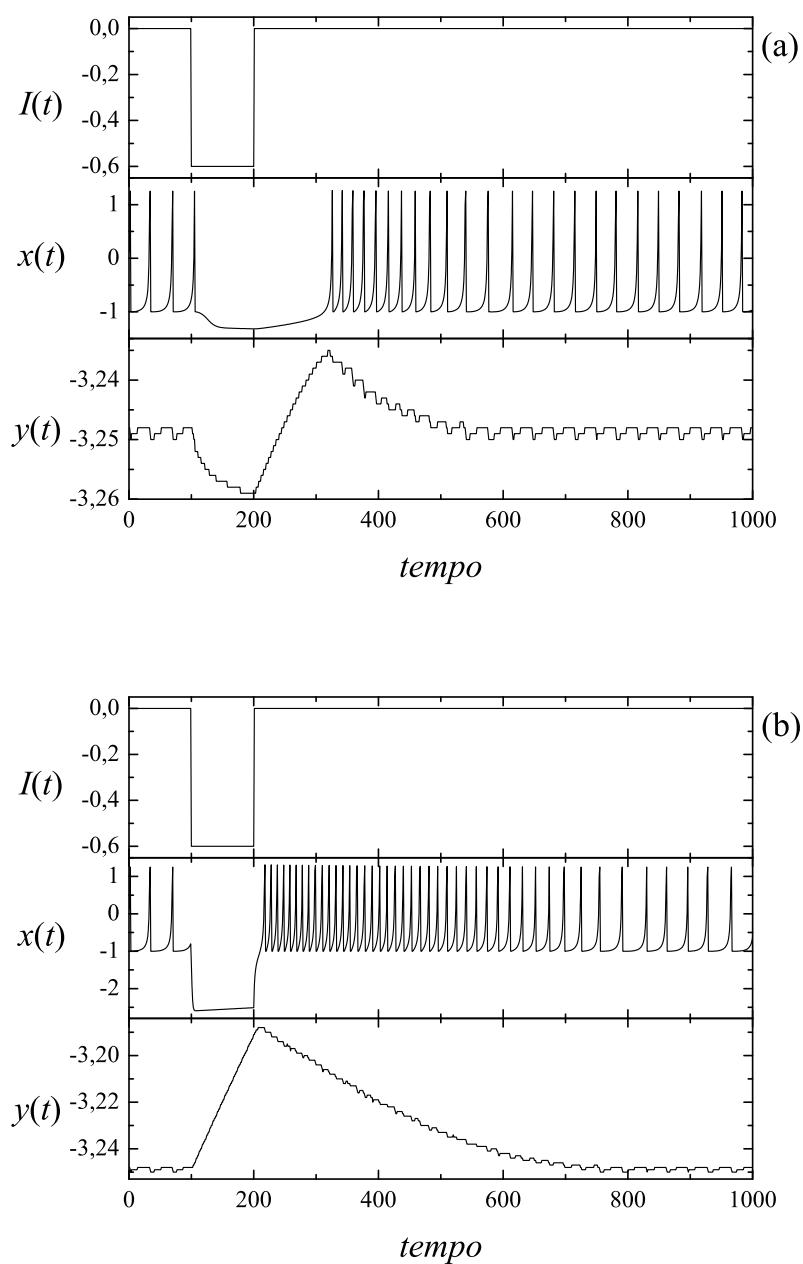


Fig. 2.11: Pulso negativo de corrente aplicado ao neurônio com duração de 100 iterações. Mapa configurado para regime de pulsos contínuos. Figura (a) com $\beta^e = 0$ e $\sigma^e = 1$, e figura (b) com $\beta^e = \sigma^e = 1$. Ambas respostas com quiescência, seguida de retorno ao regime original de atividade. Retorno lento em (a) e rápido em (b).

Quando o neurônio sofre a influência de um pulso negativo, com $\beta^e = 0$ e $\sigma^e = 1$, mostrado na figura 2.11 (a), o valor de $y(t)$ diminui, levando o sistema para o regime de

quiescência, sobre S_{pe} , até o ponto fixo atrator criado pela influência externa. Ao remover-se a corrente, o sistema percorre as ramificações S_{pe} e S_{pulsos} até o ponto de operação, similarmente à resposta após retirada de corrente da figura 2.10 (b).

Para o caso de $\beta^e = \sigma^e = 1$, mostrado na figura 2.11 (b), o comportamento de $x(t)$ é similar ao caso anterior, mas com uma queda abrupta, devido ao rápido decréscimo provocado diretamente pela variável $\beta(t)$. Como $y(t)$ aumenta durante a injeção de corrente, o retorno para o regime ativo acontece rapidamente após a remoção da corrente externa, com alta frequência de disparos e com lenta volta ao regime original.

Capítulo 3

Acoplamento entre dois neurônios

Neste capítulo serão apresentados resultados originais referentes ao acoplamento elétrico entre dois neurônios. Parâmetros de ordem serão introduzidos para descrever os diferentes modos de sincronização observados. Para diferenciar os neurônios que estão acoplados, será utilizada a notação de sub-índice.

3.1 Sinapse elétrica

A sinapse elétrica, também conhecida como junção comunicante, foi brevemente descrita no capítulo de introdução. Como explicado anteriormente, duas células próximas podem criar canais hidrofílicos por onde há passagem de íons, formando uma corrente elétrica. A partir dessa corrente iônica é possível definir a condutância, sendo o inverso da resistência elétrica entre duas células. Sabendo que a corrente transportada pelas células devido à sinapse elétrica é proporcional à diferença entre os respectivos potenciais de membrana e definindo a condutância como g , a corrente iônica que entra no neurônio i devido ao neurônio j é dada por

$$I_i = g_{ij}(x_j(t) - x_i(t)), \quad (3.1)$$

onde g_{ij} é a condutância, ou intensidade de acoplamento, entre as células i e j e $x_i(t)$ é o potencial de membrana do neurônio i .

No capítulo anterior foi definido que influências externas associadas a correntes alteram o mapa através das variáveis $\beta(t)$ e $\sigma(t)$. Dessa maneira, as equações 2.17 e 2.18, referentes ao neurônio i com influência da célula j , ficam

$$\beta_i(t) = \beta_i^e I_i(t) = \beta_i^e g_{ij}(x_j(t) - x_i(t)) \quad (3.2)$$

e

$$\sigma_i(t) = \sigma_i^e I_i(t) = \sigma_i^e g_{ij}(x_j(t) - x_i(t)). \quad (3.3)$$

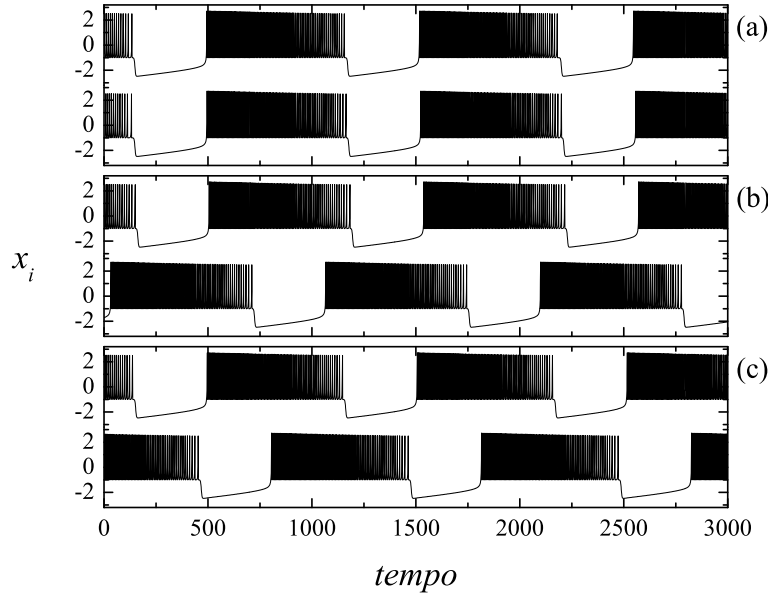


Fig. 3.1: *Evolução temporal da variável $x_i(t)$ para dois neurônios acoplados com $\alpha = 7$, $\sigma = 0,2$ e $g = 0,01$. Em (a) sincronização em fase, em (b) sincronização em anti-fase e em (c) fase intermediária com relação aos trens de pulsos. Os distintos regimes de sincronização são adquiridos por diferentes defasagens iniciais.*

As grandezas relacionadas à intensidade da sinapse são simétricas e homogêneas, ou seja, $g_{ij} = g_{ji} = g$, $\beta_i^e = \beta^e$ e $\sigma_i^e = \sigma^e$. De mesmo modo, os parâmetros de controle para neurônios acoplados serão idênticos, tendo sempre células iguais, com $\alpha_i = \alpha$, $\sigma_i = \sigma$ e $\mu_i = \mu$. Os valores para as simulações são fixados em $\mu = 0,0005$, $\sigma^e = 1$ e $\beta^e = 0,133$. Em redes de neurônios reais, é sempre válido que $g \geq 0$. Porém, análises utilizando $g < 0$ foram realizadas para completar os respectivos espaços de fase onde g é um parâmetro.

A figura 3.1 mostra a atividade de dois neurônios no regime de trens de pulsos, após remoção de transiente, configurados com $\alpha = 7$ e $\sigma = 0,2$, acoplados com $g = 0,01$. Sincronização de trens de pulsos em fase, anti-fase e fase intermediária são exibidos em (a), (b) e (c), respectivamente. Os distintos regimes de sincronização são obtidos a partir de diferentes defasagens iniciais. Figura 3.2 mostra neurônios configurados para o regime de pulsos contínuos, $\alpha = 3,5$ e $\sigma = -0,1$. Em (a) é exibida sincronização em fase, com $g = 0,03$ e em (b) anti-fase com $g = -0,03$.

Pela definição usada no acoplamento elétrico, dada pela equação 3.1, valores de g maiores que zero forçam que a atividade de dois neurônios conectados entre em fase e, ao contrário, valores negativos pressionam o conjunto a estabelecer sincronização em anti-fase.

Apesar disso, de acordo com a intensidade do acoplamento, distintas fases são estáveis para determinados valores de g , como mostrado na figura 3.1 em (b) e (c).

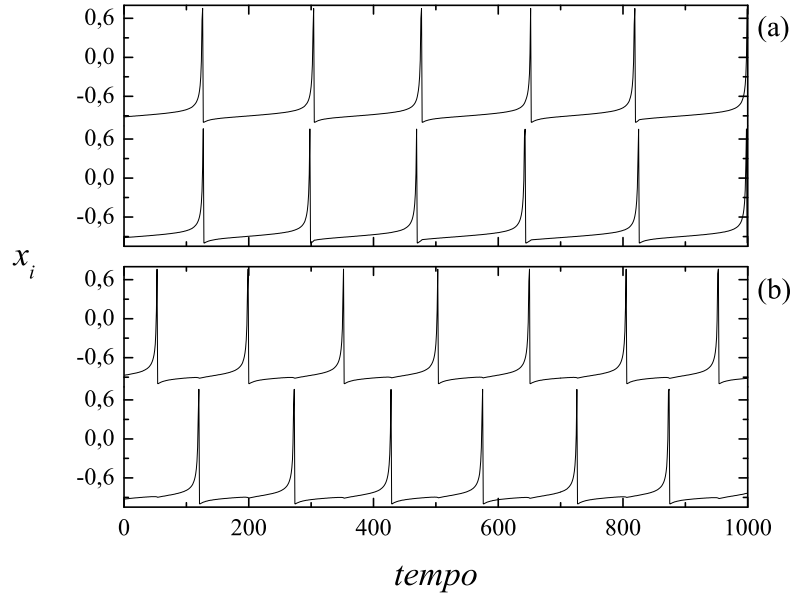


Fig. 3.2: *Atividade de dois neurônios acoplados com $\alpha = 3,5$ e $\sigma = -0,1$. Sincronização em fase em (a) com $g = 0,03$ e em anti-fase em (b) com $g = -0,03$. Sincronização com relação aos pulsos individuais.*

3.2 Parâmetros de caracterização de comportamento coletivo

É interessante obter um meio de caracterizar um conjunto de neurônios sem verificar suas atividades temporais. Desse modo, faz-se necessário o uso de alguns parâmetros, diferenças de fase, variância e covariância, que serão introduzidos a seguir.

