

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE FÍSICA

Sincronização em Neurônios de Hindmarsh-Rose

Miguel Schumacher Mainieri

Tese realizada sob orientação dos professores Rubem Erichsen Junior e Leonardo Gregory Brunnet e apresentada ao Instituto de Física da UFRGS em preenchimento parcial dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

Porto Alegre

Agosto/2006

Agradecimentos

Agradeço...

Ao meu orientador, Prof. Rubem Erichsen Junior, por sua dedicada orientação e ajuda;

Ao meu orientador, Prof. Leonardo Gregory Brunnet, por importantes sugestões e discussões;

Ao Prof. Raul Montagne, por sua sugestão de uso da Análise Espaço-Temporal de Sinais Complexos em nosso problema;

E aos colegas do Instituto de Física da UFRGS.

Abstract

Synchronization, as a universal cooperative behavior and a fundamental mechanism in nature, has been extensively studied in connection to several phenomena in physics, chemistry, and biology [1, 2]. In particular, the synchronization of the neural activity has been observed in different species and under distinct physiological conditions [3, 4]. In this work, we study synchronization in Hindmarsh-Rose (HR) neurons, a model of membrane potential that represents with fidelity the spike behavior found in real neurons. We start by considering the case of an isolated neuron HR and its dynamical properties of pulse generation. We also studied the coupling between neurons in a system of two neurons, in a one-dimensional (HR-1D) and in a two-dimensional (HR-2D) network. In these architectures, the synchronization of the elements originates a ordered, coherent behavior, that it is associated not only with the production of biological information [5, 6], but also to potential applications in communication [7] and identification of systems [8].

Resumo

A sincronização, como comportamento cooperativo universal e mecanismo fundamental na natureza, tem sido extensivamente estudada em conexão com inúmeros fenômenos em física, química e biologia [1, 2]. Em particular, a sincronização da atividade neural tem sido observada em diferentes espécies e sob condições fisiológicas distintas [3, 4]. Neste trabalho, estudamos sincronização em neurônios de Hindmarsh-Rose (HR), um modelo de potencial de membrana que representa com fidelidade o comportamento de disparos encontrado em neurônios reais [9, 10]. Iniciamos considerando o caso de um neurônio HR isolado e suas propriedades dinâmicas de geração de pulsos. Em seguida, analisamos o acoplamento entre neurônios em um sistema de dois neurônios, e em redes unidimensionais (HR-1D) e bidimensionais (HR-2D). Nessas arquiteturas, a sincronização dos elementos da rede dá origem a um comportamento ordenado, coerente, que está associado não somente à produção de informação biológica [5, 6], mas também às potenciais aplicações em comunicação [7] e identificação de sistemas [8].

Conteúdo

1. Introdução	2
2. Modelos de Neurônios Biológicos	7
2.1 O neurônio biológico	7
2.2 Resposta de um neurônio à estímulos externos	8
2.2.1 Neurônios biológicos e trens de pulsos caóticos	10
2.3 O modelo de Hindmarsh-Rose (HR)	10
2.3.1 O modelo HR de duas variáveis	11
2.3.2 O modelo HR de três variáveis	12
2.3.3 Comportamento de trens de pulsos caóticos	14
2.3.4 Análise no espaço de fases	15
2.4 Sincronização	33
2.4.1 Análise quantitativa	34
2.4.2 Terminologia	35
3. Acoplamento de Dois Neurônios HR	37
3.1 Modelo	37
3.2 Dinâmica de fases	39
3.2.1 Análise de multi-estabilidade	40
3.3 Sincronização no modelo HR de dois neurônios	44
3.3.1 Período de Intermittência	55
4. Acoplamento Unidimensional HR-1D	58
4.1 Modelo	58

Conteúdo	1
4.2 Regime de acoplamento fraco	61
4.3 Estudo dos regimes de sincronização pela AESC	64
4.3.1 Entropias H e K	72
5. Acoplamento Bidimensional HR-2D	75
5.1 Modelo	75
5.2 Sincronização	77
5.3 Periodicidade das estruturas coerentes	81
5.4 Robustez das estruturas coerentes	89
5.5 Colocação ordenada de defeitos	95
6. Conclusões	98
A. Análise Espaço-Temporal de Sinais Complexos (AESC)	105
A.0.1 Energia global $E(A)$	107
A.0.2 Entropia global $H(A)$	107
Bibliografia	109

Capítulo 1

Introdução

Neurônios e transmissão de informação

O primeiro a estudar os princípios biofísicos do sistema nervoso foi Galvani, em 1791, que reconheceu a natureza elétrica dos sinais nervosos. Posteriormente veio a contribuição do histologista espanhol Ramón y Cajal, no final do século 19, mostrando que o cérebro é constituído por enorme conjunto de células bem definidas e individualizadas, as quais ele chamou *neurônios*, e que se comunicam através das *sinapses* (postuladas em 1897 por C. Sherrington). O funcionamento destas células começou a ser melhor entendido a partir da década de 1920 através das investigações de Erlanger e Gasser [11].

Na década de 1950, os mecanismos que envolvem a criação e a propagação de sinais elétricos neuronais foram explicados por Hodgkin e Huxley [12] e a transmissão sináptica foi intensivamente estudada. A existência de sinapses foi demonstrada pela microscopia eletrônica. Atualmente, sabe-se que existe uma grande variedade de tipos de neurônios no sistema nervoso humano, com diferenças significativas em tamanho, estrutura e função.

De um modo geral, podemos criar uma analogia computacional e mostrar o neurônio como um processador elementar de informação, com suas três partes fundamentais: *entrada*, *central de processamento* e *saída*. A entrada é formada pelos *dendritos*, que são prolongamentos celulares altamente ramificados; a central de processamento de informação é o *corpo celular* ou *soma* e a saída se dá no *axônio*, através das sinapses — veja a Figura 1.1. Um neurônio concebido segundo esta divisão é a base na construção dos modelos de *redes neuronais artificiais*, que são modelos matemáticos simplificados de sistemas neuronais biológicos.

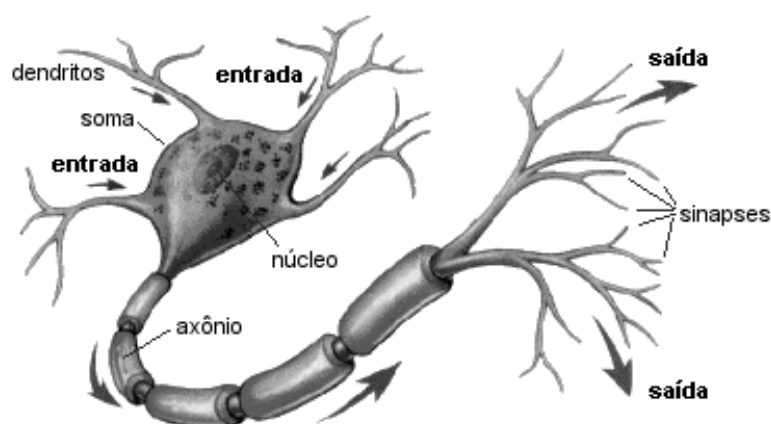


Fig. 1.1: A. O neurônio visto como um processador elementar de informação, com suas três partes fundamentais: entrada (dendritos ou soma), central de processamento (soma) e saída (sinapses).

Em um neurônio, a informação é transmitida tanto elétrica como quimicamente. Em seu interior, na forma de *potenciais de ação* ou *pulsos*, que iniciam no soma e se deslocam pelo axônio até as sinapses¹. E dependendo do tipo de sinapse, *química* ou *elétrica*, o potencial de ação pode atuar de duas formas distintas.

Nas sinapses químicas, o potencial pré-sináptico causa a liberação de neurotransmissores na fenda sináptica, que se dirigem aos *receptores* da membrana pós-sináptica, alterando sua permeabilidade a certos íons e ocasionando uma mudança no seu potencial elétrico. Isto dá origem a um potencial pós-sináptico (PPS), que pode ser positivo ou negativo. No primeiro caso ele é chamado *excitatório*, porque contribui para o aumento da probabilidade do neurônio disparar; no segundo caso, *inibitório*, porque diminui esta probabilidade². É

¹ A velocidade de condução de um pulso no axônio é aproximadamente 1 – 10 m/s [13].

² Embora uma única sinapse possa fazer com que um neurônio dispare, isto raramente acontece porque a dinâmica intrínseca de um sistema neuronal é essencialmente coletiva e não localizada. Por exemplo, no córtex humano existem $\sim 10^{11}$ neurônios e cada neurônio recebe $\sim 10^4$ entradas sinápticas dos axônios de outros neurônios. Portanto, o soma de um neurônio na rede neuronal recebe muitos PPSs dos neurônios pré-sinápticos conectados a ele. E este neurônio somente irá disparar caso a soma algébrica de todos esses PPSs, tomada dentro de um curto intervalo de tempo, ultrapassar um certo limite (~ 10 mV).

importante observar que neste tipo de sinapse a transmissão de informação se dá de forma unidirecional, da membrana pré para a pós-sináptica. As sinapses químicas são predominantes na ligação entre as células do sistema nervoso e demais células não nervosas, como as dos músculos e glândulas.

Nas sinapses elétricas ocorre a transferência direta da corrente iônica de uma célula à outra, sem a utilização de neurotransmissores. Neste tipo de sinapse há uma ligação condutiva formada por proteínas conhecidas como *junções comunicantes*³ [14]. Estas proteínas formam um canal entre as membranas celulares dos neurônios que interagem, que neste caso estão muito próximas, por onde os íons passam diretamente de uma célula nervosa a outra sem o atraso característico das sinapses químicas⁴. Assim, um potencial de ação no neurônio pré-sináptico pode produzir quase que instantaneamente um potencial de ação no neurônio pós-sináptico. E este potencial de ação pode deslocar-se tanto no sentido da membrana pré para a pós-sináptica como no sentido inverso, sendo esta a propriedade de bidirecionalidade das sinapses elétricas, em oposição às sinapses químicas, que são unidirecionais. Quanto à localização, as sinapses elétricas são abundantes na retina e no cortex cerebral de animais vertebrados.

Em termos do modelamento e simulação de neurônios em rede, tanto as sinapses químicas quanto as elétricas são consideradas, até mesmo as duas simultaneamente. Exemplos de redes neuronais artificiais com todas as unidades conectadas através de sinapses químicas são o modelo de memória associativa de Hopfield [16], onde a regra de aprendizagem de Hebb [17] implementa a plasticidade característica desse tipo de sinapse, e o modelo de Inoue [18], idêntico ao de Hopfield, exceto por considerar uma função de transferência não-monótona. Já os modelos de Derrida, Gardner e Zippelius [19] e o estudado em [20] propõem uma diluição nas conexões sinápticas químicas. Como exemplo de *modelo de neurônio biológico*, isto é, que representa com maior fidelidade as propriedades biológicas do neurônio, citamos o de Kanamaru e Okabe [21], um modelo de memória associativa de neurônios de Fitzhugh-Nagumo [22], onde todas as unidades são conectadas através de

³ Do inglês *gap junctions*.

⁴ Este atraso é conhecido como *retardamento sináptico*, que é o tempo entre a chegada de um potencial de ação ao terminal de um axônio pré-sináptico e a produção de um PPS na membrana pós-sináptica, podendo levar entre 1 e 2 ms [15].

sinapses químicas. Exemplos do acoplamento de dois neurônios biológicos de Hindmarsh-Rose (HR) [9, 10] via sinapses elétricas são encontrados em [23, 24]. Já Huerta *et al.* [25] apresentaram um modelo com o acoplamento de dois neurônios HR através de sinapses químicas e elétricas.

Sincronização no modelo HR

Neste trabalho vamos apresentar um estudo do modelo de neurônios de Hindmarsh-Rose, desde o caso de um neurônio HR isolado, com suas propriedades dinâmicas fundamentais, até o acoplamento entre dois neurônios e em redes unidimensionais (HR-1D) e bidimensionais (HR-2D) [26, 27]. Utilizaremos acoplamento via sinapses elétricas, também chamado acoplamento *elétrico* ou *difusivo* [2], e entre primeiros vizinhos. Uma das motivações que nos levou à escolha deste modelo foi o fato de que ele simula com grande proximidade o comportamento de disparos encontrado em neurônios reais. O modelo de Hindmarsh-Rose foi construído especificamente para gerar os *trens de pulsos* observados nas células do gânglio visceral do caracol *Lymnaea stagnalis*. Portanto, o conceito que surge naturalmente ao analisarmos o acoplamento entre neurônios HR é o de *sincronização de oscilações*, entendido como uma correspondência que ocorre nas frequências, fases ou outras características das atividades dos neurônios interagentes. A evidência experimental da sincronização entre um neurônio eletrônico HR e um neurônio biológico, reportada por Szűcs *et al.* [28], sugere também que o modelo HR seja apropriado para o estudo computacional sistemático da dinâmica de redes neuronais. Neste trabalho, os autores acoplaram um circuito integrador analógico das equações de Hindmarsh-Rose com um neurônio biológico de uma lagosta, *in vitro*. Foi observado que, embora o integrador eletrônico não reproduza exatamente o sinal correspondente ao potencial de membrana do neurônio biológico, ainda assim observa-se a sincronização entre os trens de pulsos. Como existe um consenso (veja [26] e [28] e as referências destes artigos) de que a sincronização entre trens de disparos desempenha um importante papel no funcionamento de sistemas neuronais biológicos, conclui-se que o comportamento apresentado durante a simulação numérica de um conjunto de neurônios HR possa ser considerado como biologicamente plausível.

A sincronização de neurônios é uma importante área de pesquisa em neurociência [29].

Por exemplo, a sincronização parece ser o mecanismo central responsável pelo processamento de informação nas diferentes áreas do cérebro, e também o mecanismo de comunicação entre essas áreas. Resultados de experimentos feitos com animais indicam que a sincronização da atividade neural no córtex visual é responsável pela ligação entre diferentes características visuais, de modo que um padrão visual possa ser reconhecido como um todo [30]. Outra evidência é a sincronização da atividade oscilatória no córtex sensório-motor, que parece estar relacionada à coordenação do controle motor [31]. Em relação à várias doenças neurológicas como a epilepsia [32] e tremores patológicos [33], sabe-se que a sincronização desempenha um papel fundamental. Nos sinais de eletroencefalograma, o disparo de grupos de neurônios, quando sincronizados, gera flutuações mensuráveis com oscilações em bandas de frequência entre 2 e 60 Hz [34].

Organização deste trabalho

Organizamos o trabalho da seguinte forma. No Capítulo 1 está uma introdução à redes neuronais e as motivações que nos levaram a desenvolver este tema. No Capítulo 2 fizemos uma revisão dos conceitos referentes ao modelo de Hindmarsh-Rose, apresentando suas propriedades dinâmicas principais, como regimes de disparos, em especial, a geração de trens de pulsos, a transição entre atratores, etc. Ao final, apresentamos a teoria de sincronização e a respectiva terminologia utilizada neste trabalho, na Seção 2.4.2. Nos capítulos seguintes apresentamos nosso trabalho de pesquisa, o acoplamento elétrico em três sistemas distintos: entre dois neurônios HR (Capítulo 3), entre N neurônios em uma linha, ou acoplamento unidimensional (Capítulo 4) e entre $N = L \times L$ neurônios em um quadrado, ou acoplamento bidimensional (Capítulo 5). No Capítulo 6 está a conclusão. Em todos os procedimentos computacionais consideramos a integração numérica das equações HR através de um algoritmo adaptativo de Runge-Kutta [35].

Capítulo 2

Modelos de Neurônios Biológicos

Neste capítulo de revisão, discutiremos os conceitos básicos referentes ao modelo de Hindmarsh-Rose e teoria de sincronização.

2.1 O neurônio biológico

Na introdução, definiu-se o neurônio como um processador elementar de informação, dividido em três partes com funcionalidades distintas: entrada, central de processamento e saída, que é o modo como os modelos de redes neuronais artificiais o caracterizam. Os modelos biológicos, por outro lado, procuram caracterizar o neurônio através de parâmetros que representam propriedades biológicas presentes no neurônio real, como, por exemplo, concentração de íons, difusão de neurotransmissores, etc.

Como uma primeira aproximação, a preocupação fundamental no estudo de um neurônio biológico refere-se à questão da transmissão de informação entre os neurônios em uma rede neuronal. Como um neurônio se comunica com outro? A resposta, como já vimos, está no potencial de ação, a unidade elementar de transmissão de informação do neurônio. Visto que os pulsos de um dado neurônio se parecem e sua forma não muda enquanto ele se propaga pelo axônio, a forma do potencial de ação não carrega nenhuma informação, isto é, um pulso individual não carrega informação. O que importa é o número e o momento dos disparos, já que um neurônio, frente à injeção de um estímulo externo por um certo intervalo de tempo, geralmente responde com uma sequência de pulsos [36]. Além disso, os potenciais de ação em uma sequência de pulsos normalmente apresentam-se bem separados — podendo, também, aparecer intercalados por longos intervalos onde não há disparo algum,

como veremos na seção seguinte. Mesmo com um estímulo muito forte, é impossível excitar um segundo disparo durante ou imediatamente depois de um primeiro. Este intervalo de tempo em que não há disparo caracteriza a distância mínima entre dois pulsos, ou *período refratário absoluto* do neurônio, cuja duração é de uns poucos milissegundos. Também existe um período mais longo, durante o qual o neurônio é menos excitável do que normalmente, de forma tal que um potencial de ação é produzido somente quando o estímulo ultrapassar um limiar maior do que o normal. Este é o chamado *período refratário relativo* e pode durar até ≈ 50 ms. O período refratário fornece uma escala de tempo para os eventos neuronais, e outra escala é fornecida pelo retardamento sináptico nas sinapses químicas, conforme foi comentado na introdução (pode levar entre décimos de milissegundo até 3-4 ms). Sinapses elétricas não possuem este tipo de atraso na transmissão de um potencial de ação.

2.2 Resposta de um neurônio à estímulos externos

Experimentalmente, estuda-se a dinâmica neuronal com uma injeção de corrente $I(t)$ através de um eletrodo intracelular em um neurônio isolado. Tal procedimento foi realizado pela primeira vez por Hodgkin e Huxley no axônio gigante de uma lula, em 1939 [37]. Supondo uma corrente degrau $I(t) = 0$, se $t < t_0$, e $I(t) = \beta$, se $t \geq t_0$, de modo que o neurônio analisado esteja em repouso para $t < t_0$, isto é, seja *quiescente*, e que a corrente β seja suficientemente grande para gerar disparos em $t > t_0$, então temos quatro possibilidades de resposta, que classificam o neurônio do seguinte modo [36]:

- *Neurônios de pulsos regulares.* Respondem à corrente injetada com uma série de pulsos onde os intervalos entre eles aumenta sucessivamente até que um estado estacionário de disparos periódicos seja alcançado, conforme mostra a Figura 2.1A. Isto sugere que estes neurônios sofrem um tipo de *adaptação* ao estímulo recebido.
- *Neurônios de pulsos rápidos.* Respondem à corrente injetada com uma série de pulsos que não mostra nenhum tipo de transitório de adaptação — Figura 2.1B.

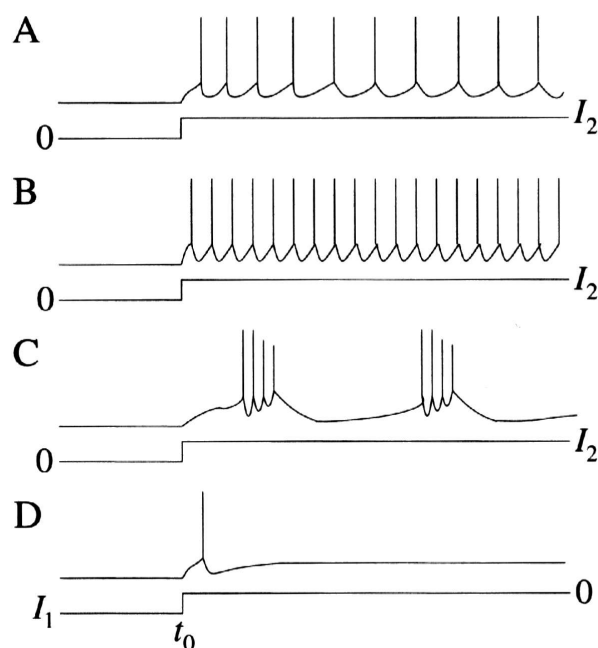


Fig. 2.1: Resposta de um neurônio a um estímulo externo, uma corrente degrau: (A-C) $I(t) = 0$, se $t < t_0$, e $I(t) = \beta$, se $t \geq t_0$, com β suficientemente grande para gerar disparos em $t > t_0$; (D) $I(t) < 0$, se $t < t_0$, e $I(t) = 0$, se $t \geq t_0$. (A) Neurônios de pulsos regulares exibem adaptação nas séries de pulsos. (B) Neurônios de pulsos rápidos não exibem adaptação. (C) Neurônios de trens de pulsos respondem com sequências de pulsos que são interrompidas por intervalos de quiescência. (D) Neurônios de pulsos de rebote respondem com um ou mais pulsos individuais após uma corrente inibitória ser “desligada” [36].

- *Neurônios de trens de pulsos*¹. Para um estímulo constante de corrente, este grupo responde com sequências de pulsos que são interrompidas por longos intervalos de *quiescência*, onde não se dá nenhum disparo, isto é, *trens de pulsos* — Figura 2.1C. Os trens de pulsos podem ser gerados tanto periódica quanto caoticamente. Em particular, o modelo de Hindmarsh-Rose, que será analisado neste trabalho, simula este grupo de neurônios, produzindo trens periódicos e caóticos, além de outros regimes de disparos, dependendo de uma escolha de parâmetros.

¹ Do inglês *bursting neurons*.

- *Neurônios de pulsos de rebote.* Neste grupo considera-se uma entrada inibitória “desligada” no tempo t_0 , isto é, $I(t) < 0$ se $t < t_0$ e $I(t) = 0$ se $t \geq t_0$, e a resposta é o *rebote pós-inibitório*, um ou mais pulsos únicos, de “rebote”, conforme mostra a Figura 2.1D [38].

2.2.1 Neurônios biológicos e trens de pulsos caóticos

Hayashi e Ishizuka [39] descreveram em detalhes uma série de experimentos mostrando que um comportamento caótico surge quando certas quantidades de corrente são injetadas em um neurônio isolado do molusco *Onchidium*. Especificamente, eles encontraram trens de pulsos caóticos em suas medidas. Mpitsos *et al.* [40] também apresentaram evidências de atividade caótica em neurônios não-isolados da espécie *Pleurobranchaea californica* (caracol), utilizando como ferramentas o espaço de fases e a dimensão de correlação de suas observações. Outras experiências mostraram que oscilações caóticas de trens de pulsos são encontradas em diversas espécies, como moluscos, crustáceos e vertebrados, sugerindo que este tipo de comportamento pode ser o estado normal da atividade neuronal [41]. Assim, o caráter caótico de resposta de neurônios reais *deve* ser considerado no modelamento de neurônios biológicos. Esta é mais uma motivação para a escolha do modelo HR em nosso trabalho, que pode gerar trens caóticos, como dissemos acima, entre outras respostas à estímulos externos. Na Figura 2.2 mostramos o potencial de membrana do neurônio estomatogástrico da lagosta *Panulirus interruptus*, exibindo trens de pulsos caóticos [42].

2.3 O modelo de Hindmarsh-Rose (HR)

O modelo de Hindmarsh-Rose (HR) [9, 10] é construído a partir de uma modificação do modelo de FitzHugh e Nagumo (FN) [22, 43], um gerador de pulsos rápidos, e de resultados de medidas experimentais, com a propriedade de que cada sequência de pulsos seja separada por um intervalo de quiescência. Ou seja, o modelo HR é essencialmente um modelo de neurônios de trens de pulsos — embora admita outras soluções. Na construção de seu modelo, Hindmarsh e Rose basearam-se diretamente nas experiências realizadas por Thompson e Smith em neurônios do caracol *Lymnaea stagnalis* [41], que exibe uma resposta de trens

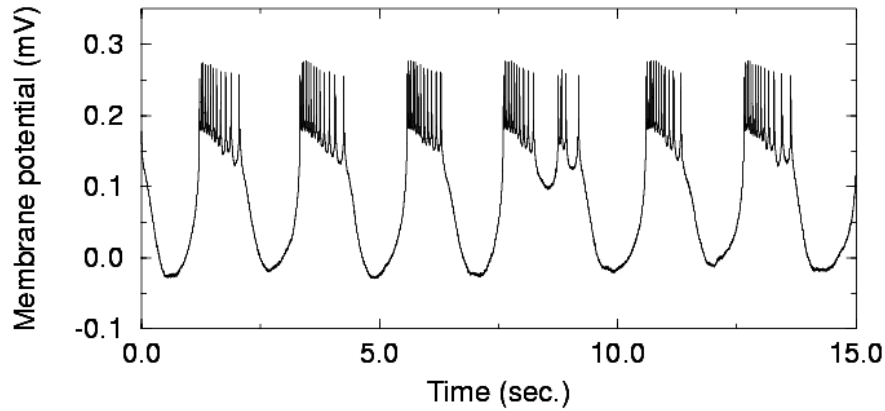


Fig. 2.2: *Evidência experimental de trens de pulsos caóticos no neurônio estomatogástrico da lagosta *Panulirus interruptus* [42].*

de pulsos caóticos com a injeção de uma corrente externa constante e positiva.

Hindmarsh e Rose estudaram uma grande variedade de modelos de neurônios que descrevem o potencial de membrana e os vários aspectos da condução iônica presentes em um neurônio real. Alguns de seus modelos são bidimensionais, mas sabe-se do teorema de Poincaré-Bendixon [44] que tais modelos não podem exibir trens ou pulsos caóticos. Contudo, o comportamento de trens caóticos é observado nos sistemas de três dimensões por eles proposto. Embora modelos de baixa dimensão ignorem explicitamente muitos canais iônicos presentes em um neurônio real, os modelos de neurônios HR centralizam-se no comportamento de resposta do potencial de membrana frente à injeção de corrente externa: são *modelos de potencial de membrana*.

2.3.1 O modelo HR de duas variáveis

O modelo HR de três variáveis que estudaremos neste trabalho é uma extensão de um modelo de duas variáveis, definido como [9]

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x, y) + I(t) = y - ax^3 + bx^2 + I(t), \\ \frac{dy}{dt} &= g(x, y) = c - dx^2 - y, \end{aligned} \tag{2.1}$$

onde a , b , c e d são constantes. A função $f(x, y)$ é cúbica no potencial de membrana x e satisfaz a condição $\lim_{x \rightarrow \infty} f(x, y) = -\infty$, se $a > 0$, do mesmo modo que no modelo FN. A função $g(x, y)$ é quadrática em x . A diferença entre estas equações e o modelo FN é que as curvas nuliclinais- y , isto é, o conjunto de pontos tais que $\dot{y} = 0 \Rightarrow y = c - dx^2$, são parábolas ao invés de linhas retas. Como resultado, a dinâmica do sistema (2.1) possui três pontos fixos, contrariamente ao modelo HR de duas variáveis apresentado anteriormente por Hindmarsh e Rose [45], que possuía apenas um ponto fixo. O objetivo em escrever o modelo bidimensional (2.1) é possibilitar uma predição dos comportamentos de disparos de pulsos rápidos observados no gânglio visceral do *Lymnaea stagnalis*.

2.3.2 O modelo HR de três variáveis

A célula nervosa da *Lymnaea* não dispara indefinidamente, mas, após um certo período, os pulsos terminam com uma lenta onda hiperpolarizante — veja a Figura 2.3B. Um modo simples de produzir este efeito é a introdução de uma corrente lenta, que gradualmente hiperpolariza a célula e produz adaptação, como o observado em neurônios de moluscos [46]. Matematicamente, Hindmarsh e Rose adicionaram uma corrente de adaptação z ao sistema de equações (2.1), e assumiram que \dot{z} é uma função linear do potencial de membrana². Assim, o modelo HR de três variáveis é dado por [9, 10]

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= y - ax^3 + bx^2 + I(t) - z, \\ \frac{dy}{dt} &= c - dx^2 - y, \\ \frac{dz}{dt} &= -rz + rS(x - x_0), \end{aligned} \tag{2.2}$$

onde $a = 1,0$, $b = 3,0$, $c = 1,0$ e $d = 5,0$. O sistema HR (2.2) descreve em unidades adimensionais o potencial de membrana $x(t)$ e utiliza duas variáveis auxiliares, $y(t)$, que representa o conjunto de canais iônicos rápidos associados ao transporte de Na^+ e K^+ , e $z(t)$, uma variável “lenta” que captura a dinâmica lenta dos outros canais iônicos presentes (por exemplo, Ca^{2+}). Em conjunto, as variáveis y e z são responsáveis pelo comportamento

² Outros autores representam a adaptação como uma variável de condutância definida por uma curva sigmoideal [47].

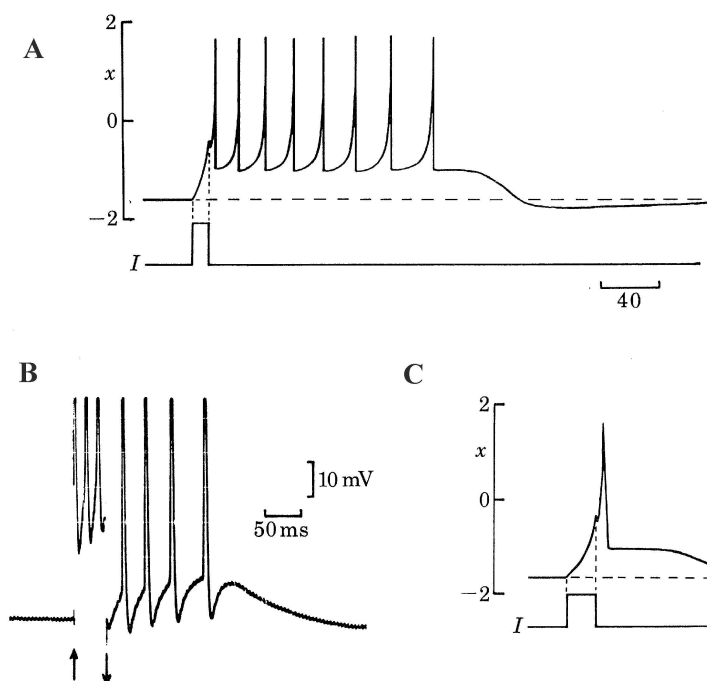


Fig. 2.3: Modelo HR de três variáveis, agora com adaptação incluída. (A) Solução numérica de (2.2) com $a = 1,0$, $b = 3,0$, $c = 1,0$, $d = 5,0$, $r = 0,001$, $S = 1,0$ e um pequeno pulso de corrente ($I = 1,0$), mostrando o desenvolvimento de um trem de pulsos. (B) Exemplo de um trem de pulsos de uma célula do gânglio visceral do caracol *Lymnaea stagnalis*. Os pulsos tendem a ter uma aceleração inicial durante a aplicação da corrente. (C) Solução numérica como em A, mas com $S = 4,0$ [9].

de trem de pulsos neste modelo. As respostas a um curto pulso de corrente despolarizante depende dos valores dados às constantes r , a escala de tempo para a corrente de adaptação lenta, e S , a escala de influência do potencial de membrana na dinâmica lenta. Para o caso $r = 0,001$ e $S = 1,0$, um trem de potenciais de ação é obtido (Figura 2.3A), similar aos observados experimentalmente na *Lymnaea* (Figura 2.3B) [9]. Para $r = 0,001$ e $S = 4,0$, a resposta mostrada na Figura 2.3C é obtida, que também é similar aos pulsos despolarizantes observados por Thompson e Smith. Como se observa, depois dos trens, o modelo lentamente hiperpolariza a um valor de x que é mais negativo do que o valor inicial do potencial de membrana, x_0 . Quando esta hiperpolarização é completa, os valores de x retornam muito

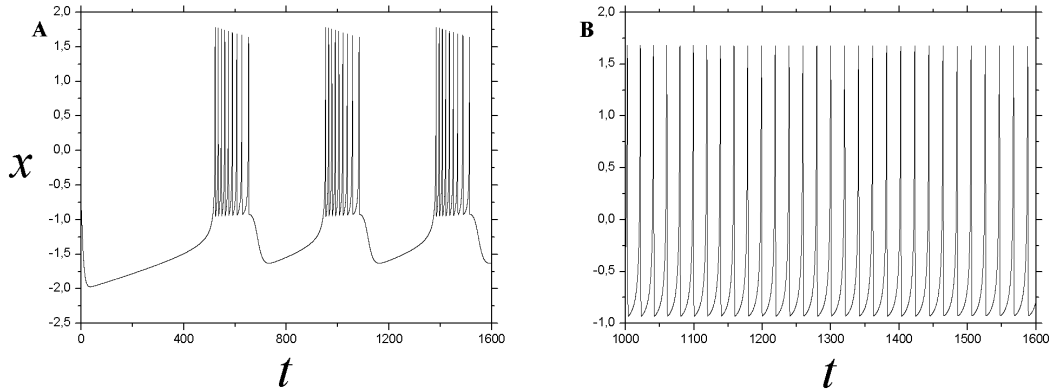


Fig. 2.4: Geração de (A) trens de pulsos periódicos (9 pulsos/trem) e (B) pulsos rápidos, obtidos, respectivamente, para $I = 2,0$ e $I = 4,0$ e os parâmetros $a = 1,0$, $b = 3,0$, $c = 1,0$, $d = 5,0$, $r = 0,001$, $S = 4,0$ $x_0 = -1,6$ na equação (2.2).

lentamente ao valor original x_0 , conforme mostram as Figuras 2.3A e 2.3C.