3.2.1 Diferenças de fase

A partir da evolução temporal de dois neurônios acoplados, é possível calcular a diferença de fase entre as suas atividades sendo elas individualmente similares, com períodos médios aproximadamente iguais. Procedimento similar é encontrado em [32], onde acoplamentos elétrico e químico entre duas células é estudado. As medidas foram efetuadas

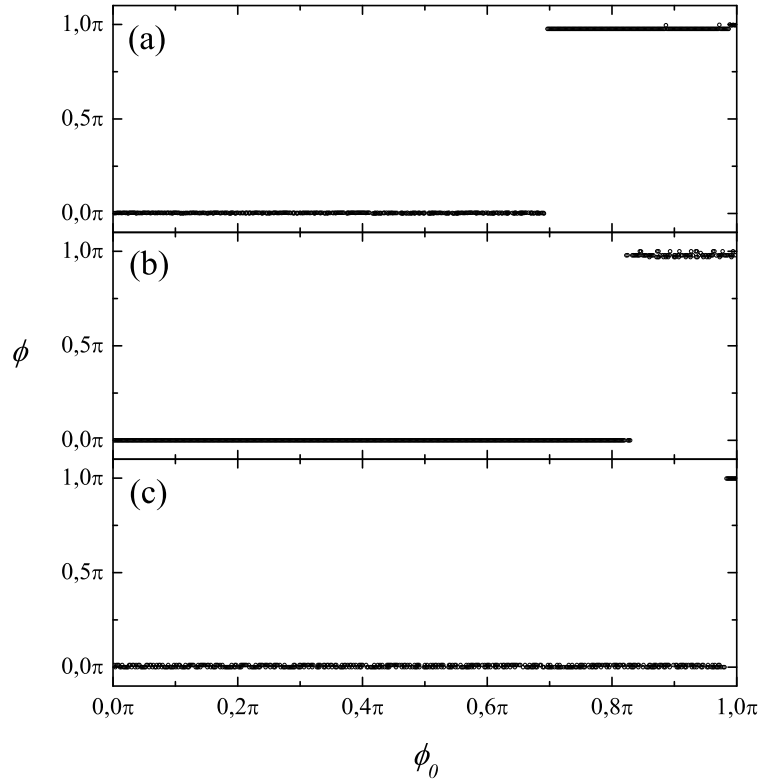


Fig. 3.3: *Relação entre as fase inicial, ϕ_0 , e final, ϕ , entre dois neurônios acoplados eletricamente. Neurônios configurados com $\alpha = 7$, $\sigma = -0,5$ e, respectivamente, em (a), (b) e (c), $g = 0,01$, $g = 0,05$ e $g = 0,08$.*

utilizando o parâmetro α fixo em $\alpha = 7$, variando o parâmetro σ e a intensidade de acoplamento elétrico g . Esta configuração gera, no neurônio isolado, comportamento quiescente, de trens de pulsos e pulsos contínuos de acordo com o valor de σ . A análise de fases é feita sobre os trens de pulsos, ou seja, pela diferença temporal entre o início de dois trens de pulsos consecutivos dos dois neurônios. A fase é obtida da seguinte maneira: primeiramente é definido um limiar de potencial x_{lim} , tal que ele seja ultrapassado somente uma vez a cada período, implicando que esteja no intervalo quiescente, ou seja, $x_{lim} < -1$; a iteração correspondente a passagem por este limiar é associada a um instante de tempo t_i , de modo que sua derivada temporal seja positiva, $x_i(t_i) > x_{lim}$ e $x_i(t_i - 1) < x_{lim}$; sendo $i = 1, 2$, a diferença de fase entre os neurônios é

$$\phi = 2\pi \frac{\langle |t_2 - t_1| \rangle}{T}, \quad (3.4)$$

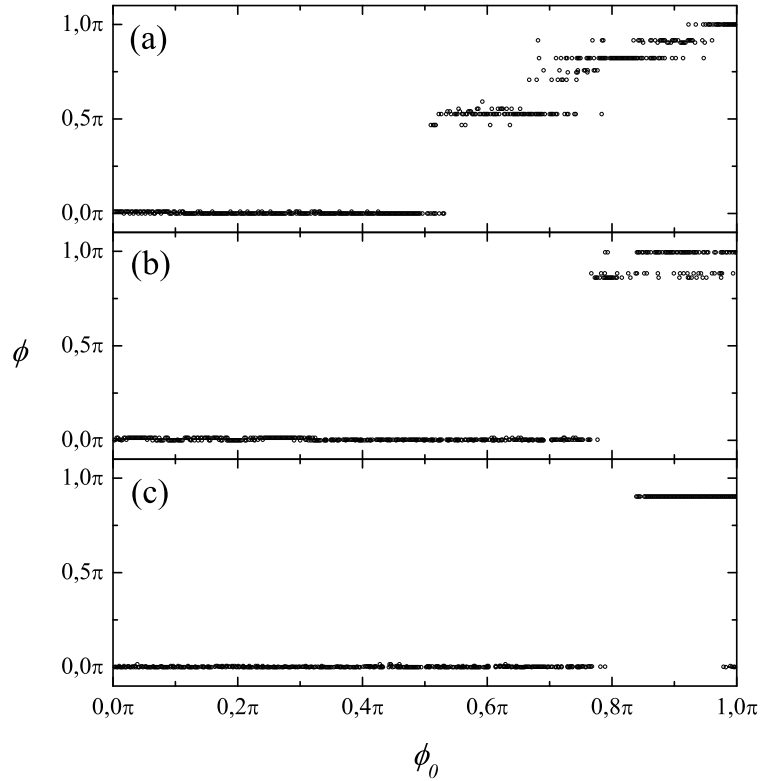


Fig. 3.4: Fase final ϕ em função da fase inicial ϕ_0 imposta sobre dois neurônios acoplados eletricamente, configurados com $\alpha = 7$ e $\sigma = 0,2$. Intensidade de acoplamento $g = 0,01$ em (a), $g = 0,05$ em (b) e $g = 0,08$ em (c).

onde T é o período médio de atividade dos neurônios acoplados, definido como a média do intervalo temporal entre dois trens de pulsos consecutivos¹. A diferença de fase, ou simplesmente fase, é dada em radianos e o termo $\langle |t_2 - t_1| \rangle$ corresponde à média das diferenças entre os trens de pulsos das células em um intervalo de medida, como definido acima.

Para a construção dos gráficos, um neurônio ($i = 1$) foi simulado isoladamente para a remoção de 5×10^4 iterações de transiente. Após foi acoplado com uma réplica defasada em t' , ou seja, no tempo t^* , em que os neurônios são acoplados, tem-se $x_2(t^*) = x_1(t^* - t')$ e $y_2(t^*) = y_1(t^* - t')$. Outro transiente de 5×10^4 iterações é removido após a defasagem

¹ Também pode ser definido como o tempo total de simulação dividido pelo número de trens de pulsos gerados pelo neurônio durante esse intervalo. Porém, o tempo total de simulação deve ser várias vezes maior que o período médio.

inicial, para a obtenção do atrator estável de fase. Depois das duas remoções, é medido o período médio e a fase média ϕ durante 5×10^4 unidades de tempo. Os valores utilizados para os intervalos de tempo, tanto em remoções de transiente quanto em medidas de períodos e fases, foram testados e são suficientes para o sistema alcançar o atrator estável de atividade global.

A partir dessa medida, é possível obter a relação entre defasagem inicial ϕ_0 e defasagem final média ϕ para dois neurônios acoplados. A defasagem inicial é definida como

$$\phi_0 = 2\pi \frac{t^* - t'}{T}, \quad (3.5)$$

onde T é o período de atividade, como definido anteriormente. Por razões de simetria é suficiente representar as fases no intervalo $0 \leq \phi \leq \pi$.

Os gráficos de ϕ vs ϕ_0 para $\sigma = -0,5$ e $\sigma = 0,2$ são mostrados nas figuras 3.3 e 3.4, respectivamente. Nestas figuras, estão representadas medidas com acoplamentos de $g = 0,01$ em (a), $g = 0,05$ em (b) e $g = 0,08$ em (c).

Considerando as fases finais como atratores de comportamento coletivo, as fases iniciais associadas a elas podem ser descritas como bacias de atração. A figura 3.3 indica a presença de dois atratores para $\sigma = -0,5$, sendo eles $\phi \approx 0$ e $\phi \approx \pi$. Nota-se que ao elevar o valor do acoplamento, a bacia de atração associada a $\phi \approx 0$ ($\phi \approx \pi$) aumenta (diminui). Diferentemente, a figura 3.4 mostra mais atratores para acoplamento baixo no caso de $\sigma = 0,2$. Assim como no caso anterior, ao aumentar suficientemente a intensidade de acoplamento, o número de atratores diminui e as bacias de atração são alteradas. Para $\sigma = 0,2$ e $g = 0,08$ restam dois atratores, $\phi \approx 0$ e $\phi \approx 0,8\pi$.

A partir da construção de gráficos ϕ vs ϕ_0 é possível a obtenção da relação de fases estáveis em função do parâmetro σ , mostrado na figura 3.5 com $g = 0,01$, $g = 0,05$ e $g = 0,08$ em (a), (b) e (c), respectivamente. O incremento na intensidade do acoplamento diminui o número de fases estáveis, forçando o acoplamento em $\phi = 0$ e em algumas regiões também em $\phi = \pi$.

3.2.2 Variância e Covariância

Além da análise da fase de acoplamento entre dois neurônios, tanto a atividade individual, como a correlação entre atividades individuais podem ser obtidas através dos parâmetros de ordem variância e covariância.

A variância individual de cada neurônio é dada por

$$m_i = \langle (x_i - \langle x_i \rangle)^2 \rangle = \langle x_i^2 \rangle - \langle x_i \rangle^2. \quad (3.6)$$

A covariância só pode ser calculada para um conjunto contendo mais de um neurônio. Para duas células tem-se

$$q = \langle (x_1 - \langle x_1 \rangle)(x_2 - \langle x_2 \rangle) \rangle = \langle x_1 x_2 \rangle - \langle x_1 \rangle \langle x_2 \rangle, \quad (3.7)$$

onde

$$\langle a \rangle = \frac{1}{\tau} \sum_{t=1}^{\tau} a(t) \quad (3.8)$$

sendo $a(t)$ qualquer função de $x_1(t)$ e $x_2(t)$. A quantidade τ representa um intervalo que englobe diversos períodos médios do sistema. Dois neurônios iguais e conexão simétrica tem como consequência $\langle x_1 \rangle = \langle x_2 \rangle$ e $\langle x_1^2 \rangle = \langle x_2^2 \rangle$, resultando em $m_1 = m_2 = m$.

Utilizando o mesmo sistema de condição inicial e remoção de transientes das medidas de fase, foram calculadas a variância e a covariância do sistema. A figura 3.6 mostra os possíveis valores para a variância (covariância), acima (abaixo), variando o parâmetro σ , com $\alpha = 7$ e $g = 0,01$, $g = 0,05$ e $g = 0,08$ em (a), (b) e (c), respectivamente. Gráficos semelhantes aos apresentando as fases em função de σ porém com a adição de pontos referentes ao regime de pulsos contínuos.

Em conjunto com a análise de fases, variância e covariância contribuem para uma completa compreensão dos tipos de sincronização sem a necessidade de verificação das atividades temporais. Se $m = q = 0$, tem-se regime de quiescência para os dois neurônios, pois, pelas definições de m e q , isto é resultado de $\frac{1}{2}(x_1(t) + x_2(t)) - \langle \frac{1}{2}(x_1 + x_2) \rangle = 0$, para qualquer t . Consequentemente, os valores $x_1(t)$ e $x_2(t)$ são constantes no tempo, mais precisamente no atrator estável de quiescência. Se $m = q \neq 0$, tem-se que $\frac{1}{2}\langle x_1^2 + x_2^2 \rangle = \langle x_1 x_2 \rangle$, indicando que o par de neurônios sincronizou completamente, ou seja, $x_1(t) = x_2(t)$. Estes dois regimes de sincronização não são relevantes porque o sistema retorna à solução de neurônio isolado.