2.3.3 Comportamento de trens de pulsos caóticos

Como observado no início desta seção, Thompson e Smith produziram trens caóticos em neurônios do gânglio visceral do caracol *Lymnaea stagnalis* a partir de uma corrente constante e hiperpolarizadora. Do mesmo modo, as equações HR (2.2) simulam trens de pulsos, caóticos ou não, e outras soluções, quando o parâmetro de corrente I é fixo em um valor constante e positivo. Por exemplo, na Figura 2.4 mostramos algumas soluções numéricas para diferentes valores de corrente aplicada I . Em 2.4A é gerado um padrão periódico de trens de pulsos, com 9 pulsos/trem, obtido para uma corrente $I = 2,0$. Estes trens são similares aos da célula R15 da *Aplysia* [48]. Considerando agora um valor maior de corrente, $I = 4,0$ — Figura 2.4B —, há uma descarga contínua de alta frequência, e não há mais o comportamento de trens de pulsos: o modelo apresenta um regime de pulsos rápidos. Por outro lado, com os valores de parâmetros definidos como $a = 1,0$, $b = 3,0$, $c = 1,0$, $d = 5,0$, $r = 0,0021$, $S = 4,0$, $x_0 = -1,6$ e uma corrente constante $I = 3,28$, obtém-se um comportamento de trens de pulsos caóticos para o potencial de membrana $x(t)$, como mostrado na Figura 2.5A, onde também podem ser visualizadas as variáveis $y(t)$ (Figura

$a = 1,0$	$c = 1,0$	$r = 0,0021$	$x_0 = -1,6$
$b = 3,0$	$d = 5,0$	$S = 4,0$	$I = 3,28$

Tab. 2.1: *Parâmetros geradores de trens de pulsos caóticos do modelo HR, equação (2.2).*

2.5B) e $z(t)$ (Figura 2.5C). Os trens caóticos evidenciados aqui são essencialmente os observados experimentalmente por Thompson e Smith [41]. Para futura referência, resumimos na Tabela 2.1 os parâmetros geradores de trens de pulsos caóticos no modelo HR (2.2). Na seção seguinte analisaremos o modelo do ponto de vista do espaço de fases, verificando quais são os regimes de disparos possíveis.

2.3.4 Análise no espaço de fases

Geração de trens de pulsos caóticos

Vamos examinar agora a geração de trens de pulsos caóticos no modelo HR, isto é, a equação (2.2) com os parâmetros da Tabela 2.1. Inicialmente consideramos as séries temporais do potencial de membrana x e da variável de adaptação lenta z , Figuras 2.5A e 2.5C, respectivamente, entre $t = 0$ e $t = 350$, de modo que se observe um trem de pulsos, um intervalo de quiescência e o início de outro trem. A Figura 2.6 mostra estas duas séries, onde a variável z sofreu uma translação e uma dilatação verticais, de modo que pudesse ser visualizada juntamente com a série temporal de x . A escala indicada à direita do gráfico refere-se aos valores máximo e mínimo da variável z . A idéia, com isso, é verificar a relação entre a inclinação dz/dt e a geração dos pulsos. Como se pode ver, um pulso é iniciado aproximadamente quando ocorre a mudança na inclinação de z , no instante que $dz/dt < 0$ passa para $dz/dt > 0$. Isto se verifica tanto no início de um pulso individual quanto no início de um trem de pulsos³. Contudo, o início de um trem de pulsos é sempre precedido por um longo intervalo de quiescência, e, neste caso, $dz/dt < 0$ demora um tempo consideravelmente maior para mudar para $dz/dt > 0$. Neste sentido, pode-se dizer que, de um modo geral,

³ No caso de trens periódicos esta mudança na inclinação de z ocorre somente quando inicia um novo trem de pulsos.

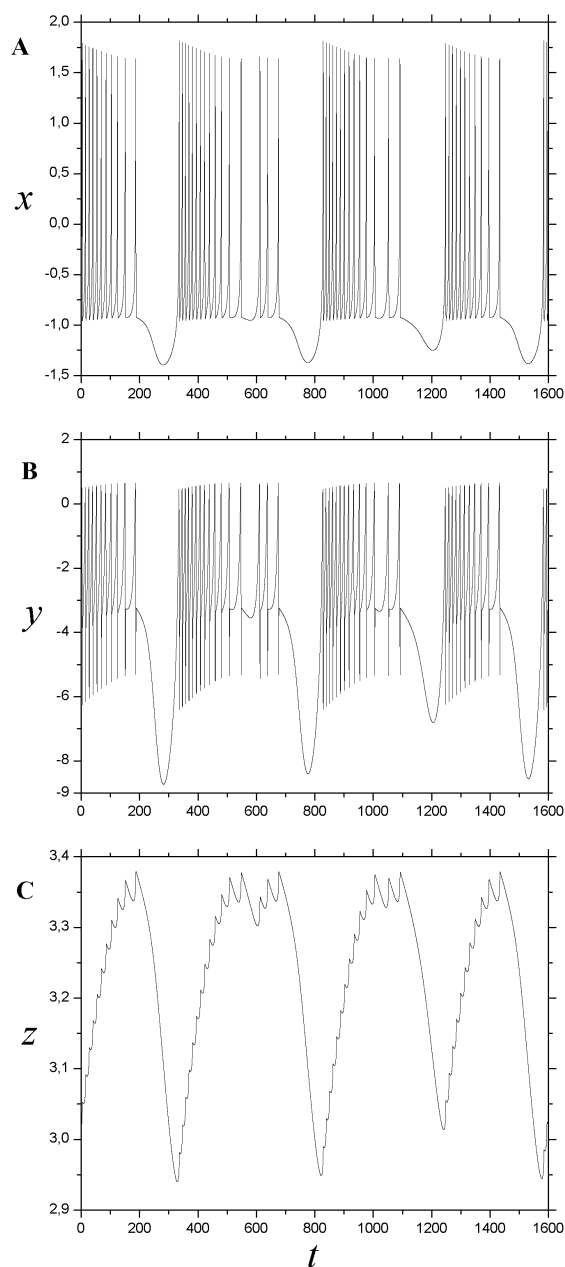


Fig. 2.5: Solução de trens de pulsos caóticos do modelo HR (2.2), com os valores de parâmetros da Tabela 2.1. (A) Potencial de membrana $x(t)$. (B) A variável $y(t)$ é uma variável auxiliar, responsável pelo comportamento de alta frequência. (C) A variável $z(t)$ é uma variável de adaptação lenta.

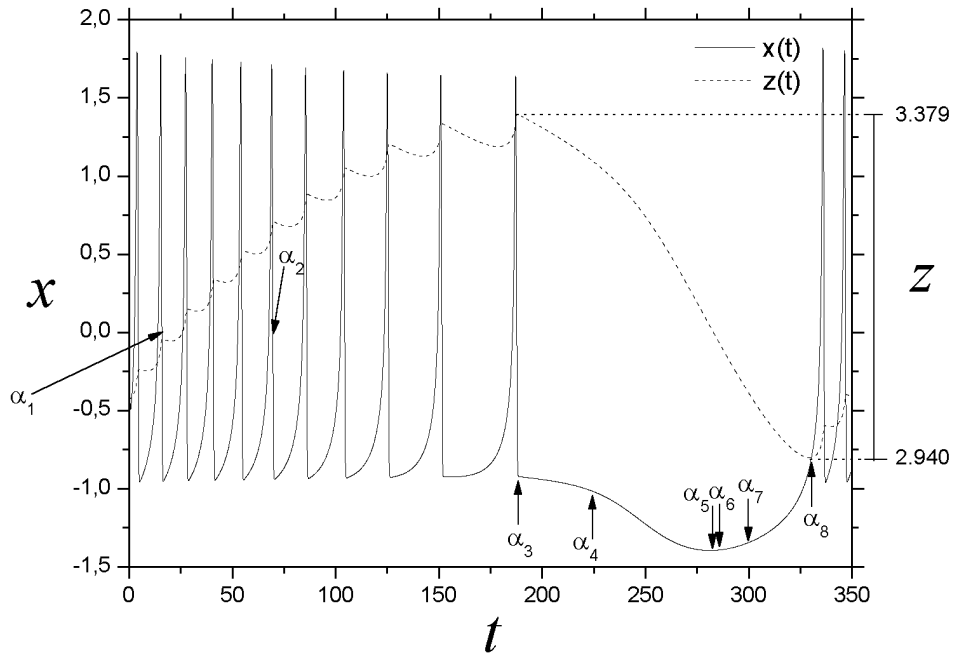


Fig. 2.6: Séries temporais de $x(t)$ e $z(t)$, Figuras 2.5A e 2.5C, respectivamente, entre $t = 0$ e $t = 350$. A variável $z(t)$ sofreu uma translação e uma dilatação verticais para que pudesse ser visualizada juntamente com $x(t)$. A geração de pulsos individuais e de trens de pulsos está relacionada à mudança na inclinação de z : aproximadamente no instante em que $dz/dt < 0$ passa para $dz/dt > 0$. Os pontos $\alpha_1 \dots \alpha_8$ são discutidos no texto, juntamente com a Figura 2.9.

$dz/dt > 0$ nos trens de pulsos, e $dz/dt < 0$ nos intervalos de quiescência. Esta propriedade, que vale para qualquer valor de corrente I que produza trens de pulsos, será utilizada quando estudarmos o modelo HR-2D, no Capítulo 5. Na Figura 2.6 indicamos também oito pontos, $\alpha_1 \dots \alpha_8$, que serão analisados mais adiante, juntamente com a Figura 2.9.

Como dissemos na Seção 2.3.1, o modelo HR de duas variáveis (2.1) possui uma variável de recuperação quadrática em x , cuja nuliclinal é $y = c - dx^2$. Como resultado, o sistema (2.1) apresenta três pontos fixos, e os potenciais de ação são do tipo pulsos rápidos. Com a introdução de uma terceira variável, z , de adaptação lenta, o modelo resultante (2.2) permanece com os três pontos fixos do modelo de duas variáveis, mas agora com a capacidade

de produzir longos intervalos de quiescência. A geração dos trens de pulsos está ligada diretamente ao modo como as soluções de (2.2) são conduzidas pela variável z através dos pontos fixos. Estes, por sua vez, podem ser determinados a partir da intersecção das curvas nuliclinal- x e nuliclinal- y , isto é,

$$\begin{aligned}\dot{x} &= 0 \Rightarrow y = x^3 - 3x^2 - I + z, \\ \dot{y} &= 0 \Rightarrow y = 1 - 5x^2,\end{aligned}\tag{2.3}$$

no plano (x, y) , para z e I constantes. Como a série temporal da variável z oscila aproximadamente no intervalo $[2, 9; 3, 4]$ — veja a escala à direita na Figura 2.6 —, mostramos na Figura 2.7 a intersecção das curvas $y = x^3 - 3x^2 - I + 2,9$ (linha fina) e $y = x^3 - 3x^2 - I + 3,4$ (linha tracejada) com a curva $y = 1 - 5x^2$ (linha cheia), onde $I = 3,28$ (região de trens de pulsos caóticos). Pode-se ver que, para valores $z \sim 2,9$, as curvas $\dot{x} = 0$ e $\dot{y} = 0$ interceptam-se em apenas um ponto, a'_3 , e quando $z \sim 3,4$, elas interceptam-se em três, a_1 , a_2 e a_3 . Através de aproximações lineares para as equações que descrevem x e y em (2.2) pode-se analisar a estabilidade desses pontos fixos [9, 49]. Para o ponto fixo (x_{pf}, y_{pf}) , a aproximação linear é dada por

$$\begin{pmatrix} \dot{u}_1 \\ \dot{u}_2 \end{pmatrix} = A(x_{pf}) \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix},\tag{2.4}$$

onde u_1 e u_2 são as coordenadas cuja origem está em (x_{pf}, y_{pf}) e

$$A(x_{pf}) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(x_{pf}, y_{pf})} = \begin{pmatrix} -3x_{pf}^2 + 6x_{pf} & 1 \\ -10x_{pf} & -1 \end{pmatrix},\tag{2.5}$$

onde $f(x, y)$ e $g(x, y)$ estão definidos em (2.1), com os valores da Tabela 2.1. O tipo de ponto fixo é obtido a partir dos sinais do traço e do determinante de $A(x_{pf})$:

$$\begin{aligned}\text{Tr}(A(x_{pf})) &= -3x_{pf}^2 + 6x_{pf} - 1, \\ \text{Det}(A(x_{pf})) &= 3x_{pf}^2 + 4x_{pf}.\end{aligned}\tag{2.6}$$

Sendo $\text{Tr}(A(x_{pf}))$ negativo para todos os valores de x_{pf} exceto aqueles entre $(3 - \sqrt{6})/3 \sim 0,183$ e $(3 + \sqrt{6})/3 \sim 1,816$, e o $\text{Det}(A(x_{pf}))$ positivo para todos os valores de x_{pf} exceto

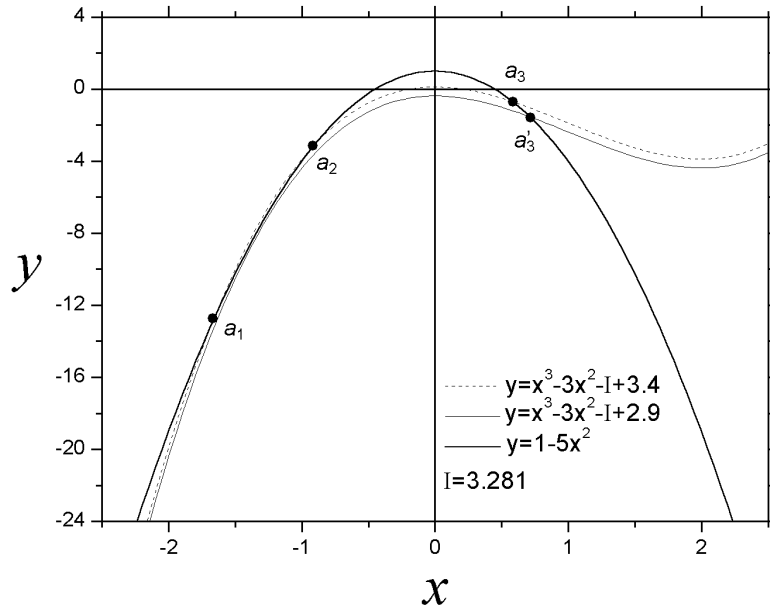


Fig. 2.7: Os pontos fixos da dinâmica (2.2) podem ser determinados pela intersecção das nuliclinais (2.3) no plano (x, y) , para z e I constantes. Mostra-se aqui a intersecção das curvas $y = x^3 - 3x^2 - I + 2,9$ (linha fina) e $y = x^3 - 3x^2 - I + 3,4$ (linha tracejada) com a curva $y = 1 - 5x^2$ (linha cheia), onde $I = 3,28$ (região de trens de pulsos caóticos). A partir da Tabela 2.2 determina-se o tipo de ponto fixo em cada intervalo x .

aqueles entre $-4/3 \sim -1,333$ e 0 , então o eixo x fica dividido em cinco regiões, de acordo com os sinais de $\text{Tr}(A(x_{pf}))$ e $\text{Det}(A(x_{pf}))$. A Tabela 2.2 mostra os tipos possíveis de pontos fixos em função da região a que x_{pf} pertence. Comparando estes intervalos com a Figura 2.7, vemos que o ponto a_1 (região I) trata-se de um nó estável, o ponto a_2 (região II) é um ponto de sela e os pontos a_3 e a'_3 (região IV) são focos (espirais) instáveis.

Veremos agora que a transição das soluções de (2.2) por entre estes três pontos fixos é o que faz o modelo apresentar um comportamento de trens de pulsos. Primeiramente, mostramos na Figura 2.8A o atrator típico do modelo HR (2.2) no espaço (x, y, z) , onde considerou-se a mesma evolução de sistema apresentada na Figura 2.6 (entre $t = 0$ e $t = 350$). O ponto i é a condição inicial considerada, $(x_0, y_0, z_0) = (0, 177951; -2, 55064; 3, 01242)$, enquanto o ponto f corresponde ao final da integração ($t = 350$). O trem de pulsos,

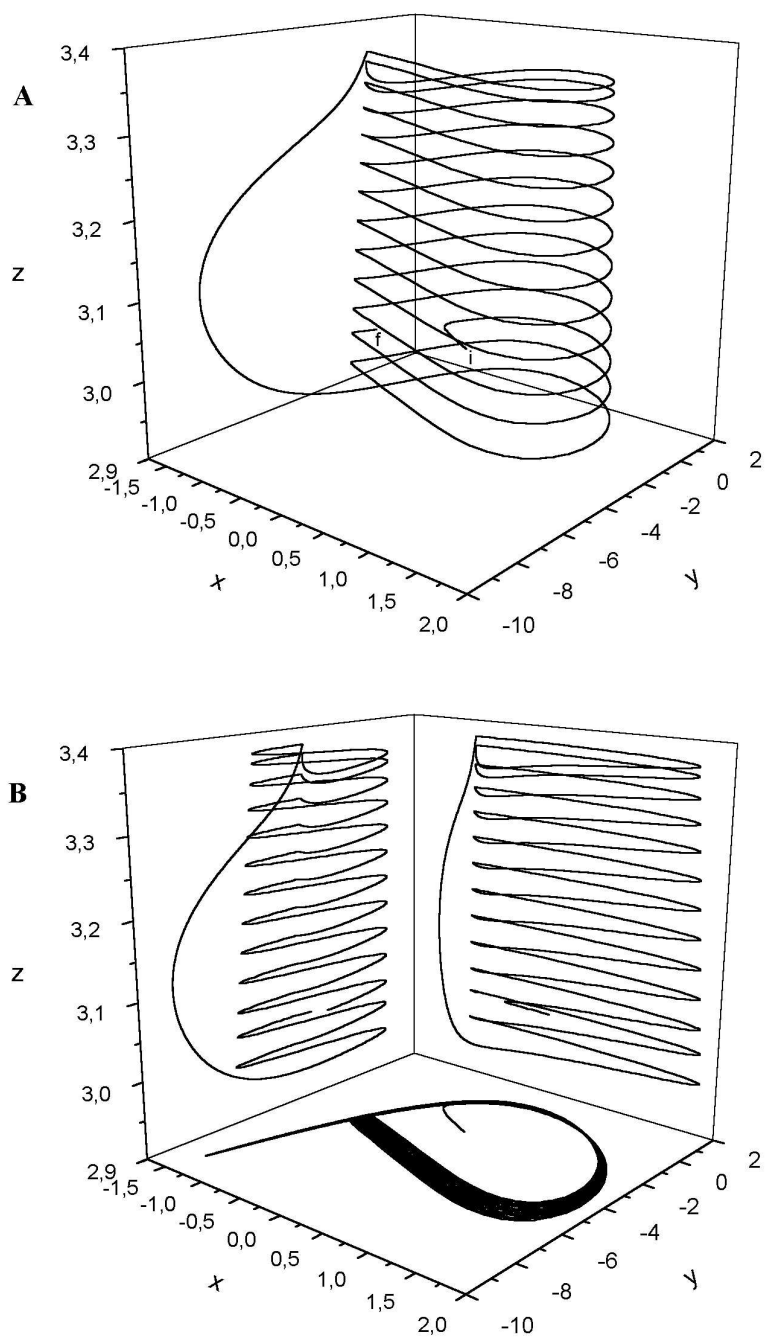


Fig. 2.8: (A) Atrator típico do sistema HR (2.2). O ponto i é a condição inicial e f é o final da integração do sistema ($t = 350$). (B) Projeção do atrator sobre os planos (x, y) , (x, z) e (y, z) .

região	x_{pf}	$\text{Tr}(A(x_{pf}))$	$\text{Det}(A(x_{pf}))$	tipo de ponto fixo
I	$[-\infty; -4/3]$	-	+	nó estável
II	$[-4/3; 0]$	-	-	ponto de sela (instável)
III	$[0; (3 - \sqrt{6})/3]$	-	+	foco (espiral) estável
IV	$[(3 - \sqrt{6})/3; (3 + \sqrt{6})/3]$	+	+	foco (espiral) instável
V	$[(3 + \sqrt{6})/3; +\infty]$	-	+	foco (espiral) estável

Tab. 2.2: *Tipos de pontos fixos da dinâmica (2.2) em função do intervalo x . De acordo com a Figura 2.7, vemos que o ponto a_1 trata-se de um nó estável (região I), o ponto a_2 é um ponto de sela (região II) e o ponto a_3 ou a'_3 é um foco (espiral) instável (região IV).*

o intervalo de quiescência e o início do outro trem são imediatamente identificados. Na Figura 2.8B está a projeção do atrator sobre os planos (x, y) , (x, z) e (y, z) . Nosso interesse a partir de agora é o plano (x, z) , conforme mostra a Figura 2.9, onde está também a evolução das soluções apresentadas na Figura 2.6. A curva em forma de “Z” na Figura 2.9A (curva cheia) é a componente x dos pontos fixos da dinâmica do subsistema rápido (x, y) , para z e I fixos, em função de z . Ela foi obtida pela intersecção das curvas nuliclinais (2.3), como está mostrado na Figura 2.7, e apresenta os três pontos fixos do sistema HR (2.2). O ramo inferior contém os pontos fixos estáveis da dinâmica, ou seja, os nós estáveis; os ramos intermediário e superior contém os pontos fixos instáveis, respectivamente, pontos de sela e focos (espirais) instáveis. Este último é o gerador dos ciclos limite que definem as oscilações de alta frequência do modelo HR. As soluções de ponto fixo estão sobre a curva em “Z”, enquanto as soluções periódicas distribuem-se entre valores mínimos e máximos da componente x até o ponto $z_{p,I=3,28} \sim 3,36$, quando cruzam a curva em “Z” no seu ramo central e tornam-se soluções de período 1, seguindo o caminho dos nós estáveis — veja a Figura 2.10. A curva oscilante na Figura 2.9 é a projeção do atrator do sistema (2.2) sobre o plano (x, z) , enquanto a reta tracejada é a nuliclinai- z ,

$$\dot{z} = 0 \Rightarrow x = \frac{z - 6,4}{4}. \tag{2.7}$$

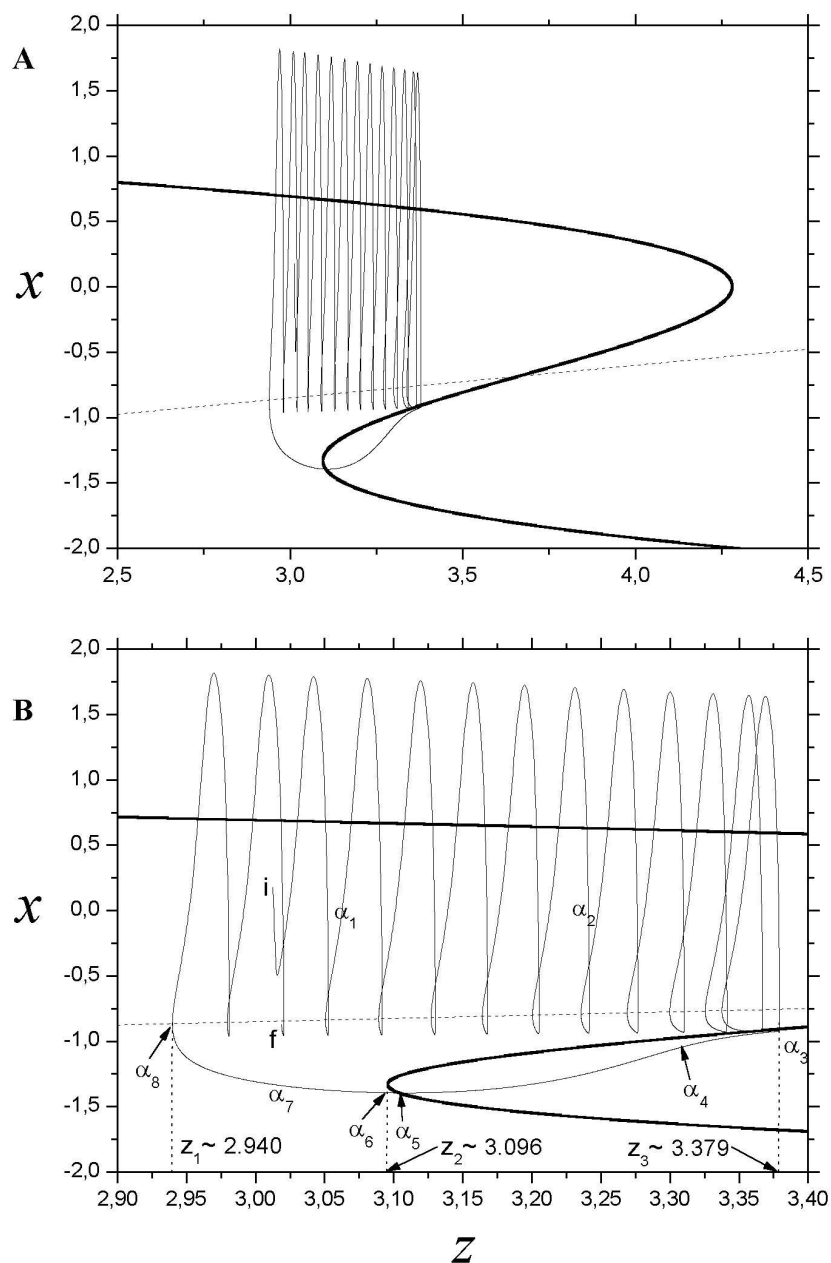


Fig. 2.9: (A) Evolução no plano (x, z) das soluções apresentadas na Figura 2.6. A curva em “Z” contém os três pontos fixos do sistema HR (2.2), a curva oscilante é a projeção do atrator no plano (x, z) e a curva tracejada é a nuliclinal- z , equação (2.7). (B) Ampliação da figura mostrada em A, entre $z = 2,90$ e $z = 3,40$. Os pontos $\alpha_1 \dots \alpha_8$ são analisados no texto.

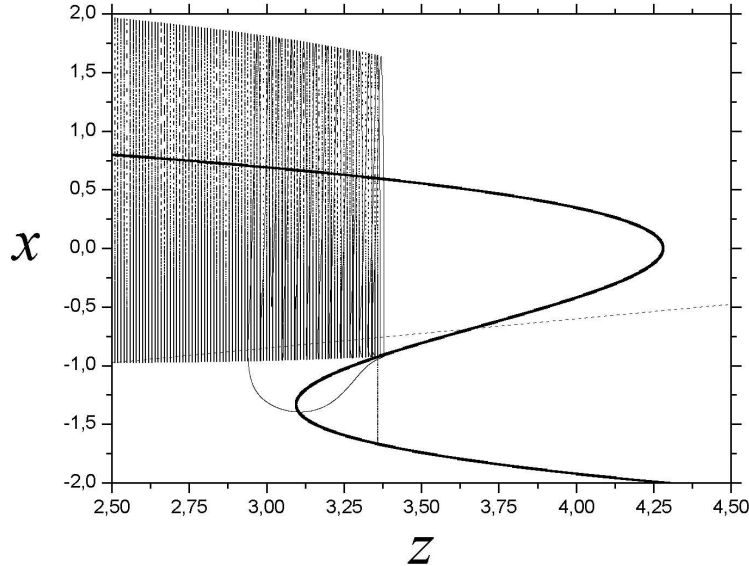


Fig. 2.10: *Figura 2.9A sobreposta com o diagrama de bifurcação da componente x do sub-sistema rápido (x, y) .*

Por definição, ela separa o plano (x, z) em duas regiões: acima de $\dot{z} = 0$, onde $dz/dt > 0$ e z aumenta lentamente, e abaixo, onde $dz/dt < 0$ e z diminui lentamente. A Figura 2.9B é uma ampliação da 2.9A. Os pontos i e f são os mesmos apresentados na Figura 2.8A. A trajetória de um ponto de fase durante a evolução do sistema (2.2) pode ser acompanhada pelos pontos $\alpha_1 \dots \alpha_8$ nas Figuras 2.6 e 2.9B. Em $\alpha_1 \in [z_1; z_2)$, onde $z_1 \sim 2,940$ e $z_2 \sim 3,096$, (2.2) apresenta apenas um ponto fixo, o foco instável. Conseqüentemente, o modelo gera um trem de potenciais de ação: qualquer condição inicial perto deste ponto fixo faz o sistema espiralar para fora até que entre em um ciclo limite. Na Figura 2.7 isto significa que $\dot{x} = 0$ e $\dot{y} = 0$ se interceptam em apenas um ponto. À medida que a corrente de adaptação z aumenta, a curva $\dot{x} = 0$ desloca-se para cima e intercepta $\dot{y} = 0$ no ponto z_2 , quando é criado um ponto de sela. Assim, em $\alpha_2 \in (z_2, z_3]$, (2.2) apresenta três pontos fixos como solução. A curva $\dot{x} = 0$ continua a deslocar-se para cima enquanto z aumenta, fazendo com que o ponto de sela se aproxime cada vez mais das órbitas de ciclo limite do ponto de fase. Eventualmente, esta proximidade faz com que o ponto de fase cruze a separatriz estável

do ponto de sela, o que acontece no ponto *homoclínico* $z_{h,I=3,28} = z_3 \sim 3,379$ ^[4], e entre no estreito canal que liga o ponto de sela e o nó estável. Neste instante o trem de pulsos é “desligado” e o sistema HR entra no período de quiescência (ponto α_3). A partir daí, z começa a diminuir lentamente e a curva $\dot{x} = 0$ começa a deslocar-se para baixo na Figura 2.7, fazendo o ponto de sela aproximar-se do nó estável. Em $\alpha_4 \in (z_2, z_3]$, o ponto de fase está movendo-se para o nó estável, pelo caminho de hiperpolarização mostrado na Figura 2.6. Quando ele alcança o ponto fixo, o que acontece em α_5 ($z \sim 3,104$), a hiperpolarização está completa, isto é, o potencial de membrana alcança um mínimo. A partir daí, a variável z continua a diminuir até que a curva $\dot{x} = 0$ cruze $\dot{y} = 0$ em dois pontos, o que ocorre em $z = z_2$ (ponto α_6). Portanto, em $\alpha_7 \in (z_1, z_2)$ o sistema (2.2) apresenta novamente apenas o foco instável como solução, e ocorre a despolarização do potencial de membrana. O ponto de fase, então, move-se para este ponto fixo e em $z = z_1$ (ponto α_8) ele entra no ciclo limite, quando a variável z começa a aumentar, a curva $\dot{x} = 0$ passa a subir novamente na Figura 2.7 e inicia-se outro ciclo de trens de pulsos. Ou seja, a geração dos trens de pulsos aparece devido a uma regular alternância entre um e três pontos de equilíbrio do sistema (2.2) e esta alternância deve-se ao modo como a variável de adaptação lenta z evolui.

Transição entre as soluções do sistema HR

Tendo visto o comportamento dinâmico do sistema (2.2) para as soluções de trens de pulsos caóticos, vamos agora analisar o plano (x, z) para o caso de uma corrente externa I pequena e ir aumentando-a, observando os regimes de disparo que surgem. Antes vamos definir o ponto de equilíbrio $z_{e,I}$ como a intersecção da nuliclinal- z com a curva em “Z”. Sendo esta última a intersecção das nuliclinais $\dot{x} = 0$ e $\dot{y} = 0$, o ponto $z_{e,I}$ determina os estados de equilíbrio de todo o sistema (2.2) — pela Figura 2.9A podemos ver que $z_{e,I}$ é o único estado de equilíbrio para um valor fixo de I (no caso, $z_{e,I=3,28}$ trata-se de um ponto de sela). Assim, consideraremos daqui para frente a mesma condição inicial da Figura 2.9, $(x_0, y_0, z_0) = (0, 177951; -2, 55064; 3, 01242)$, que estará indicada pelo ponto i , e os demais parâmetros da Tabela 2.1.

Na Figura 2.11 utilizamos $I = 0,5$, sendo esta uma corrente insuficiente para gerar

⁴ Ponto onde se dá o cruzamento da separatriz instável e estável do ponto de sela.