Para o caso $m \neq q$ e $q \geq 0$, existem duas possibilidades. Primeiramente, no regime de trens de pulsos, tal situação acontece quando os períodos ativo e quiescente relativos aos trens de pulsos das duas células estão sincronizados, porém os pulsos que compõem os trens de pulsos não estão. Esta falta de sincronização é a resultante da variância não ser igual à covariância. No regime de pulsos contínuos, de acordo com o acréscimo em σ , o número de pontos por pulso diminui, como visto no capítulo anterior. As linhas descontínuas da variância representam os diferentes comportamentos, sendo que a cada descontinuidade uma iteração é acrescentada/retirada na atividade temporal. Sendo $q \geq 0$, valores positivos e negativos dos dois neurônios estão sincronizados, apesar de não totalmente, como no caso $m = q$.

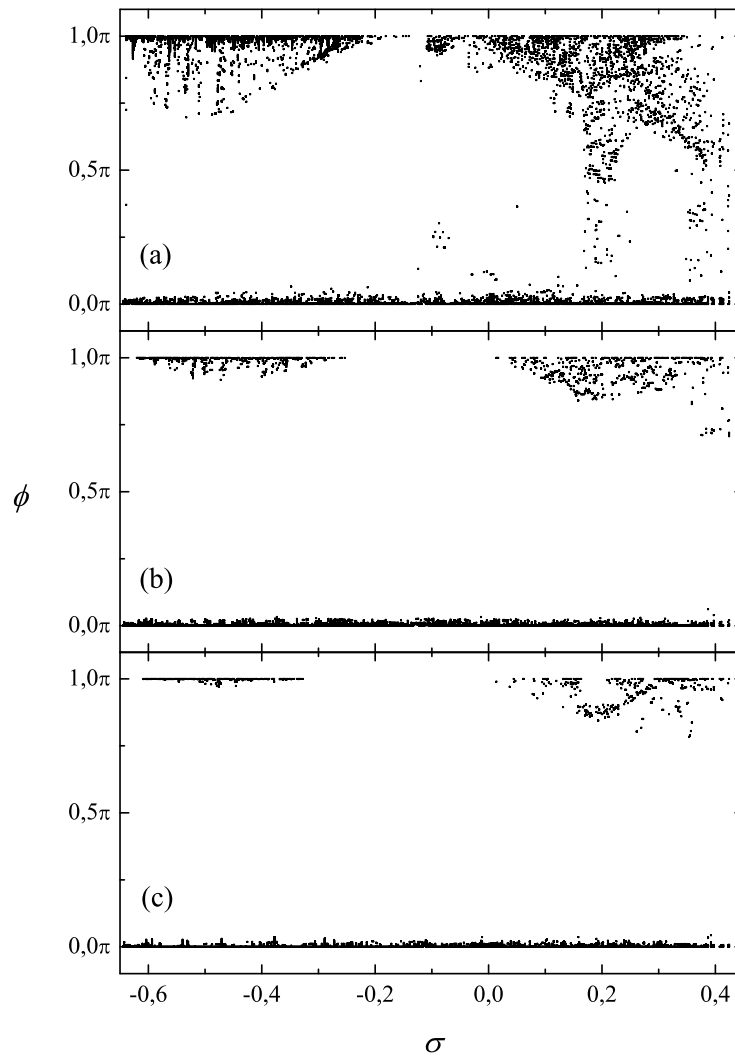


Fig. 3.5: Diferenças de fase final ϕ em função de σ para diferentes condições iniciais de acoplamento entre dois neurônios. Fases em relação aos trens de pulsos. Células configuradas com $\alpha = 7$ e, $g = 0,01$, $g = 0,05$ e $g = 0,08$ em (a), (b) e (c), respectivamente. Para cada valor de σ estão representadas todas as fases finais ϕ geradas a partir de todas as possíveis fases iniciais ϕ_0 .

Por último, existe o caso em que $m \neq q$ e $q < 0$, onde, no regime de trens de pulsos, os períodos ativo e quiescente estão completamente em anti-fase ou há um intervalo menor

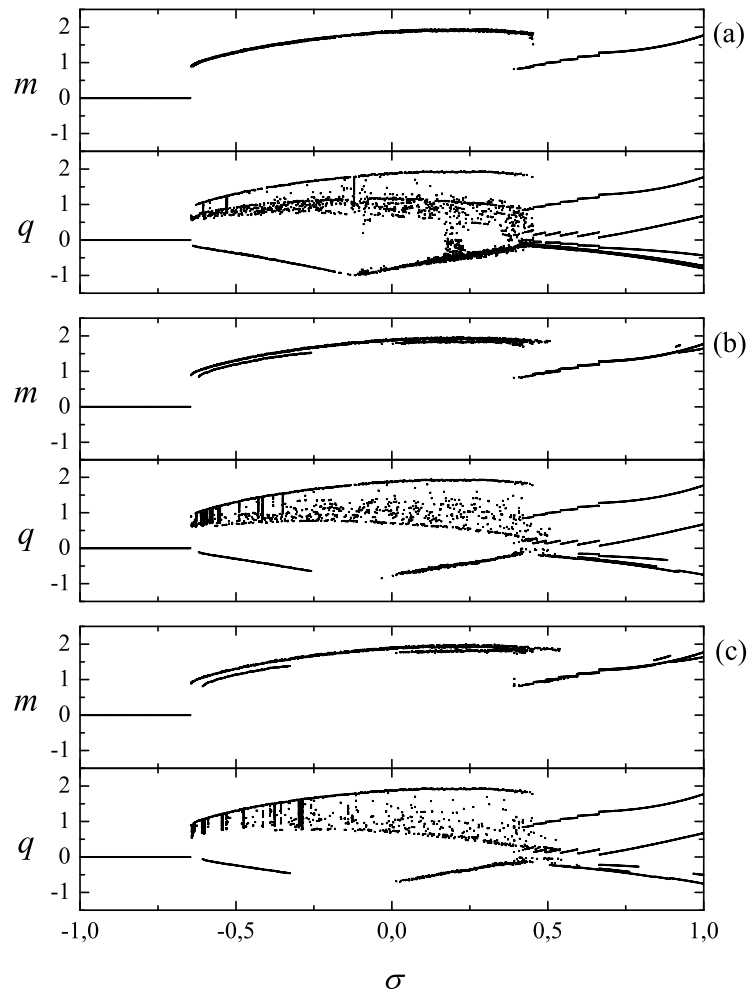


Fig. 3.6: Valores de variância m e covariância q em função do parâmetro σ para diferentes condições iniciais de acoplamento. Em (a), $g = 0,01$, em (b), $g = 0,05$ e em (c), $g = 0,08$.

que o período onde existe sincronização de parte dos trens de pulsos. Na região de pulsos contínuos, valores negativos da covariância indicam que os neurônios estão completamente em anti-fase ou que valores positivos e negativos não estão sincronizados.

Estando os neurônios configurados no regime de trens de pulsos, as medidas de variância e covariância mostram que, para a maioria dos valores de σ há mais possibilidades de sincronização em fase, com $q > 0$. Nessa região, o intervalo entre dois pulsos consecutivos no neurônio individual varia, criando diversas possibilidades de sincronização em fase, o

que não acontece na sincronização em anti-fase.

Na região de pulsos contínuos, há mais regimes onde $q < 0$. Nessa região, os períodos médios (número de iterações entre dois pulsos consecutivos) variam entre 7 e 12 unidades de tempo dependendo do valor de σ . Durante este intervalo, apenas dois valores são positivos, restando somente duas possibilidades de $q > 0$ por σ . Ao contrário, existem entre 5 e 10 possibilidades para valores negativos da covariância. Entretanto, nem todas são estáveis, como pode ser visto nas figuras de m, q vs σ , onde há apenas 4 ou 5 valores negativos por σ .

Para σ entre os valores 0,4 e 0,5 há dois distintos e bem definidos valores possíveis para m . Os valores elevados correspondem ao regime de trens de pulsos, enquanto que os valores reduzidos, ao regime de pulsos contínuos. Pelos gráficos de m na figura 3.6, é possível notar três curvas distintas: para $\sigma < 2 - \sqrt{\alpha}$, $m = 0$ indicando quiescência; para $2 - \sqrt{\alpha} < \sigma < 0,5$ a curva de $m \neq 0$ contínua indica o regime de trens de pulsos; para $\sigma > 0,4$, a curva de $m \neq 0$ contínua corresponde ao regime de pulsos contínuos. Há uma região de bi-estabilidade entre os regimes de trens de pulsos e pulsos contínuos. Esse resultado evidencia as transições entre os regimes de quiescência para trens de pulsos e de trens de pulsos para pulsos contínuos, respectivamente. À medida que o valor g é acrescido, a região de coexistência dos regimes de trens de pulsos e pulsos contínuos é ampliada.

Valores relativamente altos de acoplamento permitem o surgimento de regiões com mesmo σ onde existem distintos comportamentos de acordo com valores de m . A figura 3.6 (c) mostra que para os intervalos $-0,6 \leq \sigma \leq -0,4$, $0,0 \leq \sigma \leq 0,4$ e $0,8 \leq \sigma \leq 1,0$ acontece o fenômeno citado. Isto indica que para certas condições iniciais de acoplamento, a intensidade de g pode alterar o comportamento individual das células.

3.3 Diagrama $g \times \sigma$

Para sintetizar os resultados encontrados para o acoplamento elétrico entre dois neurônios, a figura 3.7 mostra um diagrama $g \times \sigma$ onde são indicadas as configurações, para $\alpha = 7$, fixo, que resultam em diferentes sincronizações. O diagrama indica em preto as regiões onde, independentemente das condições iniciais de acoplamento, $q > 0$, ou seja, os acoplamentos são em fase ($\phi \approx 0$). As regiões em cinza representam configurações em que somente há $q < 0$, ou seja, só a sincronização em anti-fase ou fases próximas ($\phi \approx \pi$) são estáveis. As regiões em branco correspondem a configurações onde há tanto $q < 0$ quanto $q > 0$, indicando que há sincronização em fase e anti-fase. Fases intermediárias, $0 < \phi < \pi$, não aparecem utilizando este método, podendo estar presentes ou não nas regiões de $q < 0$.

Valores de intensidade de acoplamento maiores que zero apresentam o surgimento de configurações nas quais somente há acoplamentos em fase. Estas regiões são ampliadas em função do crescimento de g , como visto para as regiões $\sigma \approx -0,64$, $\sigma \approx -0,15$ e $\sigma \approx 0,45$. No caso em que $g < 0$, surgem configurações que sempre evoluem para acoplamentos em anti-fase, para $\sigma \leq 0,4$ (trens de pulsos), $\sigma = 0,54$ e $\sigma = 0,6$. Além de uma região para intensidades de acoplamento negativo de alto valor absoluto, onde predomina a estabilidade de comportamento em fase, para $\sigma \approx 0,7$, onde o neurônio individual apresente atividade de pulsos contínuos. O diagrama foi construído a partir de simulações seguindo o mesmo procedimento utilizado para a obtenção da figura 3.6.