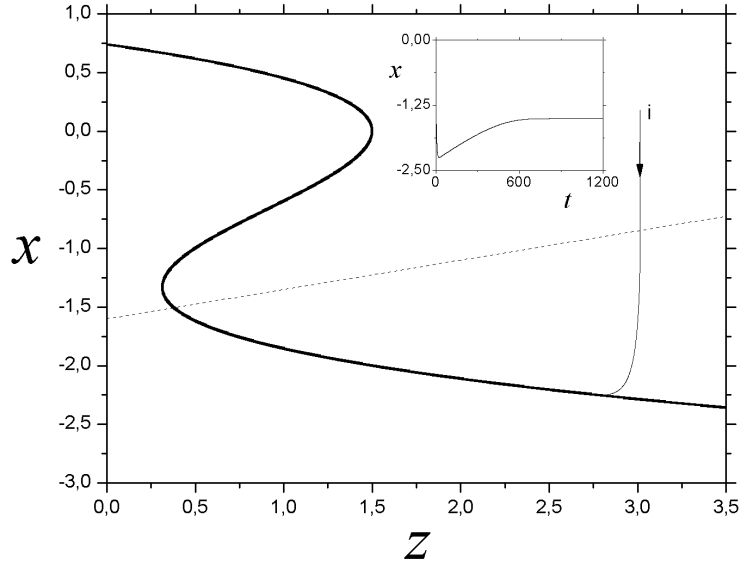


Fig. 2.11: *Nenhum potencial de ação é gerado pelo sistema HR com uma corrente pequena $I = 0,5$, pois o único atrator nesse caso é um nó estável.*

um potencial de ação, como indica a série temporal de x , na figura menor. Isto explica-se pelo ponto de equilíbrio $z_{e,I=0,5}$ estar localizado sobre o ramo inferior da curva em “Z”, ou seja, o único atrator de (2.2) é um nó estável, e qualquer condição inicial dirigir-se-á até ele com a evolução do sistema. Este regime permanece até $I \sim 1,2$, quando a nuliclinial- z deslocou-se para cima e está agora localizada aproximadamente na divisão entre o ramo inferior e o central da curva em “Z” — veja a Figura 2.12. Nessa situação, a dinâmica apresenta três atratores, mas o ponto de equilíbrio $z_{e,I=1,2}$ ainda é o nó estável. Logo, o ponto de fase não consegue entrar em um ciclo limite, espiralando para dentro em direção a $z_{e,I=1,2}$. Para $I = 1,269$ (Figura 2.13), o ponto de equilíbrio mudou: é um ponto de sela. Portanto, foi criado o ponto homoclínico $z_{h,I=1,269}$, de modo que o ponto de fase pôde atravessar a separatriz de $z_{h,I=1,269}$ e ir em direção ao foco instável da dinâmica (2.2), entrando no ciclo limite que caracteriza um “trem de pulsos” periódico com 1 pulso/trem. Em outras palavras, pode-se dizer que o nó estável perdeu sua estabilidade através de uma bifurcação de Hopf [50] em $I = 1,269$. Assim, a partir deste valor de corrente, o processo de geração de trens de pulsos é basicamente o mesmo descrito anteriormente para

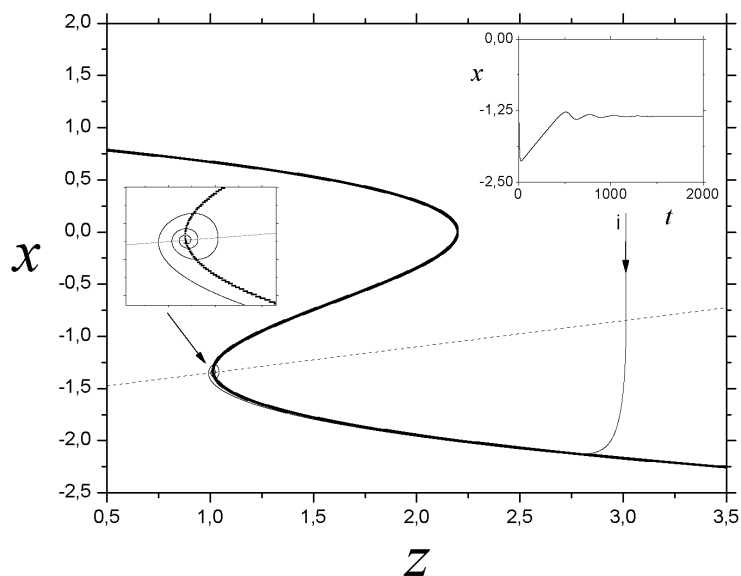


Fig. 2.12: Em $I = 1,2$ a dinâmica apresenta três atratores, mas o ponto de equilíbrio ainda é o nó estável no ramo inferior da curva em “ Z ”.

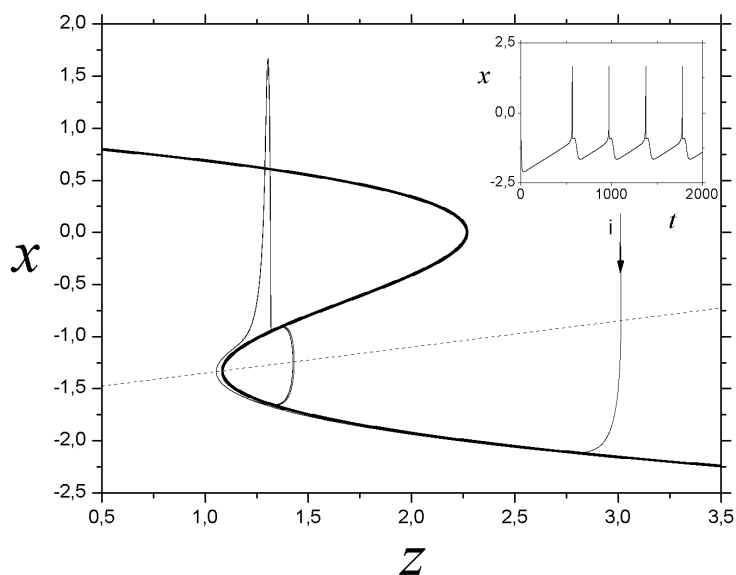


Fig. 2.13: Em $I = 1,269$ o ponto de equilíbrio é um ponto de sela; portanto, o ponto de fase pôde atravessar a separatriz do ponto homoclínico $z_{h,I=1,269}$ e entrar em um ciclo limite que caracteriza um “trem de pulsos” periódico com 1 pulso/trem.

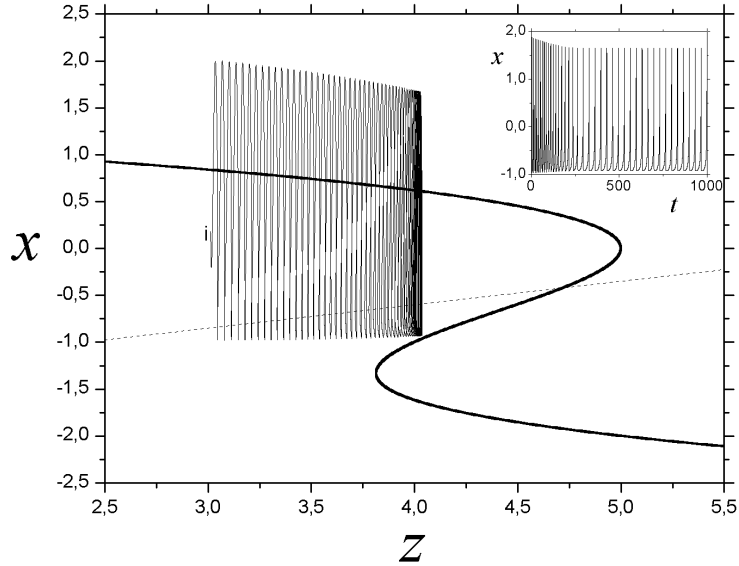


Fig. 2.14: Para $I = 4,0$ há um regime de pulsos rápidos, isto é, não há mais o regime de quiescência, pois o ponto de fase não cruza a separatriz do ponto de sela na curva em “Z”.

a geração de trens de pulsos caóticos. Para uma corrente $I = 1,271$ teremos um trem de pulsos periódicos com 2 pulsos/trem e, na medida que I aumentar, serão criados trens de pulsos periódicos com um número cada vez maior de pulsos/trem, até que os trens passem a ser caóticos, em $I = 3,223$ — por exemplo, Figura 2.9, onde considerou-se $I = 3,28$. Finalmente, se a corrente for suficientemente grande, $I > 3,372$, o sistema (2.2) apresenta um comportamento de disparos contínuos — veja a Figura 2.14, onde $I = 4,0$. O ponto de fase não cruza mais o ponto homoclínico $z_{h,I=4,0}$ sobre a curva em “Z”, de modo que não existem mais os intervalos de quiescência por entre os trens de pulsos.

Diagrama de bifurcação Δt vs. I

Observa-se mais detalhadamente a transição entre os regimes de disparo do sistema (2.2) pelo diagrama de bifurcação na Figura 2.15, onde está mostrado o intervalo de disparos do neurônio HR, Δt (intervalo t entre dois pulsos sucessivos, para uma longa evolução temporal pós-transiente), *versus* a corrente I . Notando primeiramente a figura 2.15A, onde $0 \leq I \leq 4$,

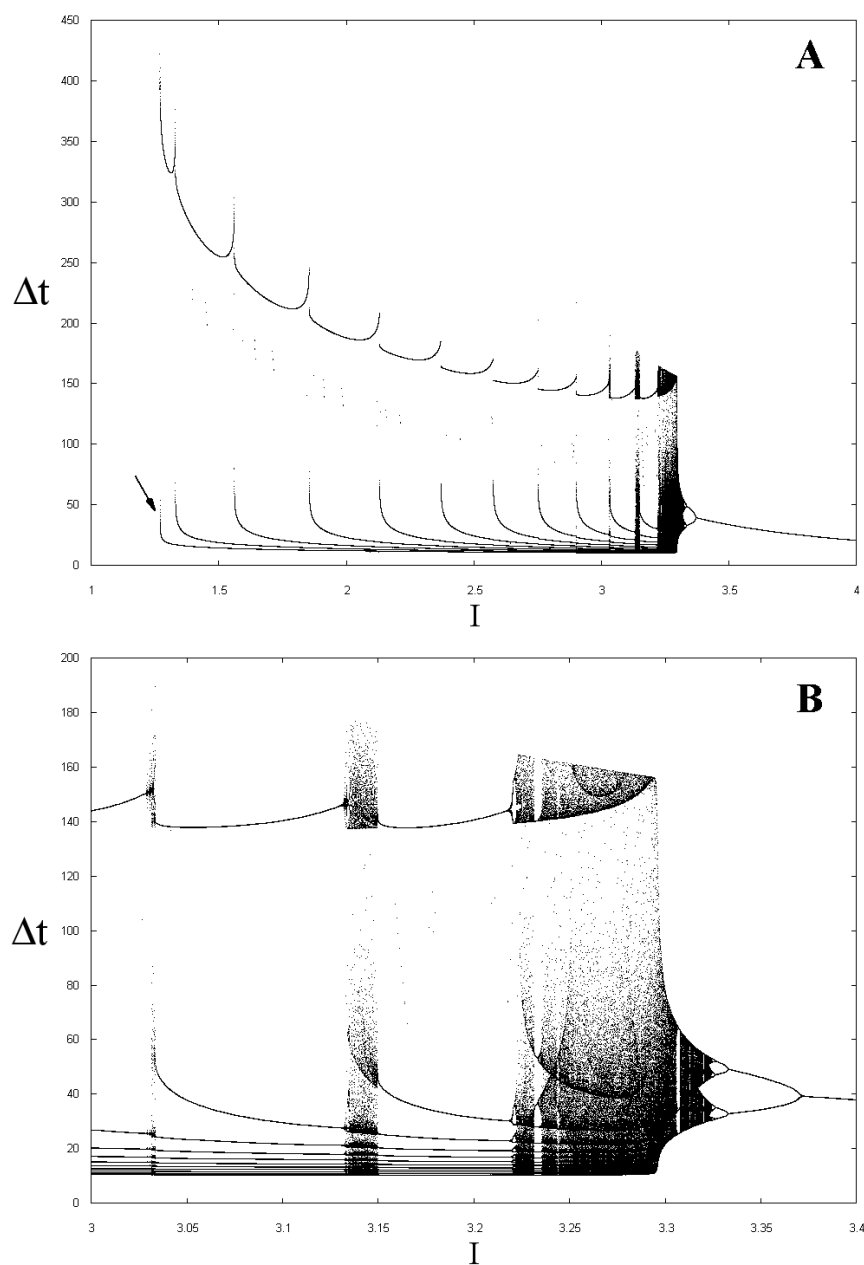


Fig. 2.15: Regimes de disparo do neurônio HR, equação (2.2), mostrados através de um diagrama de bifurcação do intervalo de disparos Δt versus a corrente I . Em (A), o primeiro laço inferior, indicado pela seta, marca o início do regime periódico de 2 pulsos/trem (quando assume o sentido vertical e cruza a reta $\Delta t \sim 50$). (B) Ampliação entre $3,0 < I < 3,4$, onde se destacam os regimes caóticos e para $I \gtrsim 3,33$, os pulsos contínuos.

o início dos regimes de trens de pulsos periódicos pode ser identificado através dos laços inferiores do diagrama de bifurcação. Cada novo pulso acrescentado em um trem é iniciado exatamente onde o laço assume o sentido vertical e cruza a reta $\Delta t \sim 50$. Por exemplo, o primeiro laço vertical mostrado (indicado pela seta) ocorre em $I = 1,271$, e marca o início do regime periódico de 2 pulsos/trem (o regime de 1 pulso/trem inicia em $I = 1,269$, onde $\Delta t \sim 423$). O laço vertical seguinte ocorre em $I = 1,330$, e acrescenta mais um pulso à oscilação do trem anterior, isto é, marca o início do regime de 3 pulsos/trem, e assim por diante. Em $3,029 \leq I < 3,034$ — conferir na figura 2.15B — abre-se uma pequena janela onde são gerados trens caóticos com ~ 11 pulsos/trem. A seguir segue-se um regime de trens periódicos com 11 pulsos/trem e uma segunda janela onde são gerados trens caóticos com ~ 12 pulsos/trem, em $3,134 \leq I < 3,150$. Novamente segue-se um regime de trens periódicos (12 pulsos/trem), e o neurônio HR entra num regime de trens de pulsos caóticos em $I = 3,223$. Todos estes resultados estão apresentados na Tabela 2.3. Em $I \sim 3,3$, os estados de quiescência do neurônio deixam de existir e, após uma janela de periodicidade em $I \sim 3,31$, o regime de trens caóticos passa a pulsos contínuos em $I = 3,326$ (período 8), $I = 3,328$ (período 4), $I = 3,335$ (período 2) e finalmente para período 1 em $I = 3,372$. Para $I \rightarrow \infty$, os pulsos tendem a desaparecer aperiodicamente.

Acréscimo de um pulso à dinâmica

É interessante ver o que acontece com o atrator no plano (x, z) quando um pulso é acrescentado à dinâmica. Vamos usar como exemplo a passagem de 4 para 5 pulsos/trem, o que ocorre em torno de $I = 1,855$ segundo a Tabela 2.3. Para $I = 1,8$, o neurônio ainda está no regime de 4 pulsos/trem, como mostra o atrator periódico da Figura 2.16A. Quando $I = 1,853505$, Figura 2.16B, percebe-se o surgimento de uma estrutura mais complexa, em torno de $z \sim 2,0$, consistindo de um número aparentemente mensurável de curvas paralelas, separadas por espaços. A região retangular indicada pela letra **B'** está ampliada na figura menor. A ampliação da região **B''** revela novamente a estrutura de curvas e, de fato, este processo de multiplicação de curvas pode continuar indefinidamente, pois trata-se de uma estrutura *fractal* [44]. Objetos geométricos desta natureza não possuem dimensão inteira, resultando, a cada nova ampliação, em uma seqüência hierárquica de “níveis”, com uma

I	regime de disparos
$< 1,269$	não há geração de pulsos
1,269	trem periódico: 1 pulso/trem
1,271	trem periódico: 2 pulsos/trem
1,330	trem periódico: 3 pulsos/trem
1,561	trem periódico: 4 pulsos/trem
1,855	trem periódico: 5 pulsos/trem
2,131	trem periódico: 6 pulsos/trem
2,371	trem periódico: 7 pulsos/trem
2,576	trem periódico: 8 pulsos/trem
2,752	trem periódico: 9 pulsos/trem
2,903	trem periódico: 10 pulsos/trem
3,029	trens caóticos: ~ 11 pulsos/trem
3,034	trem periódico: 11 pulsos/trem
3,134	trens caóticos: ~ 12 pulsos/trem
3,150	trem periódico: 12 pulsos/trem
3,223	trens caóticos: ~ 12 pulsos/trem
3,233	trens caóticos: $\sim 14 - 16$ pulsos/trem
3,237	trens caóticos: $\sim 12 - 25$ pulsos/trem
3,326	pulsos contínuos e periódicos: período 8
3,328	pulsos contínuos e periódicos: período 4
3,335	pulsos contínuos e periódicos: período 2
$> 3,372$	pulsos contínuos e periódicos

Tab. 2.3: Regimes de disparos do sistema HR (2.2) em função da corrente aplicada. Para $I > 3,372$, os pulsos tendem a desaparecer e a tornar-se aperiódicos na medida que $I \rightarrow \infty$.

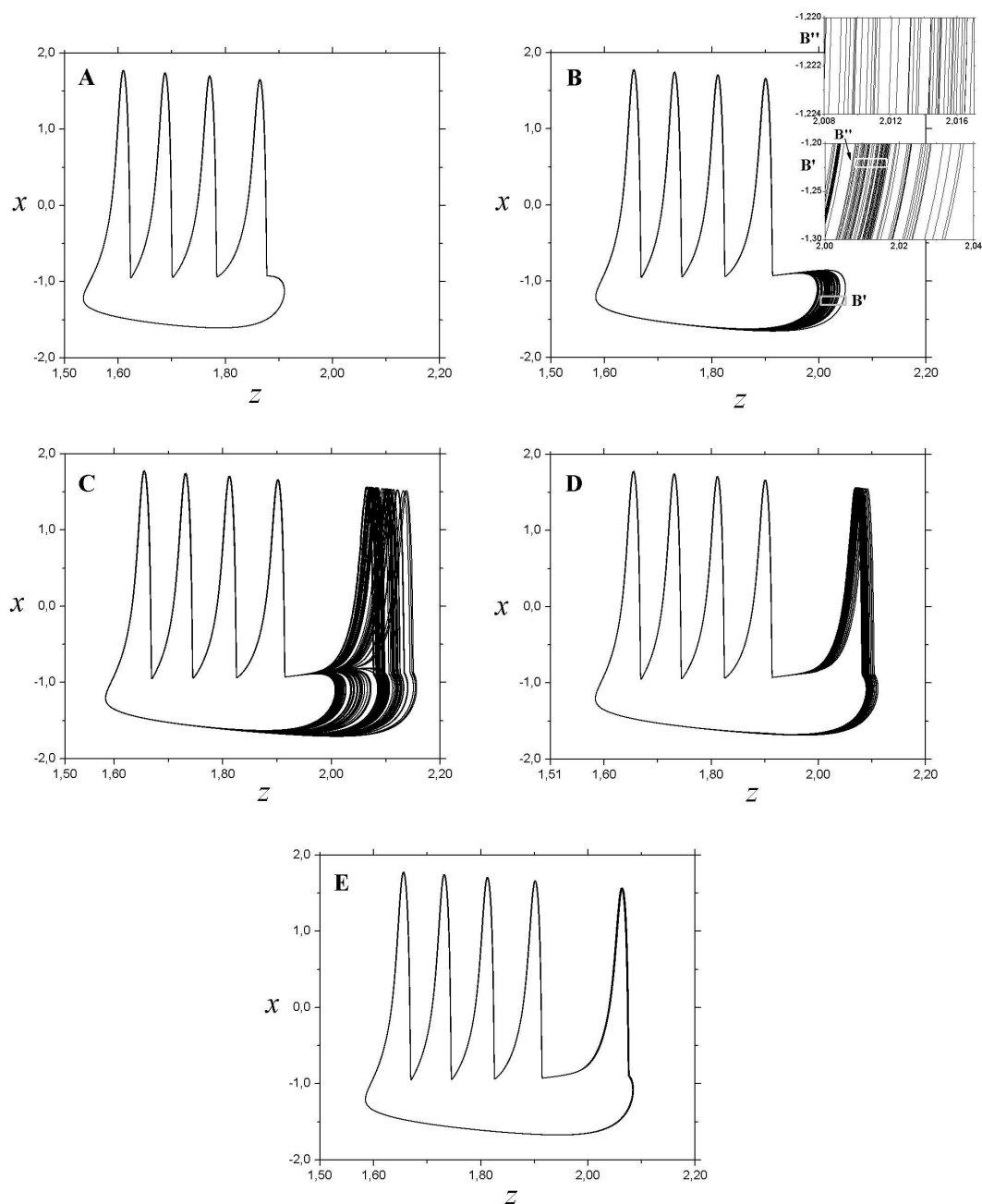


Fig. 2.16: Formação de um pulso no neurônio HR, vista pelo atrator no plano (x, z) , durante a passagem de 4 para 5 pulsos/trem: (A) $I = 1,800000$; (B) $I = 1,853505$; (C) $I = 1,854570$; (D) $I = 1,854580$ e (E) $I = 1,855000$.

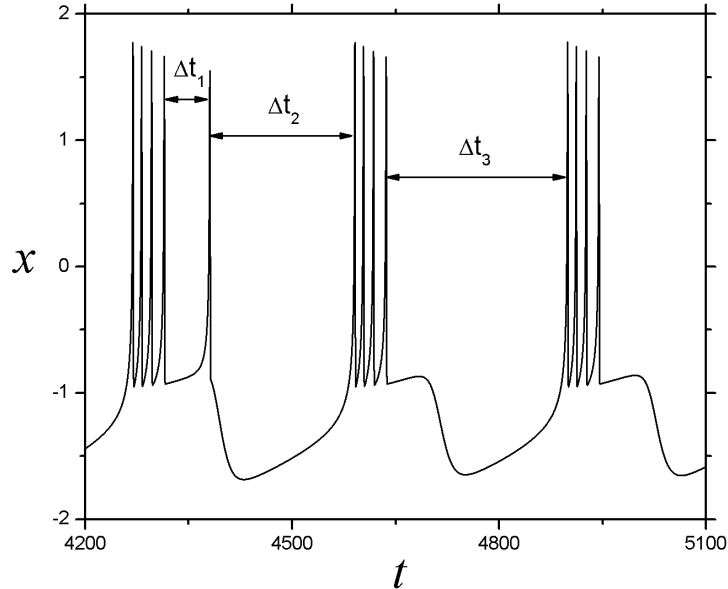


Fig. 2.17: *Série temporal do neurônio HR no regime indicado na Figura 2.16C.*

estrutura que é praticamente idêntica em cada nível, exceto por um fator de escala. Esta propriedade de *auto-similaridade* caracteriza o atrator mostrado na Figura 2.16B como um *atrator estranho* ou, simplesmente, caótico⁵. Em relação à dinâmica do neurônio, esta estrutura aumenta de forma não regular a largura do trem de pulsos, preparando a base onde será criado o novo pulso. Podemos dizer, portanto, que a Figura 2.16B corresponde ao 1° estágio da formação do pulso. No 2° estágio, 2.16C ($I = 1,854570$), forma-se o quinto pulso em alguns trens, mas não em todos, pois ainda está presente a estrutura da Figura 2.16B — a série temporal respectiva a este regime pode ser conferida na Figura 2.17. No 3° estágio, 2.16D ($I = 1,854580$), o quinto pulso está presente em todos os trens de pulsos, mas a sua posição dentro do trem ainda não está definida. No 4° e último estágio, 2.16D ($I = 1,855$), o atrator é novamente periódico e o neurônio está com uma dinâmica de 5 pulsos/trem.

⁵ Atratores estranhos são também denominados caóticos devido à sensível dependência às condições iniciais. Porém, rigorosamente, atratores estranhos em sistemas dinâmicos contínuos apresentam, necessariamente: (i) estrutura tipo-Cantor; (ii) auto-similaridade e (iii) dimensão fractal [51]. De acordo com a satisfação ou não destes critérios, podem-se ter atratores caóticos que não sejam estranhos. Existem também atratores estranhos não caóticos [52]. Neste trabalho nos referiremos ao atrator estranho mostrado na Figura 2.16B-D como caótico, apenas.

Todo o processo descrito nas Figuras 2.16B-D ocorre no quarto laço vertical do diagrama de bifurcação da Figura 2.15, em $I \sim 1,855$, quando Δt oscila caoticamente. É importante notar, contudo, que os quatro primeiros pulsos, durante todo o processo de criação do novo pulso, permanecem com suas distâncias fixas. A irregularidade que se observa refere-se à distância do último pulso em um trem e o primeiro pulso do trem seguinte, como está mostrado na Figura 2.17, a série temporal do neurônio HR no 2° estágio de criação do pulso. Neste estágio, existem trens com quatro e cinco pulsos. Nos trens com cinco, a posição do quinto pulso oscila caoticamente, logo, Δt distribui-se nos dois intervalos indicados, Δt_1 e Δt_2 , onde $50 \lesssim \Delta t_1 \lesssim 75$ e $\Delta t_2 \sim 275 - \Delta t_1$. Nos trens com quatro pulsos, o tamanho dos trens oscila irregularmente, e Δt alcança o valor máximo $\Delta t_3 \sim 250$. Como no 2° estágio a largura do trem de pulsos é máxima, estes são os valores máximos alcançados por Δt na transição de 4 para 5 pulsos/trem. Esta é a origem dos laços verticais do diagrama de bifurcação da Figura 2.15.

2.4 Sincronização

O conceito imediato que surge ao analisarmos um sistema oscilatório interagente é o de *sincronização de oscilações*, definido uma correspondência que ocorre nas frequências, fases ou outras características dos sinais originados nesses sistemas. Essa correspondência fornece um método quantitativo para avaliar a evolução do comportamento coletivo da rede acoplada. Distingue-se aqui entre *sincronização mútua*, onde os subsistemas interagentes parcialmente afetam um ao outro para produzir oscilações sincronizadas, e *sincronização externa* ou *forçada*, onde as oscilações sincronizadas são produzidas como resposta da ação de uma força externa. Em nosso estudo, consideraremos a sincronização mútua de osciladores HR.

2.4.1 Análise quantitativa

Se $x_i(t)$, $i = 1, \dots, N$, é o potencial de membrana da i -ésima unidade de um sistema HR acoplado, então a evolução da *atividade média* da rede,

$$\langle x(t) \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i(t), \quad (2.8)$$

é uma quantidade que pode distinguir diferentes tipos de sincronização. Considerando as oscilações de todos os neurônios como aproximadamente periódicas, então $x_i = f(t + \Delta\phi_i)$, onde $\Delta\phi_i = \phi_{i+1} - \phi_i \in [0; 2\pi]$ é a diferença de fase entre as unidades vizinhas, $i \neq N$. A atividade média desse sistema será dada por $\langle x(t) \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N f(t + \Delta\phi_i)$, que, no limite $N \rightarrow \infty$ e para $f(t)$ periódica, pode ser expressa como $\langle x(t) \rangle = \int_0^{2\pi} p(\Phi) f(t + \Phi) d\Phi$, onde $p(\Phi)$ é a distribuição de probabilidade das diferenças de fase $\Delta\phi_i$. Quando houver coincidência dos N estados ($\Delta\phi_i = 0$), $p(\Phi) = \delta(\Phi - \Phi_0)$, e teremos

$$\langle x(t) \rangle = x_i(t) = f(t) \implies \text{sincronização completa}. \quad (2.9)$$

Quando a distribuição de probabilidade for uniforme no intervalo $[0; 2\pi]$, a rede não estará sincronizada e

$$\langle x(t) \rangle = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} f(\Phi) d\Phi = \text{constante} \implies \text{não há sincronização}. \quad (2.10)$$

Na medida que algum parâmetro de sistema é varrido, por exemplo, o acoplamento ϵ , o “ganho” na sincronização é observado pelo trânsito de $\langle x(t) \rangle$ entre um comportamento constante para um comportamento periódico, e sua *amplitude* de oscilação é a quantidade que discrimina diferentes tipos de sincronização:

$$\sigma^2(\epsilon) = \frac{1}{T} \int_0^T (\langle \langle x_\epsilon \rangle \rangle_t - \langle x_\epsilon(t) \rangle)^2 dt, \quad (2.11)$$

sendo T o período de oscilação, $\langle \langle x_\epsilon \rangle \rangle_t$ a média temporal da atividade média da rede e $\langle x_\epsilon(t) \rangle$ a atividade média no instante t , para o acoplamento ϵ .

A atividade média é uma quantidade comumente utilizada em sistemas com muitos osciladores interagentes (Capítulos 4 e 5). Para poucos osciladores, outras medidas são mais efetivas, como veremos no Capítulo 3.

2.4.2 Terminologia

Para evitar-se ambigüidades, é de extrema importância definir o vocabulário em teoria de sincronização. Por exemplo, alguns autores utilizam o termo “sincronização” no sentido de “sincronização completa”, ou seja, para caracterizar sistemas oscilantes cujos estados coincidem no tempo [53]. Neste trabalho, contudo, se $x_1(t)$ e $x_2(t)$ são dois osciladores (periódicos ou caóticos), consideramos sincronização quando for possível definir uma diferença de fase $\Delta\phi(t) = \phi_2(t) - \phi_1(t) \sim \text{constante}$ durante um certo período de evolução dinâmica, de modo que os osciladores possam estar 1) em *fase* ($\Delta\phi(t) \sim 0$); 2) em *anti-fase* ($\Delta\phi(t) \sim \pi$) ou 3) *fora de fase* ($\Delta\phi(t) \neq 0$)^[6] — para um exemplo de sincronização em cada uma dessas situações, entre osciladores periódicos, veja as Figuras 3.4B, 3.4E e 3.4A, respectivamente. Esta definição de sincronização *não* exige a coincidência nas amplitudes dos osciladores, apenas em suas freqüências, portanto, “sincronização” é sinônimo de *chaveamento de fase*⁷. Se houver coincidência na amplitude, teremos a *sincronização completa*: $x_1(t) = x_2(t)$ ^[8] — na Figura 3.6E mostram-se dois osciladores caóticos completamente sincronizados. Caso não seja possível definir um $\Delta\phi(t) \sim \text{constante}$ entre os sinais, *não há sincronização* — na Figura 3.4D tem-se dois osciladores caóticos não sincronizados.

Para um sistema composto por N osciladores, as idéias acima permanecem, mas as possíveis relações de sincronização entre as unidades dão origem a uma classificação, com a condição de sincronização dada por:

$$\Delta\phi_i(t) = \phi_j(t) - \phi_i(t) \sim \text{constante}. \quad (2.12)$$

Na *sincronização global*, cada unidade está sincronizada com todas as outras⁹, e a condição (2.12) será satisfeita se $i = 1, 2, \dots, N-1$ e $j = i+1, i+2, \dots, N$. Na *sincronização parcial*, as unidades sincronizam em grupos. Ela é dita *local* quando um elemento sincroniza com

⁶ Diz-se que dois sinais fora de fase apresentam, entre si, uma *defasagem* $\Delta\phi$.

⁷ Em sinais caóticos, a freqüência de oscilações é definida em termos da *freqüência média* de cada oscilador, $\Omega_i = n_i/\tau_i$, onde n_i é o número de ciclos por intervalo de tempo τ_i do i -ésimo oscilador, $i = 1, 2$. Para τ_i suficientemente largo e $\tau_1 = \tau_2$, torna-se possível definir uma diferença de fase se $\Omega_1 \sim \Omega_2$, embora as amplitudes dos osciladores possam permanecer irregulares e não correlacionadas [2].

⁸ A *sincronização generalizada* estabelece uma relação funcional do tipo $x_1 = f(x_2)$ entre os sinais; a sincronização completa é um caso particular desta, onde a função f é uma função identidade.

⁹ Em inglês, do tipo *all-to-all*.

um elemento vizinho, isto é, para algum $i < N$, tem-se $j = i + 1$ na condição (2.12), e *não-local* quando a sincronização ocorre entre elementos não vizinhos, $j \neq i + 1$. Localidade e não-localidade podem ocorrer juntas, basta imaginar uma situação onde, em uma rede, os osciladores 1 e 2 sincronizam entre si e com os osciladores 7 e 8, de modo que estes conceitos aplicam-se tanto à sincronização entre elementos individuais quanto à sincronização entre grupos.

Outra observação refere-se aos trens de pulsos gerados no sistema HR, que oscilam em duas escalas de tempo distintas: de baixa e alta frequência. Exceto que se diga o contrário, a terminologia de sincronização apresentada até agora refere-se às oscilações de baixa frequência — definida pela variável z —, que são as que permitem estabelecer uma relação entre as “posições” dos sinais no tempo, ou seja, suas diferenças de fase $\Delta\phi_i(t)$. Quando nos referirmos à sincronização de alta frequência, estaremos falando da sincronização dos pulsos nos trens. Por exemplo, na Figura 3.5C, os dois osciladores estão em fase (baixa frequência), e nos trens indicados por 23/24 os pulsos estão em anti-fase (alta frequência); já na Figura 5.2B’ tem-se quatro osciladores em fase (baixa frequência) e com seus pulsos não sincronizados (alta frequência). De um modo geral, o termo *sincronização de trens de pulsos*¹⁰ designa a sincronização entre os trens de pulsos dos sinais¹¹, enquanto *sincronização de pulsos*¹², entre os pulsos, somente. Esta classificação é útil na descrição da sincronização parcial. Por exemplo, nas estruturas coerentes do modelo HR-2D, Figura 5.1, as partes claras (escuras) correspondem aos osciladores em sincronização de trens de pulsos com uma diferença de fase no intervalo $[0; \pi]$ ($[\pi; 2\pi]$). Na intermitência espaço-temporal do modelo HR-1D, Figura 4.1, todos os osciladores estão localmente em sincronização de trens de pulsos em fase (aproximadamente), e as estruturas “triangulares” formam-se nos trens: as partes claras correspondem à sincronização de pulsos em fase, enquanto nas partes escuras não há sincronização.

¹⁰ Do inglês *bursting synchronization*.

¹¹ Em sistemas idênticos — de mesma frequência natural $2\pi/T$ —, a sincronização de trens de pulsos corresponde também às oscilações de baixa frequência, pois $\Delta\phi_i(t)$ indica tanto a diferença de fase dos sinais como dos trens.

¹² Do inglês *spike synchronization*.

Capítulo 3

Acoplamento de Dois Neurônios HR

Neste capítulo estudaremos o modelo de dois neurônios HR acoplados, em duas aproximações distintas. No regime periódico de acoplamento fraco vamos aplicar a dinâmica de fases, que nos permitirá determinar analiticamente os regimes de chaveamento de fase entre os dois neurônios. No regime caótico, a dinâmica de fases não pode mais ser aplicada, e iremos varrer o acoplamento e descrever os regimes de sincronização que surgem, caracterizando os atratores pelos expoentes de Lyapunov e outras ferramentas de análise.