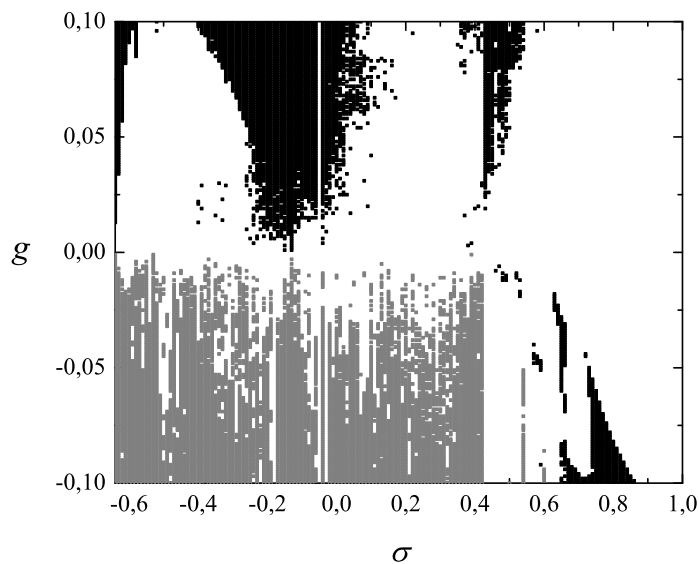


Fig. 3.7: Diagrama $g \times \sigma$ para dois neurônios acoplados com $\alpha = 7$. Preto indica configuração de parâmetros (g, σ) em que, independente das condições iniciais de acoplamento, sempre $q > 0$. Cinza indica $q < 0$ somente, e branco indica tanto $q > 0$ quanto $q < 0$.

Capítulo 4

Rede bidimensional

No presente capítulo será apresentada a construção de uma rede neural bidimensional com acoplamento elétrico entre primeiros vizinhos. Usando medidas com alguns parâmetros de ordem serão verificadas as estabilidades de diferentes tipos de regimes de sincronização da rede. Parte dos resultados aqui apresentados podem ser encontrados em [18].

4.1 Arquitetura de conexão

No capítulo anterior estudou-se detalhadamente a conexão entre dois neurônios via sinapse elétrica. De maneira similar, pode ser construída uma rede bidimensional. Considerando um conjunto de N neurônios, formando uma rede quadrada de $L \times L$ células, onde as conexões são simétricas, a troca iônica devido à junção comunicante estabelecida com os quatro primeiros vizinhos da célula i, j pode ser escrita como

$$I_{i,j}(t) = \frac{g}{4}(x_{i-1,j}(t) + x_{i+1,j}(t) + x_{i,j-1}(t) + x_{i,j+1}(t) - 4x_{i,j}(t)) \quad (4.1)$$

onde os sub-índices i e j indicam o neurônio, variando de 1 até L , g é a intensidade de acoplamento e $x_{i,j}(t)$ representa o potencial de membrana do neurônio i, j no tempo discreto t . A notação de índice duplo deve-se ao fato da rede ser bidimensional, facilitando a compreensão da geometria das conexões. São utilizadas condições periódicas de contorno, implicando em $x_{L+1,j} = x_{1,j}$ e $x_{i,L+1} = x_{i,1}$. A corrente sináptica interage como o mapa de acordo com as variáveis

$$\beta_{i,j}(t) = \beta^e I_{i,j}(t) \quad (4.2)$$

e

$$\sigma_{i,j}(t) = \sigma^e I_{i,j}(t). \quad (4.3)$$

Assim como no capítulo anterior, os neurônios que compõem a rede são idênticos e para todas as medidas, os parâmetros fixos são $\alpha = 7$, $\sigma^e = 1$, $\beta^e = 0,133$ e $\mu = 0,0005$.

Os diferentes regimes de sincronização serão identificados em função dos parâmetros g , intensidade de acoplamento, e σ , controlador de regime individual de atividade.

Nas simulações foram utilizadas condições iniciais aleatórias da seguinte forma: valores para as variáveis x e y escolhidos aleatoriamente de maneira uniforme próximo aos valores de pontos fixos (x_S, y_S) , com $x_S - 0,5 < x_{i,j}(t_0) < x_S + 0,5$ e $y_S - 0,25 < y_{i,j}(t_0) < y_S + 0,25$, além de $x_{i,j}(t_0 - 1) = -1$. Os valores correspondentes aos pontos fixos são dados pelas equações 2.6 e 2.7. Para medidas de histerese, a rede é criada e simulada a partir de condições iniciais aleatórias. Posteriormente o parâmetro σ varia lentamente sendo que, a cada acréscimo ou decréscimo no seu valor, as variáveis $x_{i,j}$ e $y_{i,j}$ não são alteradas. Ou seja, $x_{i,j}(t_0^\sigma) = x_{i,j}(t_f^{\sigma'})$ e $y_{i,j}(t_0^\sigma) = y_{i,j}(t_f^{\sigma'})$, onde t_0^σ e $t_f^{\sigma'}$ são os tempos inicial e final com os parâmetros σ e σ' , respectivamente, $\sigma = \sigma' + \Delta\sigma$ e $\Delta\sigma \ll 1$.

4.2 Parâmetros de caracterização de regimes de sincronização

Assim como utilizado na análise de dois neurônios acoplados eletricamente, uma rede com mais células também possui parâmetros para caracterização da atividade coletiva. No caso de muitos neurônios, o monitoramento da evolução temporal de cada célula é difícil e pode ocultar alguns comportamentos macroscópicos resultantes das suas interações.

4.2.1 Distribuição de fases

Para o estudo da dinâmica de uma rede de osciladores, é importante saber como estão distribuídas as fases das células. No capítulo anterior foram medidas diferenças de fases entre os trens de pulsos de dois neurônios acoplados. De maneira semelhante, é possível definir um período médio e uma fase local [33]. Para a rede com N neurônios é escolhido um tempo inicial t_0 e, considerando que o neurônio i, j inicia o trem de pulso no tempo $t_{i,j}$, com $t_{i,j} \geq t_0$, a fase do neurônio i, j é dada por

$$\phi_{i,j} = 2\pi \frac{t_{i,j} - t_0}{T}. \quad (4.4)$$

Na equação, T é o período médio entre dois trens de pulsos consecutivos.

Definindo $P(\phi)d\phi$ como o número de neurônios com fase entre ϕ e $\phi + d\phi$, a distribuição das fases relativas das células pode ser obtida através de gráficos $P(\phi) \times \phi$, que serão apresentados na seção de regimes de sincronização.

4.2.2 Variância e covariância

Considerando um conjunto de neurônios, as medidas dos parâmetros de ordem variância e covariância instantânea da rede mostram como a rede se comporta globalmente, temporalmente. A variância instantânea é definida como

$$m(t) = \langle [x_{i,j}(t) - \langle x_{i,j}(t) \rangle]^2 \rangle = \langle [x_{i,j}(t)]^2 \rangle - \langle x_{i,j}(t) \rangle^2 \quad (4.5)$$

e a covariância como

$$q(t) = \langle [x_{i,j}(t) - \langle x_{i,j}(t) \rangle][x_{k,l}(t) - \langle x_{k,l}(t) \rangle] \rangle = \langle x_{i,j}(t)x_{k,l}(t) \rangle - \langle x_{i,j}(t) \rangle \langle x_{k,l}(t) \rangle, \quad (4.6)$$

onde

$$\langle x_{i,j}(t) \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^L x_{i,j}(t) \quad (4.7)$$

e

$$\langle x_{i,j}(t)x_{k,l}(t) \rangle = \frac{1}{N^2} \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^L \sum_{k=1}^L \sum_{l=1}^L x_{i,j}(t)x_{k,l}(t). \quad (4.8)$$

A partir dos valores instantâneos é possível definir médias temporais, dadas por

$$m = \langle m(t) \rangle_t \quad (4.9)$$

e

$$q = \langle q(t) \rangle_t, \quad (4.10)$$

onde

$$\langle m(t) \rangle_t = \frac{1}{\tau} \sum_{t=1}^{\tau} m(t) \quad (4.11)$$

e equivalentemente para q . Na equação, τ representa um intervalo longo que englobe diversos períodos de oscilação da rede.

4.3 Regimes de sincronização

A partir da distribuição de fases, da evolução de $m(t)$ e dos valores de m e q , diferentes regimes de sincronização podem ser identificados. Os três encontrados são quiescência, sincronização parcial e sincronização global. Os distintos parâmetros de ordem utilizados para suas obtenções apresentam os regimes de formas diferentes, descritos a seguir.

Partindo da variância e da covariância, a rede está inativa para configurações em que $m = q = 0$, indicando que todas as células tem o mesmo valor de potencial de membrana, constantes no tempo, regime denominado quiescente. Se $m \neq q$ e $q \approx 0$, a rede está em

regime de sincronização parcial. Os neurônios estão ativos, porém a atividade de dois neurônios distantes não é correlacionada. Células próximas possuem atividade similar, criando espirais ou ondas que se propagam pela rede, devido a conexão de curto alcance. O regime de sincronização global é caracterizado por $m \neq 0$ e $q \neq 0$. Neste regime, todas as células da rede possuem forte correlação temporal, porém, não constantes no tempo. Este regime é caracterizado por frentes de onda com alta velocidade de propagação, que unem períodos globais de atividade e quiescência

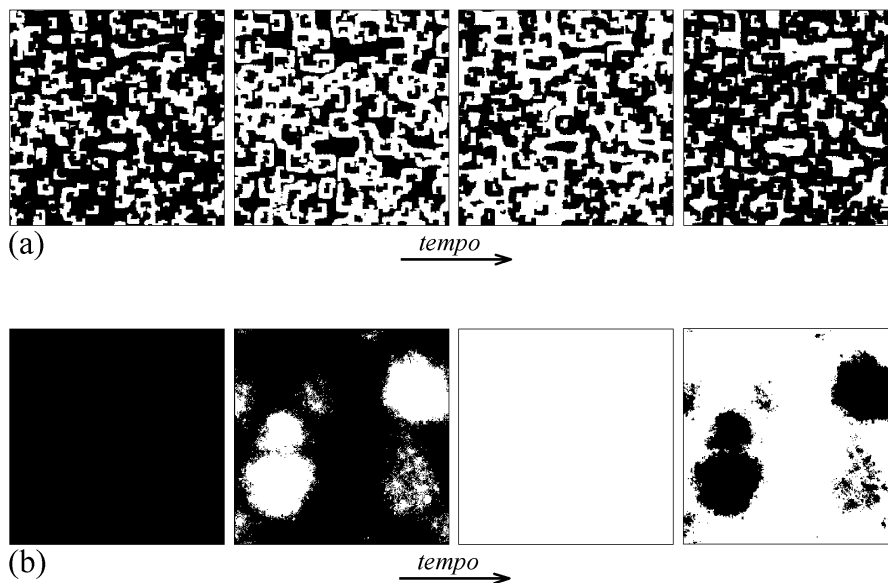


Fig. 4.1: *Imagens referentes a evolução temporal de redes compostas por 256×256 neurônios. Pontos brancos e pretos correspondem a neurônio ativo ou inativo, respectivamente, em um intervalo de 10 iterações. Intervalo entre duas imagens consecutivas é um quarto do período médio. Em (a) sincronização parcial com $\sigma = -0,26$ e em (b) sincronização global com $\sigma = -0,64$. Ambas com $g = 0,08$.*

Analisando as distribuições de fase, os regimes de atividade macroscópicos são reconhecidos de forma diferente. A sincronização parcial gera uma distribuição homogênea no intervalo $0 \leq \phi \leq 2\pi$. A sincronização global é caracterizada por uma distribuição não homogênea. Há um acúmulo de sítios em torno de uma fase específica e nenhum sítio para as outras fases. Para a região de quiescência não é possível determinar a distribuição de fases, porque nenhum neurônio da rede entra em atividade e, conseqüentemente, o sistema possui período infinito.

A evolução de $m(t)$ também indica o aparecimento dos diferentes regimes. Para o regime de quiescência, seu valor permanece igual a zero para qualquer instante de tempo.

O regime de sincronização parcial produz valor aproximadamente constante e maior que zero enquanto o regime de sincronização global é caracterizado por intervalos com valores maiores que zero seguidos de valores iguais a zero.

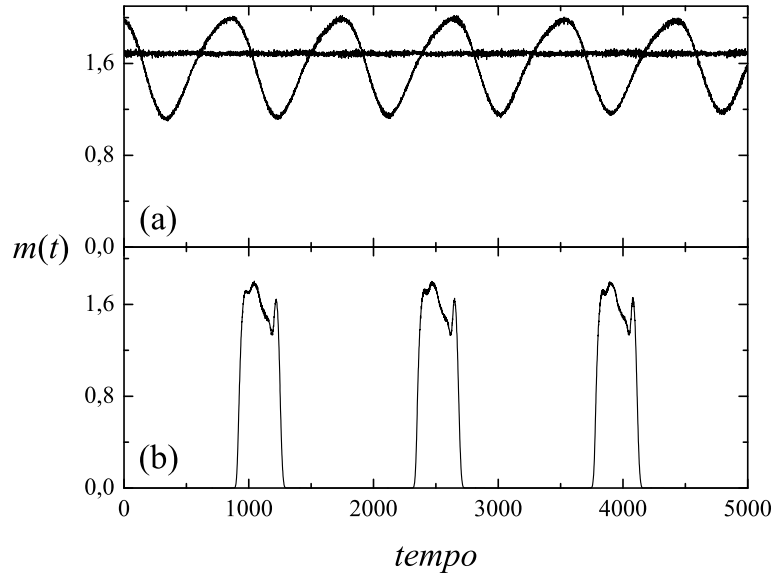


Fig. 4.2: Gráficos da variância instantânea para sincronização parcial em (a) e sincronização global em (b). As curvas em (a) correspondem a simulações com remoção de transiente de 5×10^4 e 10^6 iterações para as curvas oscilatória e constante, respectivamente. Configurações iguais às da figura 4.1.

A figura 4.1 mostra imagens da evolução temporal de duas redes compostas por 256×256 neurônios. Pontos em preto e branco indicam células no período quiescente ($x_{i,j}(t) \leq 0$) e ativo ($x_{i,j}(t) > 0$), respectivamente, em um intervalo de 10 iterações. A intensidade de acoplamento é $g = 0,08$ e os neurônios estão configurados com $\sigma = -0,25$ em (a) e $\sigma = -0,64$ em (b). Regime de sincronização parcial mostrado em (a) e sincronização global em (b). Imagens referentes a um quarto de período médio de atividade individual, após remoção de transiente de 5×10^4 iterações. As figuras 4.2 e 4.3 mostram a evolução temporal da variância instantânea e a distribuição de fases, respectivamente, para os sistemas representados pela figura 4.1, porém com a adição de uma curva no item (a) de ambas. A evolução temporal de $m(t)$ e a distribuição de fases não homogêneas e homogêneas (curvas adicionadas) em (a) correspondem à simulação com 5×10^4 e 10^6 iterações para remoção de transiente, respectivamente, com mesmas condições iniciais. A curva não homogênea é obtida após remoção de transiente que, inicialmente, pode ser considerado suficiente para alcançar o atrator estável de atividade global. Porém, como visto nos gráficos obtidos após

remoção 20 vezes maior, as fases distribuem-se homogêneas e $m(t)$ torna-se constante. Outros casos utilizando diferentes configurações de σ e g foram testados e também evoluem para distribuições de fase homogêneas na sincronização parcial, após remoção de transiente suficiente. Estes resultados mostram que a distribuição homogênea de fases é estável.

A figura 4.4 mostra as distribuições dos neurônios sobre o atrator de atividade individual nos regimes de sincronização parcial e global, em (a) e (b), respectivamente. Cada ponto representa os valores das variáveis $x_{i,j}(t)$ e $y_{i,j}(t)$ para um dado instante t , após remoção de transiente. Os dois gráficos foram construídos com $\sigma = -0,25$ e $g = 0,08$, em uma rede composta por 64×64 neurônios.

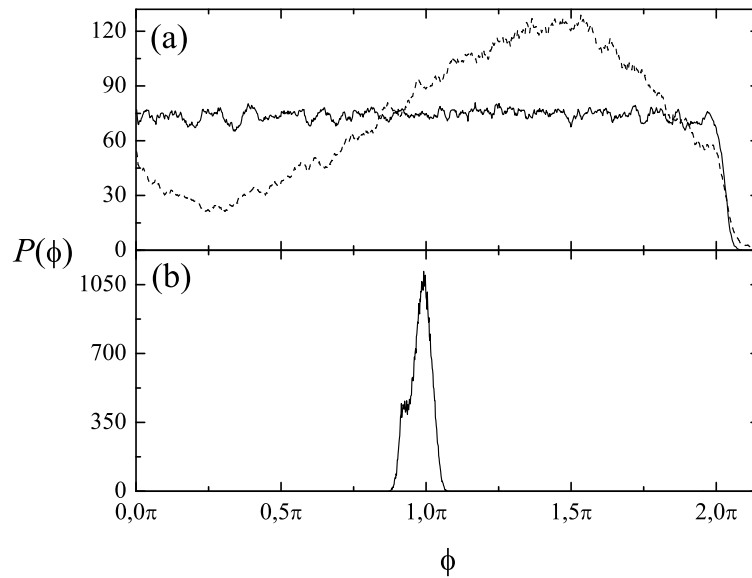


Fig. 4.3: *Distribuições de fase para os mesmos sistemas da figura 4.2. Em (a) sincronização parcial com remoção de transiente de 5×10^4 (10^6) em linha tracejada (cheia). Em (b) sincronização global.*

O regime de sincronização global não pode ser obtido no regime individual de pulsos contínuos. Isto porque as ondas propagantes no meio devem ter velocidade suficiente para cobrir parte da rede antes do regime ativo terminar. Como o intervalo máximo entre dois pulsos consecutivos é 12 iterações, uma condição de sincronização global imposta sobre a rede perde estabilidade ou torna-se completamente sincronizada, evoluindo para $q = m \neq 0$.

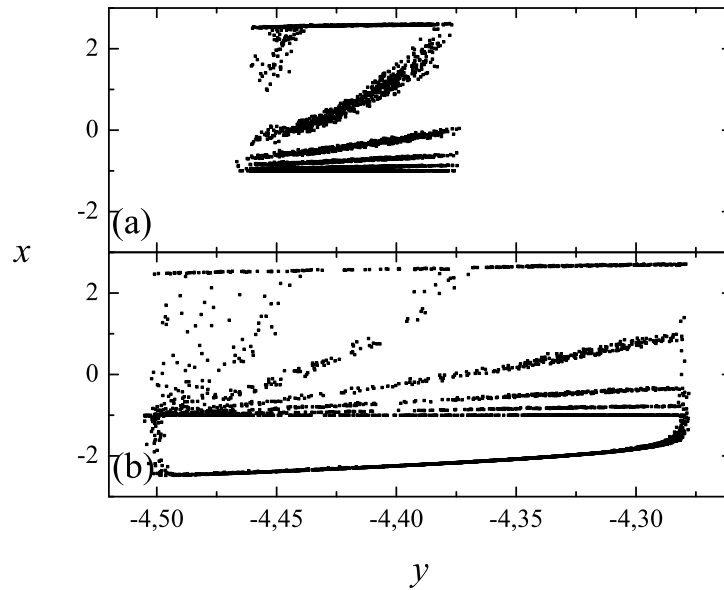


Fig. 4.4: Distribuição dos neurônios individuais sobre o atrator no plano $x \times y$ para um tempo arbitrário. Cada ponto representa um neurônio da rede. Em (a) e (b), regime de sincronização global e parcial, respectivamente. As duas redes são compostas por 64×64 neurônios, com $\sigma = -0,25$ e $g = 0,08$.

4.4 Diagrama $g \times \sigma$

Variando o parâmetro σ e o acoplamento g é possível estabelecer os limiares que dividem os diferentes tipos de regimes e as regiões de coexistência. Isso permite a construção de um diagrama $g \times \sigma$ resumindo os resultados encontrados. Para isso foi utilizado uma rede composta por 64×64 neurônios, variando σ no intervalo $-1 \leq \sigma \leq 1$ e g no intervalo $-0,08 \leq g \leq 0,1$. Foram efetuadas simulações utilizando condições iniciais aleatórias e medidas de histerese.

A figura 4.5 mostra valores médios de m e q em função de σ . A média foi realizada com 20 simulações utilizando condições iniciais aleatórias distintas para cada valor de σ . Estão apresentadas curvas para três diferentes valores do acoplamento: $g = -0,05$ em linha cheia, $g = 0$ em linha tracejada e $g = 0,08$ em linha pontilhada. Os intervalos correspondentes a quiescência (Q), trens de pulsos (B) e pulsos contínuos (S) para o neurônio isolado (ver gráfico 2.7) são indicados.

O acoplamento negativo altera a posição do limiar em relação a σ que divide a regiões quiescente e ativa. Valores de $g < 0$ para dois neurônios acoplados tendem a levar o sistema a ter anti-fase, ou seja, afastar ao máximo no diagrama $x \times y$ a posição de ambas células.

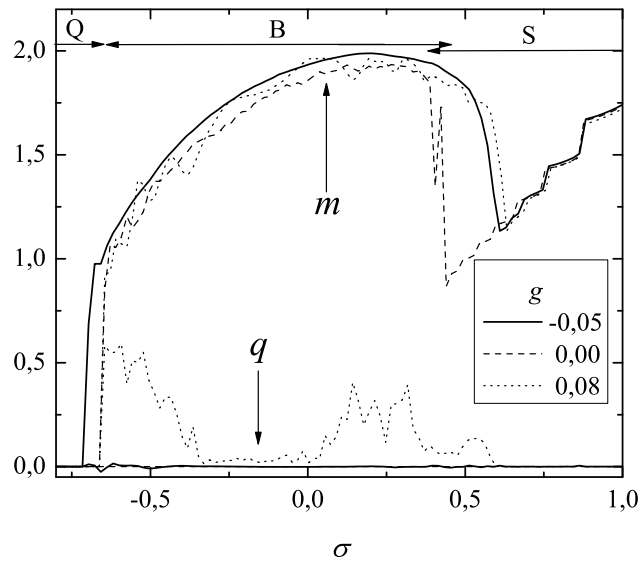


Fig. 4.5: Variância m e covariância q em função do parâmetro σ para diferentes valores de g utilizando 64×64 células. Linhas cheia, tracejada e pontilhada correspondem a medidas com, respectivamente, $g = -0,05$, $g = 0,00$ e $g = 0,08$. Os valores correspondem a médias sobre 20 simulações com diferentes condições iniciais aleatórias. Setas e letras na parte superior do gráfico representam os regimes de atividade do neurônio isolado: quiescente (Q), trens de pulsos (B) e pulsos contínuos (S).

Isto resulta na perda de estabilidade do atrator quiescente, criando um novo limiar, inferior a σ_S . O mesmo raciocínio pode ser estendido para a rede bidimensional com conexão de primeiros vizinhos, em que um dado neurônio tende a estar em anti-fase em relação aos quatro vizinhos com os quais ele se comunica via sinapse elétrica.

Ambos os acoplamentos negativo e positivo alteram o limiar que divide as regiões de trens de pulsos e pulsos contínuos. Esse limiar é indicado pelo mínimo na curva de m em função de σ . Assim como para o caso de dois neurônios acoplados, a curva da variância pode indicar em que regime de atividade individual as células estão. O surgimento do regime de pulsos contínuos, ao incrementar positivamente σ a partir da região de trens de pulsos, é caracterizado pelo desaparecimento do período quiescente entre dois trens de pulsos consecutivos. Sem esse período quiescente, mas configurado similarmente, ou seja, pequena diferença em σ , o valor de m é alterado abruptamente para um mínimo, crescendo novamente com o aumento de σ .