3.1 Modelo

O acoplamento de dois neurônios HR é escrito a partir da equação (2.2) como

$$\begin{aligned}\frac{dx_i}{dt} &= y_i - ax_i^3 + bx_i^2 - z_i + I - \epsilon(x_i - x_j), \\ \frac{dy_i}{dt} &= c - dx_i^2 - y_i, \\ \frac{dz_i}{dt} &= -rz_i + rS(x_i - x_0),\end{aligned}\tag{3.1}$$

onde $i, j = 1, 2$, ϵ denota a intensidade de acoplamento e os demais parâmetros estão definidos na Tabela 2.1. Os termos de acoplamento $-\epsilon(x_i - x_j)$ são proporcionais às diferenças do potencial de membrana e desaparecem se os estados dos neurônios vizinhos são idênticos. Este tipo de acoplamento é dito *difusivo*, isto é, entre primeiros vizinhos, que é o tipo de interação estudada neste trabalho. Nosso estudo divide-se em duas partes: na primeira, consideraremos o regime de acoplamento fraco $\epsilon = 0,0001$ e corrente $I \lesssim 3,0$, onde o neurônio HR é um gerador de trens de pulsos periódicos. Isto nos permitirá utilizar a me-

metodologia da *dinâmica de fases* [23, 24], que expressa a interação entre os osciladores como a evolução da sua diferença de fase $\Delta\phi = \phi_2 - \phi_1$. A dinâmica de fases permite uma descrição analítica das propriedades da sincronização entre osciladores quando o acoplamento entre eles é fraco, reduzindo o problema a um sistema com uma equação de movimento por oscilador, que governa sua fase. Na segunda parte de nosso estudo fixaremos a corrente em $I = 3,28$, onde o neurônio HR é um gerador de trens de pulsos caóticos. Nesse limite, a dinâmica de fases não pode ser aplicada, e nossa proposta será verificar os regimes de sincronização que surgem na medida que o acoplamento é varrido, através dos expoentes de Lyapunov [54], que informam sobre a estabilidade dos atratores para os quais as soluções convergem. A sincronização de osciladores caóticos é observada principalmente nos atratores de topologia relativamente simples, que permitem a definição de fase e frequência média $\Omega = n/\tau$, onde n é o número de ciclos por intervalo de tempo τ , como é o caso do neurônio HR. Nessa situação, a sincronização caótica é similar à sincronização periódica na presença de ruído [2]. A oscilação do neurônio HR em duas escalas de tempo distintas, de alta e baixa frequência, e a instabilidade inerente do caos, proporciona uma rica variedade de regimes de sincronização, como trens periódicos em fase e anti-fase, trens caóticos em fase e anti-fase, intermitência em que se alterna fase e anti-fase, pulsos em fase e anti-fase, entre outros. Quando o acoplamento é forte, a interação parcial entre os trens de pulsos não é favorecida: para $\epsilon > 0,505$ tem-se sincronização completa, e o sistema reduz-se ao problema de um neurônio: $x_1 = x_2$.

Em relação ao acoplamento de dois neurônios HR, citamos ainda os trabalhos de Pinto *et al.* [55] sobre o acoplamento de dois neurônios HR eletrônicos, e Szücs *et al.* [28], sobre o acoplamento de um neurônio HR eletrônico e um neurônio biológico. Estes trabalhos confirmam a importância deste modelo na caracterização do neurônio biológico. Pesquisas semelhantes entre o acoplamento de dois neurônios biológicos também foram publicadas [56].

3.2 Dinâmica de fases

Para um oscilador periódico, isto é, cujas órbitas no espaço de fases estão em um ciclo limite, pode-se definir a fase ϕ como uma variável angular que aumenta uniformemente com o tempo e ganha 2π a cada rotação,

$$\frac{d\phi(v_0)}{dt} = \frac{2\pi}{T} = 1, \quad (3.2)$$

onde v_0 é o ponto no ciclo limite com fase ϕ e $2\pi/T$ é a frequência de oscilações. Introduzida dessa forma, ϕ rota uniformemente e corresponde a uma direção neutramente estável no espaço de fases, ou seja, com expoente de Lyapunov igual a zero, visto que não ocorre nem contração nem expansão do volume de fases na direção de rotação. Se o acoplamento é fraco, e causa apenas uma pequena perturbação $P(v)$, $v = (x, y, z)$, nos ciclos limite dos neurônios desacoplados, então a dinâmica do sistema perturbado pode ser aproximada a partir de (3.2)^[1]:

$$\frac{d\phi(v)}{dt} \approx 1 + Z(\phi)P(v), \quad (3.3)$$

sendo $Z(\phi) = \partial\phi/\partial v|_{v=v_0}$ a mudança de fase no ciclo limite para a perturbação considerada e $P(v)$ o termo de acoplamento na equação (3.1). Para derivar a equação (3.3) escolhe-se um ponto v_0 no ciclo limite e um ponto v perto de v_0 , e então mede-se a diferença nas fases entre v_0 e v . No limite $|v - v_0| \rightarrow 0$, esta diferença, dividida por $|v - v_0|$, dá a função $Z(\phi)$. Assim, se a diferença de fase entre os osciladores é $\Delta\phi$, o sistema fica completamente determinado pelo *acoplamento efetivo* $\Gamma(\Delta\phi)$, definido como

$$\frac{d(\Delta\phi)}{dt} = \Gamma(\Delta\phi) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} Z(\phi)P(\phi, \Delta\phi)d\phi, \quad (3.4)$$

onde $P(\phi, \Delta\phi)$ é o termo de acoplamento expresso como função das fases. Os diversos regimes de chaveamento de fase são encontrados através dos zeros da parte anti-simétrica da equação (3.4) — com $\Delta\phi \in [0; \pi]$ —, denotada por $\Gamma^-(\Delta\phi)$, que correspondem aos pontos fixos do sistema. A inclinação de $\frac{d(\Delta\phi)}{dt}$ determina, portanto, a estabilidade desses pontos fixos: $\frac{d(\Delta\phi)}{dt} < 0$ são os pontos estáveis, onde a diferença de fase $\Delta\phi$ é chaveada, e

¹ Esta aproximação deve-se a Y. Kuramoto [57], e o método da dinâmica de fases, por isso, é conhecido também como método do acoplamento efetivo de Kuramoto.

$\frac{d(\Delta\phi)}{dt} > 0$ são os pontos instáveis. Como muitos regimes de chaveamento de fase podem existir para um mesmo conjunto de parâmetros, porém com condições iniciais diferentes, caracteriza-se aqui a *multi-estabilidade de fase*, que é a existência simultânea de regimes de sincronização estáveis com diferentes $\Delta\phi$. Os possíveis regimes aumentam em número quanto mais sub-harmônicos da frequência básica de oscilação possam ser distinguidos no espectro de potências [58]. Logo, é de se esperar que o aumento na corrente — dentro do intervalo onde o neurônio HR é periódico — cause um correspondente aumento nos regimes de chaveamento de fase, pois as frequências de disparo dos neurônios aumenta.

O método da dinâmica de fases tem sido aplicado em diversas situações experimentais e teóricas [59]. Se o acoplamento aumenta, contudo, o atrator é modificado, e a aproximação (3.3) não é mais válida. Além disso, no modelo HR, se $I \gtrsim 3, 0$, o sistema entra em um regime de disparos caótico, e não somente a fase ϕ não pode mais ser considerada uniforme, como $\Delta\phi$ é indefinida: a cada oscilação, o período T e o número de pulsos/trem dos neurônios mudam².

3.2.1 Análise de multi-estabilidade

Vamos mostrar agora como a dinâmica de fases prevê regimes de chaveamento no modelo HR de dois neurônios. Na Figura 3.1 está a parte anti-simétrica do acoplamento efetivo, $\Gamma^-(\Delta\phi)$, onde consideramos o acoplamento $\epsilon = 0, 0001$ e correntes $I = 1, 85$ (linha pontilhada) e $I = 1, 86$ (linha cheia), que correspondem a regimes periódicos de 4 e 5 pulsos/trem, respectivamente. Conforme vimos, os zeros de $\Gamma^-(\Delta\phi)$ são os pontos fixos do sistema; os regimes de chaveamento de fase ocorrem nos pontos fixos estáveis, onde $\frac{d(\Delta\phi)}{dt} < 0$. Assim, para $I = 1, 86$, temos quatro pontos fixos estáveis: **A**, **B**, **C** e **D**, que determinam o chaveamento de fase em $\Delta\phi = 0, 0064\pi$; $0, 1165\pi$; $0, 2146\pi$ e π (anti-fase), respectivamente. Nas figuras **A**, **B**, **C** e **D** inferiores confirma-se a previsão da dinâmica de fases: os quatro regi-

² Para osciladores caóticos, a fase é definida numa seção de Poincaré do atrator caótico como uma função linear do tempo: $\phi(t) = 2\pi \frac{t-t_n}{t_{n+1}-t_n} + 2\pi n$, $t_n \leq t < t_{n+1}$, onde t_n é o instante de tempo do n -ésimo cruzamento de uma trajetória do atrator na seção considerada [60]. Portanto, ϕ aumenta em 2π a cada rotação e é uma variável neutramente estável, do mesmo modo que a fase na equação (3.2); porém, esta definição é ambígua, pois depende essencialmente da escolha da seção de Poincaré.

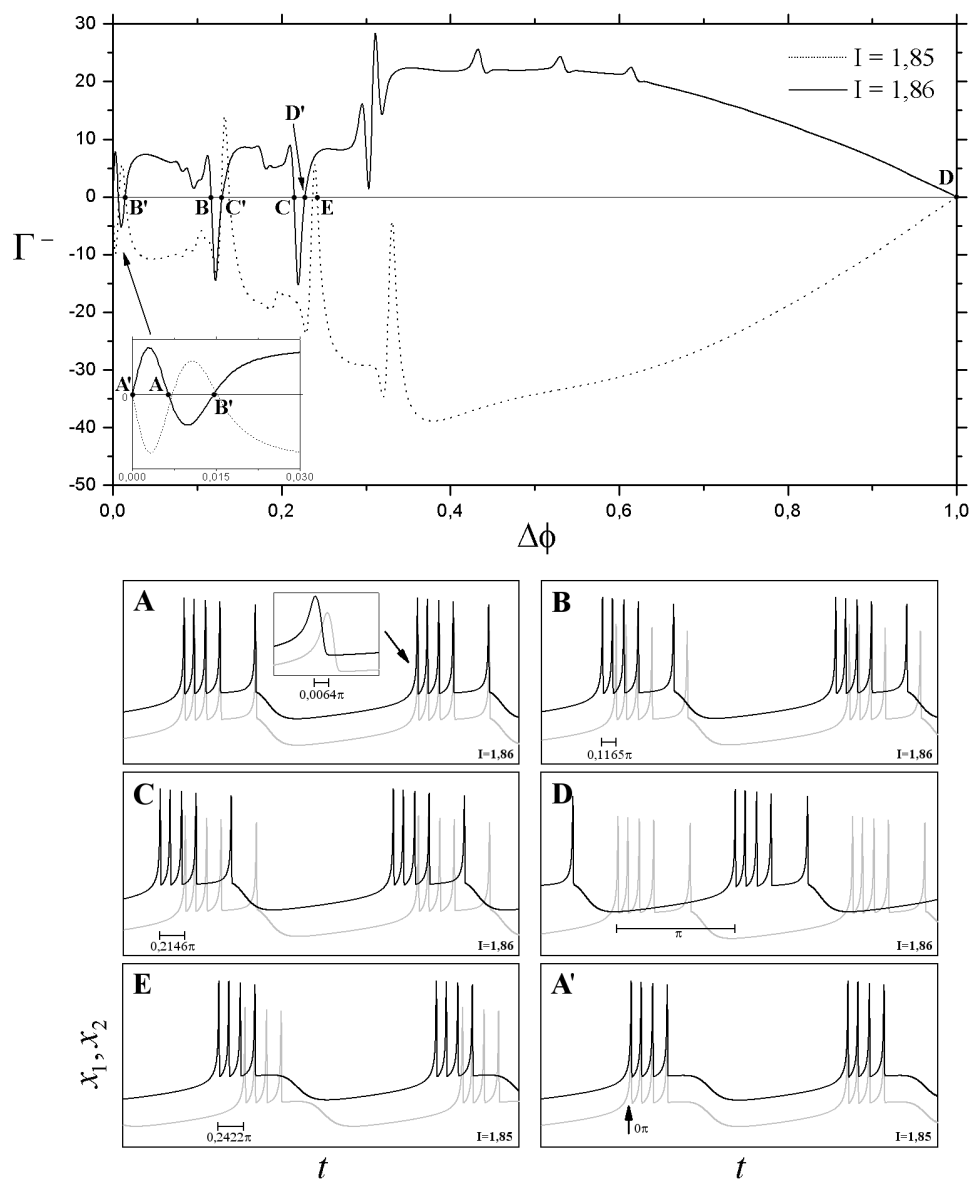


Fig. 3.1: Parte anti-simétrica do acoplamento efetivo, $\Gamma^-(\Delta\phi)$, com $\Delta\phi$ em unidades de π , para $\epsilon = 0,0001$. A, B, C e D são os pontos fixos estáveis para a corrente $I = 1,86$ e determinam o chaveamento de fase em $\Delta\phi = 0,0064\pi$; $0,1165\pi$; $0,2146\pi$ e π (anti-fase), respectivamente (figuras A, B, C e D inferiores). A', B', C' e D' são os pontos fixos instáveis. Para $I = 1,85$, E e A' são dois pontos fixos estáveis, onde $\Delta\phi = 0,2246\pi$ e 0 (fase), respectivamente (figuras E e A' inferiores); D é ponto fixo instável.

mes de sincronização, com a diferença de fase indicada. \mathbf{A}' , \mathbf{B}' , \mathbf{C}' e \mathbf{D}' são os pontos fixos instáveis, onde $\frac{d(\Delta\phi)}{dt} > 0$. Para a corrente $I = 1,85$, \mathbf{E} e \mathbf{A}' são dois pontos fixos estáveis, que correspondem ao chaveamento de fase em $\Delta\phi = 0,2246\pi$ e 0 (fase), respectivamente, como mostra a evolução temporal dos neurônios nas figuras \mathbf{E} e \mathbf{A}' inferiores; \mathbf{D} é ponto fixo instável. De acordo com a condição inicial, o sistema estabiliza em um dos pontos fixos estáveis. Por exemplo, se $I = 1,86$, e a diferença de fase inicial $\Delta\phi_0$ entre os osciladores está entre \mathbf{B}' e \mathbf{B} , $\Gamma^-(\Delta\phi)$ é positivo, e $\Delta\phi$ na equação (3.4) aumenta até alcançar \mathbf{B} : o sistema irá estabilizar com o chaveamento de fase $\Delta\phi = 0,1165\pi$. O mesmo acontece se $\Delta\phi_0$ estiver entre \mathbf{B} e \mathbf{C}' : o sistema será atraído para \mathbf{B} . A condição inicial sempre será atraída para o ponto fixo estável que estiver entre dois pontos fixos instáveis. Em outras palavras, os pontos fixos instáveis são as separatrizes dos atratores multi-estáveis, como se pode ver na Figura 3.2, onde consideramos todo o intervalo de corrente em que o sistema HR é periódico, $1,269 < I < 3,000$. As linhas pretas são os atratores estáveis e as linhas cinzas, os instáveis. Juntas, elas determinam regiões de convergência para as condições iniciais, as *bacias de atração* do sistema. As diferenças de fase iniciais colocadas na região branca são atraídas para as linhas pretas, os possíveis regimes de chaveamento de fase, como mostra a ampliação da região indicada por \mathbf{A} , na figura menor. Nessa figura, a região \mathbf{A}' está mostrada na figura à direita. Colocamos também outra ampliação, respectiva à região indicada por \mathbf{B} . As estruturas de pequena escala reveladas nessas figuras mostram que, para certos valores de corrente, as diferenças de fase tem um comportamento fractal. Isto ocorre exatamente na mudança do número de pulsos/trem dos neurônios, o que está indicado pela numeração entre 2 e 10 à direita — confira os respectivos valores de corrente na Tabela 2.3. Conforme vimos no final da Seção 2.3.4, o acréscimo de um pulso à dinâmica do neurônio HR ocorre pela rota: atrator *periódico* \rightarrow *caótico* \rightarrow *periódico*. Por exemplo, a transição do regime de 4 para 5 pulsos/trem está mostrada na Figura 2.16. Nos estágios 2, 3 e 4 de criação do pulso, Figuras 2.16B, 2.16C e 2.16D, respectivamente, o atrator possui estrutura fractal. Nesse caso, a dinâmica de fases falha, pois ϕ não é mais uniforme, mudando a cada nova oscilação. Como resultado, $\Gamma^-(\Delta\phi)$ distribui-se no intervalo $0 \leq \Delta\phi \leq \pi$, e a corrente se apresenta, em larga escala, como uma linha horizontal. O mesmo acontece quando o neurônio HR torna-se caótico, para $I \gtrsim 3,0$, pois não existe chaveamento de fase