Curvas obtidas a partir de simulações utilizando condições iniciais aleatórias ocultam

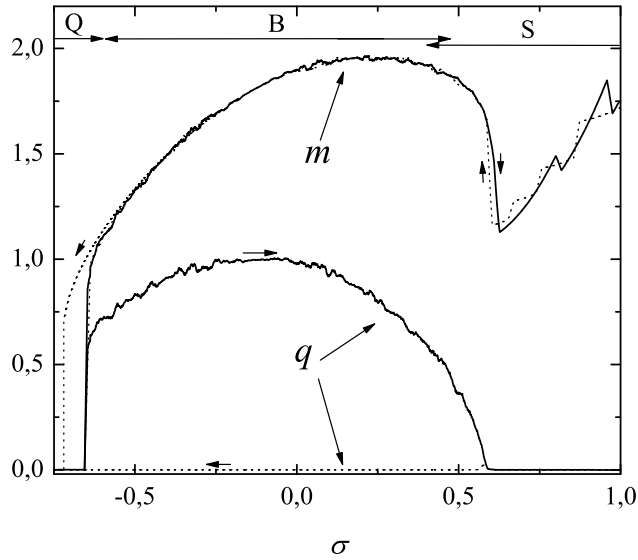


Fig. 4.6: Medidas de histerese para os parâmetros de ordem m e q com $g = 0,08$ e 64×64 neurônios. Em linha cheia (tracejada) o parâmetro σ é acrescido (decrescido). Setas e letras na parte superior do gráfico representam os regimes de atividade do neurônio isolado: quiescente (Q), trens de pulsos (B) e pulsos contínuos (S).

possíveis regiões de coexistência, porque algumas bacias de atração podem ser pequenas e não alcançadas por este método. Para isto são feitas medidas de histerese, como explicado no início do capítulo. Simulações mostraram que, estando a rede configurada próxima ao limiar σ_S , ela evolui para um estado de sincronização global para diferentes condições iniciais aleatórias impostas. E, como discutido anteriormente, estando no regime de pulsos contínuos a rede apresenta somente sincronização parcial, tornando esses dois, $\sigma \approx \sigma_S$ e $\sigma \approx 1$, pontos iniciais interessantes. A figura 4.6 mostra curvas correspondentes a medidas de histerese. Em linhas cheias o valor de σ é crescente e em linhas pontilhadas o valor de σ é decrescente. Todos os casos com 10^5 iterações para remoção de transiente e 10^4 iterações para efetuar as medidas, para cada valor de σ . A figura mostra três distintas simulações: iniciando em $\sigma = \sigma_S = 2 - \sqrt{\alpha} \approx -0,64$ em linhas cheias, até $\sigma = 1$, iniciando em $\sigma = 1$ até $\sigma = -1$ e iniciando em $\sigma = -0,25$ até $\sigma = -1$, dois últimos casos em linhas tracejadas.

Seguindo lentamente o atrator correspondente ao regime de sincronização parcial iniciado em $\sigma = -0,25$, há o aparecimento de uma região de coexistência dos regimes de quiescência e sincronização parcial, $-0,68 \leq \sigma \leq \sigma_S$, indicando que com a condição inicial adequada, a atividade da rede é auto-sustentada. Este resultado também foi observado para uma rede bidimensional formada por neurônios de Rulkov com sinapses químicas

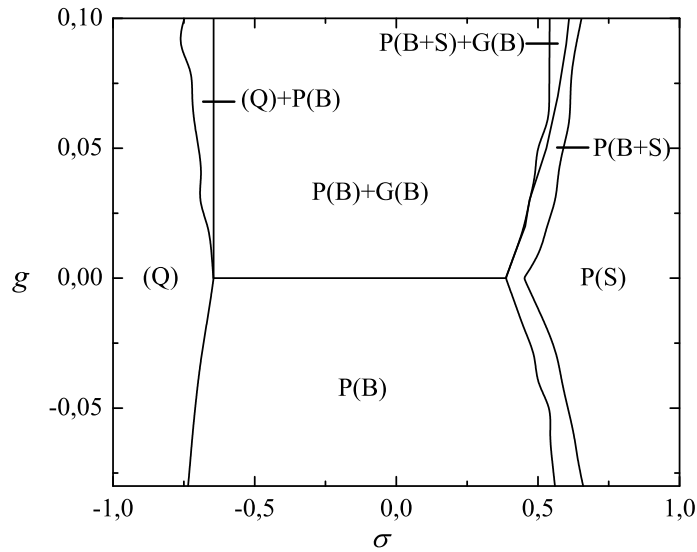


Fig. 4.7: Diagrama $g \times \sigma$ para rede composta por 64×64 neurônios. Regimes de sincronização global e parcial são identificados por G e P , respectivamente. Quiescência, trens de pulsos e pulsos contínuos são identificados, respectivamente, por (Q) , (B) e (S) . O símbolo $+$ representa a coexistência entre os regimes indicados.

excitatórias e inibitórias simétricas, homogêneas e de curto alcance [34].

O gráfico de histerese mostra ainda uma larga região de coexistência dos regimes de sincronização parcial e global, $\sigma_S \leq \sigma \leq 0,6$. Este resultado indica a bi-estabilidade entre os dois regimes de sincronização para quase todo intervalo de σ onde a atividade individual das células é governada por trens de pulsos. A sincronização global perde estabilidade na histerese ao incrementar σ para um valor menor do que a transição entre os comportamentos individuais de trens de pulsos e pulsos contínuos, onde os limiares são $\sigma \approx 0,6$ e $\sigma \approx 0,77$, respectivamente.

Do mesmo gráfico nota-se o aparecimento da coexistência de diferentes regimes na região de pulsos contínuos, onde as discontinuidades em m indicam a alteração do período médio de pulsos. Resultado coerente, visto que duas células acopladas apresentaram bi-estabilidade na mesma região para acoplamento elevado, observado na figura 3.6 (c) para $g = 0,08$ em $\sigma \approx 0,8$. Porém, pela figura 4.6 a bi-estabilidade ocorre para o intervalo completo de σ referente à atividade individual.

Repetindo os mesmos procedimentos para diferentes valores de g e condições iniciais distintas para a histerese, foi construído um diagrama $g \times \sigma$, resumizando as combinações destes parâmetros que geram cada específico regime de atividade, macroscópico (sincroniza-

ção parcial ou global) e individual (regimes de trens de pulsos ou pulsos contínuos). A figura 4.7 mostra o diagrama resultante para $\alpha = 7$, onde estão indicados os regimes de comportamento individual: quiescência (Q), trens de pulsos (B) e pulsos contínuos (S). As letras P e G indicam os regimes de sincronização que podem ser adquiridos com a condição inicial adequada, onde P refere-se a sincronização parcial e G a sincronização global. O símbolo + representa a coexistência de dois regimes distintos, que podem ser alcançados por diferentes condições iniciais.

O acréscimo, tanto positivo quanto negativo, da intensidade de acoplamento aumenta a região de trens de pulsos. A estreita região de coexistência entre os regimes de trens de pulsos e pulsos contínuos é mantida, com deslocamento para valores maiores de σ . Valores positivos de g não alteram o limiar entre os regimes quiescente e de trens de pulsos. Entretanto, criam uma região em que, a partir da condição inicial adequada para os neurônios, a sincronização parcial tem atividade auto-sustentada. Ao contrário, para $g < 0$ o limiar separando as duas regiões citadas decresce em relação a σ à medida que g diminui. Também pode-se concluir que, para $g > 0,03$, existe uma região em que trens de pulsos tanto nos regimes parcial quanto global coexistem com pulsos contínuos em sincronização parcial.

O diagrama indica somente os regimes estáveis. As bacias de atração não estão mostradas. A figura 4.5 indica maiores bacias de atração para os regimes quiescente na região (Q)+P(B), sincronização parcial para valores $\sigma \approx -0,2$ e $\sigma > 0,6$, e sincronização global em $\sigma \approx -0,64$ e $\sigma \approx 0,25$, por exemplo. Maiores bacias de atração indicam que a maioria dos possíveis conjuntos de condições iniciais evoluem para o estado específico.

4.5 Condições iniciais e estados assintóticos

Para testar a estabilidade da sincronização global foram realizadas simulações nas quais a rede foi dividida ao meio, estabelecendo-se de uma diferença de fase entre as metades. Isso é feito da seguinte forma: estando a rede em sincronização global, após transiente de 10^6 iterações, metade dos neurônios é defasado em ϕ_0 . A defasagem é dada de modo que $x_{i,j}(t) = x_{i,j}(t - t^*)$ e $y_{i,j}(t) = y_{i,j}(t - t^*)$ para $i = 1, \dots, \frac{L}{2}$ e $j = 1, \dots, L$. A relação entre ϕ_0 e t^* é dada por $\phi_0 = 2\pi \frac{t^*}{T}$. A figura 4.8 mostra a distribuição de fases para $\phi_0 = \pi$, 10^6 iterações após a defasagem e configurada com $\sigma = -0,64$ e $g = 0,08$. Foi observado que, se $|\phi_0| \lesssim \frac{2\pi}{3}$, o sistema perde estabilidade, voltando a formar somente um pico no gráfico $P(\phi) \times \phi$, mas as outras defasagens estabilizam em torno de π , com flutuações. O mesmo teste foi realizado para $\sigma = -0,25$, resultando em retorno para um pico na distribuição

para $\phi_0 \lesssim 0,96\pi$. Os resultados para os distintos valores de σ evidenciam as diferenças entre as estabilidades dos regimes de sincronização global macroscópico e de defasagem entre vizinhos próximos, já que a defasagem inicial é definida localmente. Apesar de dois neurônios acoplados sincronizarem somente em fase para $\sigma = -0,64$ e $g = 0,08$ (ver figura 3.7), a sincronização global possui maior bacia de atração, o que estabiliza a região de fronteira entre as duas metades, onde os neurônios estão em anti-fase com um dos seus vizinhos.

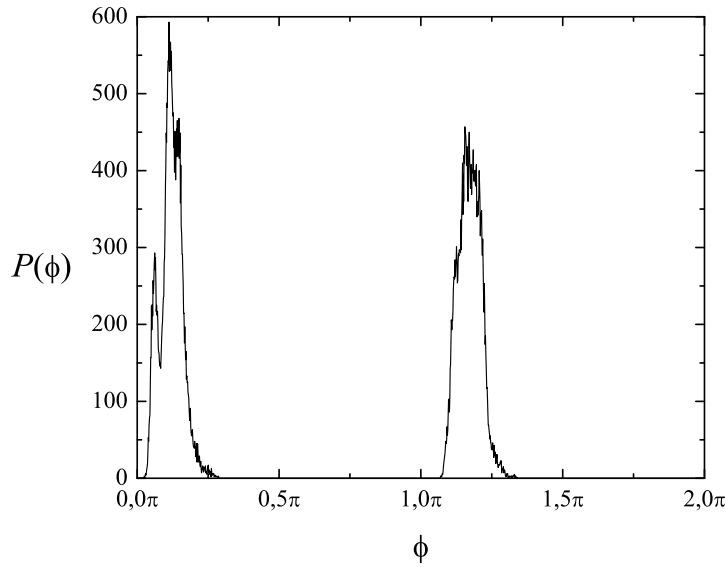


Fig. 4.8: Distribuição de fases para um sistema com $\sigma = -0,64$, $g = 0,08$ e metade da rede defasada em $\phi_0 = \pi$ após remoção de 10^6 iterações de transiente. Gráfico gerado após 10^6 iterações depois da defasagem.

É sabido que com diferenciação sináptica e introduzindo conexões químicas não homogêneas de longo alcance, padrões de memória podem ser armazenados e recuperados em redes neurais [35, 36], onde a regra de Hebb [37, 38] é comumente utilizada. Um sistema simples de acoplamentos de curto alcance, homogêneo e simétrico pode manter informações ou recuperar memórias? Para testar esta possibilidade, medidas para estudar como a informação inicial é mantida foram realizadas. Para isto utilizou-se a covariância instantânea que relaciona atividade da rede no instante t com a condição inicial imposta em t_0 , dada por

$$c(t, t_0) = \langle [x_{i,j}(t) - \langle x_{i,j}(t) \rangle][x_{i,j}(t_0) - \langle x_{i,j}(t_0) \rangle] \rangle = \langle x_{i,j}(t)x_{i,j}(t_0) \rangle - \langle x_{i,j}(t) \rangle \langle x_{i,j}(t_0) \rangle, \quad (4.12)$$

Na equação, os termos seguem a definição dada pela equação 4.7.

A covariância instantânea utilizada oscila entre valores positivos e negativos devido a sua relação com termos constantes no tempo, dependentes da condição inicial. Por exemplo, para $x_{i,j}(t) = x_{i,j}(t_0)$, $c(t, t_0) = m(t) = m(t_0)$ e para $x_{i,j}(t) = -x_{i,j}(t_0)$, $c(t, t_0) = -m(t) = -m(t_0)$. Definindo $c_m(t, t_0)$ como o valor máximo positivo de $c(t, t_0)$ entre t e $t + \Delta t$, sua evolução temporal informa quanto da condição inicial está sendo mantida.

A figura 4.9 mostra a evolução temporal de $c_m(t, t_0)$, com $\Delta t = 1000$ iterações, para uma rede composta por 512×512 neurônios, acoplamento $g = 0,05$, $\sigma = 0,47$ em (a) e (b), e $\sigma = -0,627$ em (c). Em (a) a condição inicial foi aleatória. Em (b) e (c) a rede foi dividida em quatro partes iguais: quadrante I com $i = 1, \dots, \frac{L}{2}$ e $j = 1, \dots, \frac{L}{2}$; quadrante II com $i = \frac{L}{2} + 1, \dots, L$ e $j = 1, \dots, \frac{L}{2}$; quadrante III com $i = 1, \dots, \frac{L}{2}$ e $j = \frac{L}{2} + 1, \dots, L$; e quadrante IV com $i = \frac{L}{2} + 1, \dots, L$ e $j = \frac{L}{2} + 1, \dots, L$. Condições iniciais aleatórias seguindo a seguinte regra: quadrantes I e III com $x_{Q1} - 0,025 \leq x_{i,j}(t_0) \leq x_{Q1} + 0,025$ e $y_{Q1} - 0,0025 \leq y_{i,j}(t_0) \leq y_{Q1} + 0,0025$; e quadrantes II e IV com $x_{Q2} - 0,025 \leq x_{i,j}(t_0) \leq x_{Q2} + 0,025$ e $y_{Q2} - 0,0025 \leq y_{i,j}(t_0) \leq y_{Q2} + 0,0025$. As constantes x_{Q2} e y_{Q2} são valores arbitrários em que o neurônio isolado está meio período defasado dos valores das constantes x_{Q1} e y_{Q1} . A figura 4.10 mostra imagens referentes a certos instantes de tempo das mesmas redes da figura 4.9. As imagens da esquerda, do centro e da direita correspondem, respectivamente, a $t = 1$, $t = 2 \times 10^5$ e $t = 7 \times 10^5$. Pontos em preto e branco indicam células no período quiescente ($x_{i,j}(t) \leq 0$) e ativo ($x_{i,j}(t) > 0$), respectivamente, em um intervalo de 10 iterações após o instante t citado.

Nota-se que para uma condição inicial aleatória, a quantidade $c_m(t, t_0)$ rapidamente decai para um valor próximo de zero e, após, lentamente decresce até zero. Isto indica que a informação inicial é rapidamente perdida, ou seja, não há recuperação. Para uma condição inicial com quatro quadrantes defasados em π existem duas soluções, uma para cada valor de σ estudado. Primeiramente, com $\sigma = -0,47$, informações sobre a condição inicial são mantidas por tempo maior que o caso de condição inicial aleatória, mas decai para um valor próximo de zero após um transiente. O último caso estudado, com $\sigma = -0,6275$, mostra que em poucas iterações $c_m(t, t_0)$ evolui para o valor $c_m = 0,5$, que continua indefinidamente no tempo, resultando em um sistema com recuperação parcial da condição inicial.

As imagens da atividade da rede em três instantes de tempo diferentes confirmam que no caso de condição inicial aleatória não há relação visual entre os estado inicial e de tempos posteriores. Diferentemente, a rede dividida com $\sigma = -0,47$ mantém a defasagem imposta inicialmente, mas a estrutura de sincronização global existente em

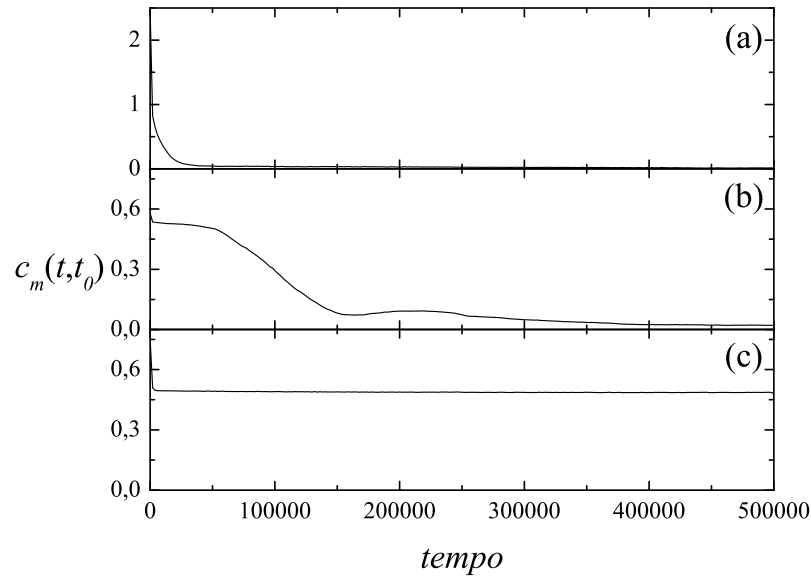


Fig. 4.9: Covariância instantânea máxima entre o instante t e a condição inicial imposta em $t_0 = 1$. Em (a) condição inicial aleatória, em (b) e (c) quatro quadrantes com defasagem de π , mais detalhes no texto. Em (a) e (b) $\sigma = -0,47$, e em (c) $\sigma = -0,6275$. Todos os gráficos com $g = 0,05$.

cada quadrante é destruída pela formação de frentes de onda. Inicialmente elas formam quadrados e após longo transiente há uma rotação transformando-as em losangos. O mesmo sistema de defasagem, utilizando $\sigma = -0,6275$, mantém uma estrutura similar à condição inicial, porém com o surgimento de frentes de onda que se propagam em alta velocidade, estabilizando o regime de sincronização global em cada quadrante. A alteração da aleatoriedade inicial para frentes de onda é o motivo da rápida mudança do valor de $c_m(t, t_0)$ para um valor que permanece constante no tempo.

A estabilidade do formato final das frentes de onda encontrado para a simulação da rede mostrada na figura 4.10 (b) não foi testada. Desse modo, a configuração final pode ser estável, havendo uma direção preferencial de propagação; pode ser transiente e assim haveria outro estado final; ou a direção das frentes de onda permanecem alterando-se indefinidamente no tempo. Essas hipóteses podem ser averiguadas em trabalhos futuros.

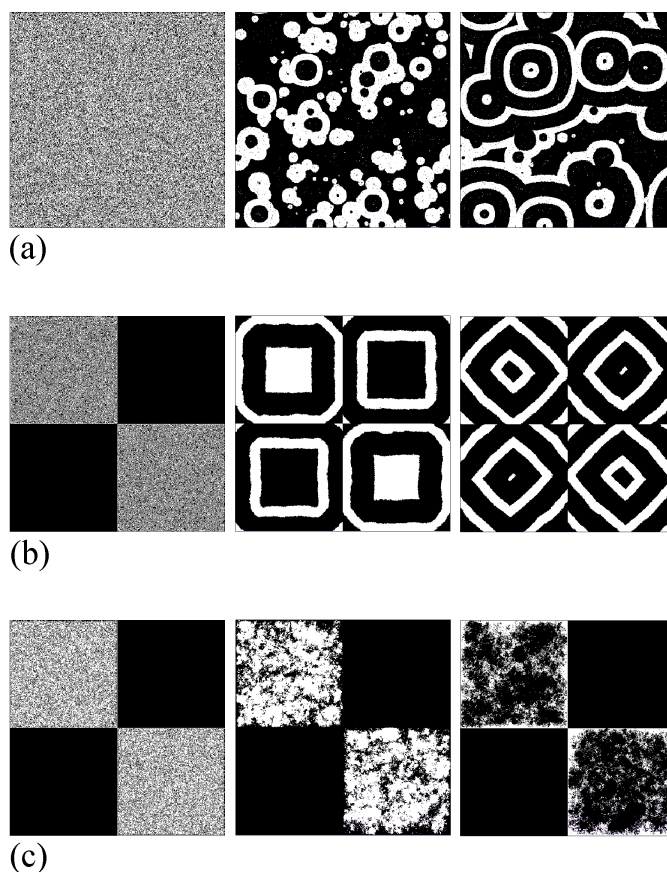


Fig. 4.10: *Imagens referentes a instantes de tempo da evolução temporal das redes utilizadas para a construção da figura 4.9. Pontos brancos e pretos correspondem a neurônio ativo ou inativo, respectivamente, em um intervalo de 10 iterações após t . As imagens da esquerda, do centro e da direita correspondem, respectivamente, a $t = 1$, $t = 2 \times 10^5$ e $t = 7 \times 10^5$. Em (a) condição inicial aleatória e $\sigma = -0,47$, em (b) e (c) quatro quadrantes com defasagem de π e, respectivamente, $\sigma = -0,47$ e $\sigma = -0,6275$. Detalhes sobre defasagem no texto. Todas as simulações com $g = 0,05$.*

Capítulo 5

Conclusão

O trabalho foi apresentado em quatro capítulos, com uma breve introdução, descrição sucinta de modelos de tempo contínuo e ampla análise sobre o modelo de Rulkov, estudo do acoplamento entre duas células via conexão elétrica e, por final, investigação de uma rede bidimensional com acoplamentos entre primeiros vizinhos via sinapse elétrica.

No segundo capítulo, contendo uma ampla discussão sobre o modelo de neurônio de Rulkov isolado, foram mostrados distintos comportamentos e respectivas análises. O conjunto de equações apresenta, dependendo das configurações dos parâmetros α e σ , quiescência, trens de pulsos ou pulsos contínuos, comportamentos presentes em neurônios biológicos reais. A partir do espaço de fases, o funcionamento do mapa foi explorado no espaço de parâmetros (α, σ) , indicando as configurações que geram cada tipo de comportamento. Transições contínuas entre quiescência e trens de pulsos e descontínuas entre as regiões de trens de pulsos e pulsos contínuos foram encontradas. Medidas do maior expoente de Lyapunov indicaram quais configurações de parâmetros apresentam comportamento caótico. Esse novo resultado comprovou algumas previsões teóricas [39] e serve para um futuro auxílio na escolha do conjunto de parâmetros para a construção de redes específicas. Por último no capítulo, foi definida relação do mapa com estímulos externos que é fundamental para criar conexão entre células e, conseqüentemente, redes neurais.

O terceiro capítulo apresenta a modelagem da sinapse elétrica e estuda o acoplamento entre duas células idênticas, com conexão simétrica e homogênea. Um dos parâmetros de controle do mapa isolado foi fixado em $\alpha = 7$, onde o neurônio apresenta, dependendo da configuração dos outros parâmetros, quiescência, trens de pulsos e pulsos contínuos. O intervalo de σ que gera trens de pulsos foi estudado com o auxílio da diferença de fase, relativa aos trens de pulsos, entre as atividades das células. Mostrou-se que diferentes condições iniciais de acoplamento evoluem para distintas fases estáveis, que estão ligadas aos valores do parâmetro σ , criando uma estrutura no gráfico que os relaciona (ver figura 3.5). Ao ser incrementada, a intensidade de acoplamento g diminui o número de atratores,

sendo que em uma larga região ($-0,32 < \sigma < 0$) há somente acoplamento em fase ($\phi \approx 0$) para $g = 0,08$, por exemplo. Para completar o estudo foram utilizados parâmetros de ordem variância e covariância. A variância indica a atividade média que as células possuem, indicando a região de coexistência entre os regimes de trens de pulsos e pulsos contínuos. A partir de suas medidas também foi verificado que certas condições iniciais e intensidade de acoplamento alteram o comportamento individual das células. A covariância apresenta resultados semelhantes aos obtidos via análise das fases para trens de pulsos, com menos detalhes. Na região de pulsos contínuos ela indica o número de acoplamentos estáveis que podem ser formados. Por final um diagrama $g \times \sigma$ foi construído a partir da covariância q , indicando as regiões onde há ambos $q > 0$ e $q < 0$ ou somente $q > 0$ ou $q < 0$.

No último capítulo com resultados, uma rede bidimensional foi criada com conexões entre primeiros vizinhos, via sinapse elétrica, e condições periódicas de contorno. Assim como no terceiro capítulo, fixou-se o parâmetro $\alpha = 7$, variando a intensidade de acoplamento g e o parâmetro σ . As redes foram construídas com células idênticas, conexões simétricas e homogêneas. Com o auxílio de parâmetros de ordem, variância e covariância, e de distribuições de fase, verificou-se a existência de diferentes regimes de sincronização macroscópicos, denominados sincronização parcial e global. A partir de medidas de histerese da variância e da covariância, foi construído um diagrama $g \times \sigma$ com as regiões estáveis para cada conjunto dos parâmetros, indicando o regime de atividade individual e de sincronização. Foi verificada a existência de atividade auto-sustentada dependente do valor de σ para $g \neq 0$, onde, estando os neurônios individuais configurados no regime quiescente, o sistema permanece ativo, (não) dependendo da condição inicial adequada para ($g < 0$) $g > 0$. Uma larga região de coexistência entre os regimes de sincronização parcial e global foi apresentada estando a célula com atividade de trens de pulsos para acoplamentos positivos. Foi verificado que os acoplamentos negativo e positivo alteram o limiar entre as regiões de trens de pulsos e pulsos contínuos, permanecendo uma estreita região de coexistência. Os resultados mostram que a bi-estabilidade encontrada em neurônios HR [40] é também obtida para redes de neurônios de Rulkov, atestando a robustez dos regimes em relação a modelos locais. Utilizando o mapa discreto, simulações de redes com número relativamente alto de neurônios e por longos períodos comprovaram a estabilidade da sincronização global, independente do tamanho da rede, caracterizando o comportamento coletivo não-trivial [41]. E ainda foi verificado que estando em sincronização parcial a distribuição de fases sempre evolui para uma homogênea, na qual as células espalham-se uniformemente sobre o atrator no espaço $(x \times y)$ e $m(t)$ é constante no tempo. Ambos são resultados de difícil acesso para simulações utilizando neurônios modelados por equações

diferenciais contínuas.

O regime quiescente, estando os neurônios individuais configurados próximo ao limiar de atividade σ_S (equação 2.11), pode ser considerado um meio excitável, onde conexões externas funcionam como função de entrada de outra camada. Considerando a camada anterior como proveniente de estímulo externo como som, luz ou odor, é observado que conexões elétricas podem ampliar o intervalo dinâmico [42, 43]. O surgimento de atividade auto-sustentada para meios excitáveis destrói a capacidade de amplificação [44], que acontece no modelo estudado ao incrementar a intensidade de acoplamento, como encontrado para o mapa de Rulkov.

O fechamento do quarto capítulo teve simulações de sistemas com diferentes imposições de condições iniciais. Para $\sigma = -0,6275$, uma divisão da rede em partes defasadas é mantida indefinidamente no tempo, indicando que o sistema pode armazenar informações sobre as condições iniciais impostas. A divisão em quatro partes pode ser estendida para mais divisões em futuros trabalhos para identificar quanto detalhe pode ser obtido na informação armazenada ou quando a estabilidade acaba. Sendo $\sigma = -0,47$, a covariância entre o instante t e a condição inicial imposta em t_0 mostrou que o sistema mantém informações por um período, porém, imagens da evolução temporal indicam a permanência, em parte, da imposição inicial, onde outros métodos de comparação podem ser futuramente utilizados para estes estudos.

A inclusão de sinapses químicas é interessante para, conjuntamente com as elétricas, criar sistemas com reconhecimentos de padrões, aprendizagem e recuperação de memórias. Além disso, seria interessante o estudo dos mesmos sistemas descritos com diferentes valores de α , por exemplo.

Referências Bibliográficas

- [1] A. I. Selverston, A. Szücs, R. Huerta, R. D. Pinto e M. B. Reyes, Neural mechanisms underlying the generation of the lobster gastric mill motor pattern, *Front. Neural Circuits* 3:12 (2009).
- [2] P. Dayan e L. F. Abbott, *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*, MIT Press, Cambridge MA (2001).
- [3] M. V. Bennet, Gap Junctions as Electrical Synapses, *J. Neurocytol.* 26 (1997) 349-366.
- [4] S. G. Hormuzdi, M. A. Filippov, G. Mitropoulou, H. Monyer e R. Bruzzone, Electrical synapses: a dynamic signaling system that shapes the activity of neuronal networks, *Biochim. Biophys. Acta* 1662 (2004) 113-137.
- [5] J. R. Gibson, M. Beierlein e B. W. Connors, Functional properties of electrical synapses between inhibitory interneurons of neocortical layer 4, *J. Neurophysiol.* 93 (2005) 467-80.
- [6] M. V. Bennett e R. S. Zukin, Electrical coupling and neuronal synchronization in the Mammalian brain, *Neuron* 41 (2004) 495-511.
- [7] R. Harris-Warrick, E. Marder, A. I. Serverston e M. Moulins, *Dynamic Biological Networks: The Stomatogastric Nervous System*, MIT Press, Cambridge, MA (1992).
- [8] K. T. Moortgat, T. H. Bullock e T. J. Sejnowski, Precision of the pacemaker nucleus in a weakly electric fish: network versus cellular influences, *J. Neurophysiol.* 83 (2000) 971-983.
- [9] A. Raffone e C. van Leeuwen, Dynamic synchronization and chaos in an associative neural network with multiple active memories, *Chaos* 13 (2003) 1090-1104.
- [10] R. C. Elson, A. I. Selverston, R. Huerta, N. F. Rulkov, M. I. Rabinovich e H. D. I. Abarbanel, Synchronous behavior of two coupled biological neurons, *Phys. Rev. Lett.* 81 (1998) 5692-5695.

-
- [11] R. Erichsen Jr., M. S. Mainiere e L. G. Brunnet, Periodicity and chaos in electrically coupled Hindmarsh-Rose neurons, *Phys. Rev. E* 74 (2006) 061906.
- [12] R. D. Pinto, P. Varona, A. R. Volkovskii, A. Szücs, Henry D. I. Abarbanel e M. I. Rabinovich, Synchronous behavior of two coupled electronic neurons, *Phys. Rev. E* 62 (2000) 2644.
- [13] X. Sun, Q. Lu e J. Kurths, Correlated noise induced spatiotemporal coherence resonance in a square lattice network, *Physica A* 387 (2009) 6679-6685.
- [14] M. Bazhenov, N. F. Rulkov e I. Timofeev, Effect of synaptic connectivity on a long-term synchronization of fast cortical oscillations, *J. Neurophysiol.* 100 (2008) 1562-1575.
- [15] B. Ibarz, J. M. Casado e M. A. F. Sanjuán, Patterns in inhibitory networks of simple map, *Phys. Rev. E* 75 (2007) 041911.
- [16] M. S. Mainiere, R. Erichsen Jr. e L. G. Brunnet, Time evolution of coherent structures in networks of Hindmarsh-Rose neurons, *Physica A* 354 (2005) 663-671.
- [17] N. R. Rulkov, Modeling of spiking-bursting neural behavior using two-dimensional map, *Phys. Rev. E* 65 (2002) 041922.
- [18] E. J. Agnes, R. Erichsen Jr. e L. G. Brunnet, Synchronization regimes in a map-based model, *Physica A* 389 (2010) 651-658.
- [19] E. M. Izhikevich, Which Model to Use for Cortical Spiking Neurons?, *IEEE Trans. Neural Networks* 15 (2004) 1063-1070.
- [20] A. L. Hodgkin e A. F. Huxley, Action potentials recorded from inside a nerve fibre, *Nature* 144 (1939) 710-711.
- [21] A. L. Hodgkin e A. F. Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, *J. Physiol. Lond.* 104 (1952) 500-544.
- [22] R. Fitzhugh, Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane, *Biophys. J.* 1 (1961) 445-466.
- [23] J. S. Nagumo, S. Arimoto e S. Yoshizawa, An active pulse transmission line simulating nerve axon, *Proc. IRE* 50 (1962) 2061-2070.

- [24] J. L. Hindmarsh e R. M. Rose, A model of the nerve impulse using two first-order differential equations, *Nature* 296 (1982) 162-184.
- [25] S. H. Thompson e S. J. Smith, Depolarizing afterpotentials and burst production in molluscan pacemaker neurons, *J. Neurophysiol.* 39 (1976) 153-161.
- [26] J. L. Hindmarsh e R. M. Rose, A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations, *Proc. R. Soc. Lond. B* 221 (1984) 87-102.
- [27] J. L. Hindmarsh e R. M. Rose, A model of a thalamic neuron, *Proc. R. Soc. Lond. B* 225 (1985) 161-193.
- [28] N. R. Rulkov, Regularization of synchronized chaotic bursts, *Phys. Rev. Lett.* 86 (2001) 183-186.
- [29] D. R. Chialvo, Generic excitable dynamics on a two-dimensional map, *Chaos Solitons Fract.* 5 (1995) 461-479.
- [30] O. Kinouchi e M. H. R. Tragtenberg, Modeling neurons by simple maps, *Internat. J. Bifur. Chaos* 6 (1996) 2343-2360.
- [31] J.-P. Eckmann e D. Ruelle, Ergodic theory of chaos and strange attractors, *Rev. Mod. Phys.* 57 (1985) 617-656.
- [32] X. Shi e Q. Lu, Burst synchronization of electrically and chemically coupled map-based neurons, *Physica A* 388 (2009) 2410-2419.
- [33] L. Brunnet e H. Chaté, Phase coherence in chaotic oscillatory media, *Physica A* 257 (1998) 347-356.
- [34] N. F. Rulkov, I. Timofeev e M. Bazhenov, Oscillations in large-scale cortical networks: map-based model, *J. Comput. Neurosci.* 17 (2004) 203-223.
- [35] A. Morelli, R. L. Grotto e F. T. Arecchi, Neural coding for the retrieval of multiple memory patterns, *BioSystems* 86 (2006) 100-109.
- [36] M. Bazhenov, M. Stopfer, M. Rabinovich, R. Huerta, H. D. I. Abarbanel, T. J. Sejnowski e G. Laurent, Model of transient oscillatory synchronization in the locust Antennal Lobe, *Neuron* 30 (2001) 553-567.
- [37] D. O. Hebb, *The organization of Behavior*, Wiley, New York (1949).

-
- [38] W. Gerstner e W. Kistler, *Spiking Neuron Models*, Cambridge University Press (2002).
- [39] A.L. Shilnikov e N.R. Rulkov, Origin of chaos in a two-dimensional map modeling spiking-bursting neural activity, *Internat. J. Bifur. Chaos* 13 (2003) 3325-3340.
- [40] R. Erichsen e L. G. Brunnet, Multistability in networks of Hindmarsh-Rose neurons, *Phys. Rev. E* 78 (2008) 061917.
- [41] L. Brunnet, H. Chaté e P. Manneville, Long-range order with local chaos in lattices of diffusively coupled ODEs, *Physica D* 78 (1994) 141-154.
- [42] M. Copelli e O. Kinouchi, Intensity coding in two-dimensional excitable neural networks, *Physica A* 349 (2005) 431-442.
- [43] O. Kinouchi e M. Copelli, Optimal dynamical range of excitable networks at criticality, *Nature Physics* 2 (2006) 348-352.
- [44] T. L. Ribeiro e M. Copelli, Deterministic excitable media under Poisson drive: power law responses, spiral waves and dynamic range, *Phys. Rev. E* 77 (2008) 051911.