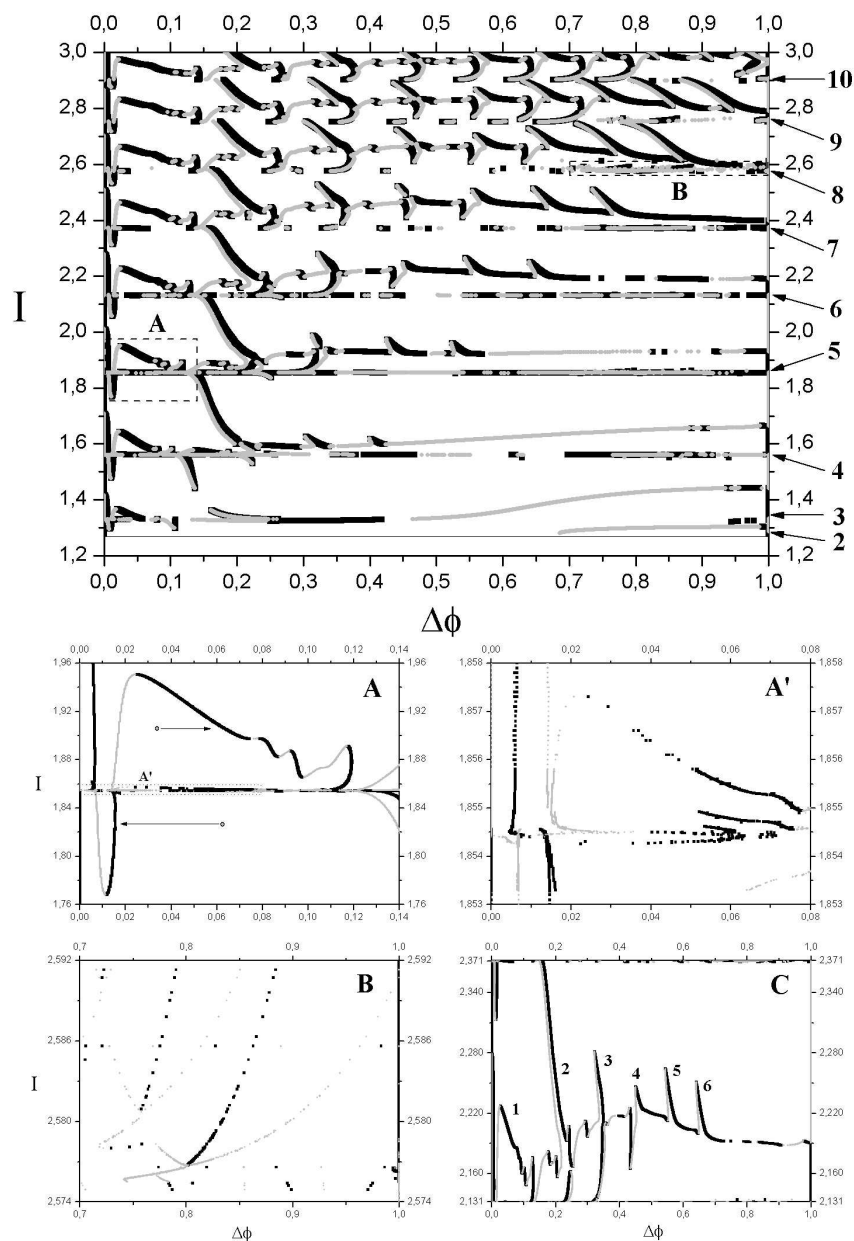


Fig. 3.2: *Bacias de atração do modelo HR de dois neurônios, com $\Delta\phi$ em unidades de π , para $\epsilon = 0,0001$. As linhas pretas são os atratores estáveis e as linhas cinzas, os instáveis. Condições iniciais colocadas na região branca são atraídas para as linhas pretas — figura (A). A mudança do número de pulsos/trem está indicada pela numeração entre 2 e 10, à direita. Durante o acréscimo de um pulso, o atrator possui estrutura fractal, conforme (A') e (B), e a dinâmica de fases falha: $\Delta\phi$, em grande escala, distribui-se numa linha horizontal. A figura (C) mostra o intervalo de corrente respectivo ao regime de 6 pulsos/trem.*

nesses casos³. Em pequena escala, $\Gamma^-(\Delta\phi)$ reflete o caráter fractal dos atratores dos dois neurônios. Além disso, a Figura 3.2 mostra que os regimes de chaveamento de fase distintos de $\Delta\phi \sim 0$ (fase) e $\Delta\phi = \pi$ (anti-fase) distribuem-se em “linhas” cujo número é aproximadamente igual ao número de pulsos/trem em um dado intervalo de corrente. Por exemplo, na Figura 3.2C mostra-se o intervalo de corrente respectivo ao regime de 6 pulsos/trem e as seis linhas onde o chaveamento de fase $\Delta\phi \not\approx 0$ e $\Delta\phi \neq \pi$ se distribui. Para correntes baixas, $I \lesssim 2,4$, a bacia de atração referente ao chaveamento de fase indicado pela linha 2 ($0,15\pi \lesssim \Delta\phi \lesssim 0,25\pi$) é grande, visto que a extensão dessa linha une completamente os valores de corrente em que há troca do número de pulsos/trem — com exceção do regime de 3 pulsos/trem, onde há uma lacuna em $(I; \Delta\phi) \sim (1,4; 0,15\pi)$. A bacia de atração da anti-fase também é grande nesse intervalo. Estes fatos mostram porque a troca da estabilidade da anti-fase na Figura 3.1 se dá com $\Gamma^-(\Delta\phi)$ assumindo um valor majoritariamente positivo (negativo) para $I = 1,86$ ($I = 1,85$): estes valores de corrente estão no intervalo $I \lesssim 2,4$. Para $I \gtrsim 2,4$, as extensões das outras linhas aumentam e as bacias de atração tornam-se mais uniformes.

3.3 Sincronização no modelo HR de dois neurônios

Na seção anterior estudamos o modelo HR de dois neurônios no regime de acoplamento fraco, o que nos possibilitou utilizar a metodologia da dinâmica de fases. Agora iremos considerar todo o intervalo de acoplamento com uma corrente fixa em $I = 3,28$. Neste caso, o neurônio isolado não é periódico, e o atrator do neurônio isolado é modificado devido ao acoplamento. Estes fatores impedem a aplicação da dinâmica de fases. O que nos interessará, contudo, serão os possíveis regimes de sincronização entre os dois neurônios e sua relação com os expoentes de Lyapunov. Em particular, vamos salientar a distinção entre sincronização de alta e baixa frequência.

O espectro de Lyapunov para esse sistema é composto por seis expoentes, de acordo com a dimensão do espaço de fases do problema (3.1). Um expoente $\lambda_i > 0$ implica uma

³ Esta afirmativa é válida apenas para acoplamento fraco. Vamos ver na seção seguinte que em regimes de acoplamento médio e forte é possível chaveamento de fase em atratores caóticos.

solução associada a um atrator caótico, enquanto que $\lambda_i < 0$ nas direções perpendiculares ao movimento e $\lambda_i = 0$ ao longo da trajetória, uma solução periódica ou quasi-periódica [54]. Assim, os expoentes de Lyapunov caracterizam a estabilidade das soluções em nosso modelo.

Figuras de Lissajous. Estruturas ET-I, ET-II

Para ajudar a entender a sincronização entre os neurônios analisamos o plano $x_1(t)$ versus $x_2(t)$, técnica essa conhecida no estudo pelas figuras de Lissajous [2]. Estas figuras apresentam uma forma particular que depende da razão entre as frequências e da diferença de fase $\Delta\phi$ dos sinais observados. No caso do sistema HR (3.1), essa análise revela basicamente a superposição de duas estruturas, uma estrutura “circular”, que chamaremos *estrutura do tipo I* (ET-I), por exemplo, a mostrada na Figura 3.4B’, e uma estrutura em “L”, que chamaremos *estrutura do tipo II* (ET-II), Figura 3.4E’, que nos darão um indicativo da sincronização de alta frequência do modelo. A identificação da estrutura da Figura 3.4B’ como “circular” significa que $x_1(t)$ e $x_2(t)$ oscilam em torno de uma região, em analogia com as elipses e círculos das figuras de Lissajous, que são típicos no caso de sinais com frequências iguais e diferença de fase $\Delta\phi \sim \text{constante}$ ^[4]. Toda vez que dois pulsos de *amplitudes diferentes* estão em fase ocorre uma oscilação completa na ET-I — os pulsos em fase de mesma amplitude são registrados como uma linha $x_1(t) = x_2(t)$. Por outro lado, a ET-II é gerada pelos pulsos que estão fora de fase — inclui-se aqui a situação em que um neurônio dispara e o outro está no estado quiescente. Portanto, a sincronização de fase $\Delta\phi \sim 0$ com os pulsos também em fase, isto é, de baixa e alta frequência, é revelada apenas por uma ET-I; a ET-II, nesse caso, não existirá no plano $x_1(t)$ versus $x_2(t)$ — é o caso do exemplo 3.4B’ citado. Se as duas estruturas aparecerem superpostas ou tivermos somente uma ET-II, então só será possível afirmar que existem pulsos em fase ou fora de fase, mas a análise conjunta com as séries temporais de $x_1(t)$ e $x_2(t)$ nos ajudará a revelar os regimes de sincronização presentes.

⁴ Elipses que possuem o eixo maior com inclinação positiva e eixo menor pequeno indicam sincronização de fase, $\Delta\phi \sim 0$; círculos indicam sincronização onde $\Delta\phi \sim \pi/2$. Uma linha com inclinação positiva significa sincronização completa, $x_1(t) = x_2(t)$. A sincronização de anti-fase $\Delta\phi \sim \pi$ é identificada por uma elipse com eixo maior com inclinação negativa ou uma linha com inclinação negativa.

Estudo do sistema HR de dois neurônios

Na Figura 3.3 apresentamos os seis expoentes de Lyapunov, $\lambda_1 > \lambda_2 > \dots$, em função do acoplamento ϵ , onde consideramos o passo $\Delta\epsilon = 0,0002$ e descartamos um transiente equivalente a 300000 unidades de tempo (u.t.), suficiente para o sistema entrar em um regime de estado estacionário. Em $\epsilon = 0$, dois expoentes são positivos, $\lambda_1, \lambda_2 \sim 0,01$, e representam a evolução caótica e não correlacionada de cada neurônio para a corrente $I = 3,28$; dois expoentes são nulos, $\lambda_3, \lambda_4 = 0$, e os outros dois, negativos. Essa descorrelação permanece aproximadamente no intervalo $0 < \epsilon < 0,0013$, onde ainda temos os dois expoentes positivos, embora $\lambda_1 \neq \lambda_2$; o terceiro expoente permanece nulo, mas o quarto começa a tornar-se negativo. Em $\epsilon \sim 0,0013$, $\lambda_1 \rightarrow 0$, enquanto os demais, ficam negativos. Isso significa que o sistema permanece efetivamente desacoplado até $\epsilon \sim 0,0013$. A partir desse valor, os dois neurônios tornam-se correlacionados, iniciando uma evolução periódica. No intervalo $0,0013 < \epsilon < 0,007$ ocorre o chaveamento de fase, onde $\Delta\phi \sim \text{constante}$, para diversos valores de $\Delta\phi$. Como exemplo, mostramos na Figura 3.4A um regime de sincronização com $\Delta\phi \sim 0,53\pi$ (~ 92 u.t.), obtido para $\epsilon = 0,005$, o sistema convergindo para um atrator periódico de 13 pulsos/trem^[5]. Na Figura 3.4A' temos a superposição de uma ET-I e uma ET-II, indicando a existência de pulsos em fase e também fora de fase entre os sinais $x_1(t)$ e $x_2(t)$. As linhas horizontais e verticais na ET-II (onde $x_1(t)$ e $x_2(t)$ são constantes) correspondem aos intervalos em t onde um neurônio dispara e o outro não (está quiescente); se os dois neurônios disparam, os pulsos fora de fase são registrados como um laço vertical e horizontal. Os pulsos em fase e com amplitudes distintas, como dito mais acima, aparecem como uma oscilação na ET-I. A diferença de fase passa a ser bem pequena, porém finita, em $0,007 < \epsilon < 0,014$, conforme mostra a Figura 3.4B. Nesse exemplo, obtido para $\epsilon = 0,01$, temos uma diferença de fase equivalente a 1 u.t., e o sistema converge para um atrator periódico em fase de 13 pulsos/trem^[6]. A ET-I “pura” mostrada em 3.4B' (não existe

⁵ De acordo com a Tabela 2.3, o número máximo de pulsos que o neurônio HR individual alcança em um trem periódico é 12, para $I \sim 3,15$. O que vemos aqui é que o acoplamento entre dois neurônios HR caóticos consegue estabilizar um atrator de 13 pulsos/trem, periódico.

⁶ A pequena diferença de fase é necessária para estabilizar o atrator periódico; caso contrário, se $\Delta\phi = 0$ e para $I = 3,28$, a atividade dos neurônios seria caótica.

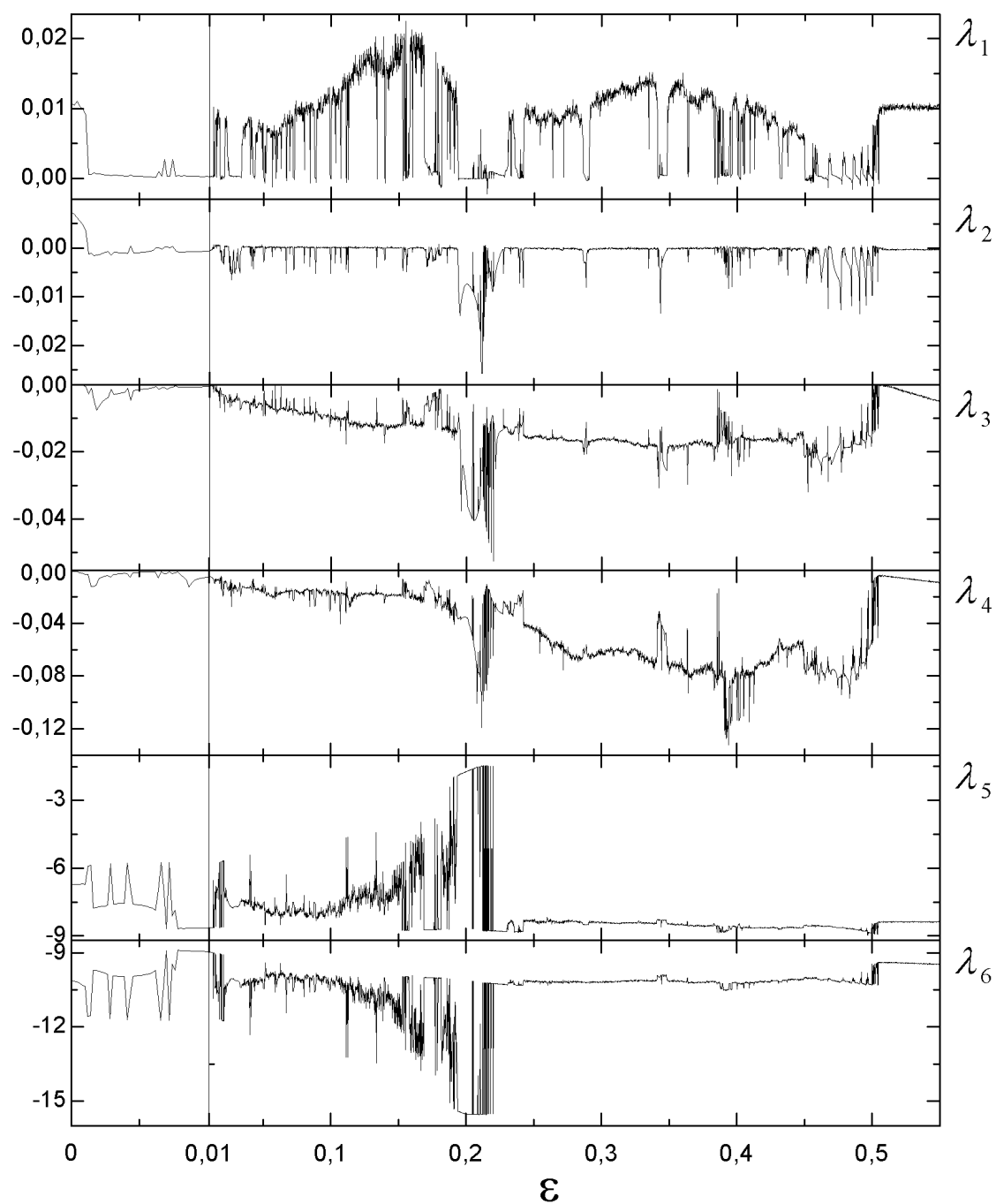


Fig. 3.3: Os seis expoentes de Lyapunov, $\lambda_1 > \lambda_2 > \dots$, em função do acoplamento ϵ , para o sistema HR de dois neurônios (3.1). O eixo horizontal está expandido para $\epsilon < 0,01$.

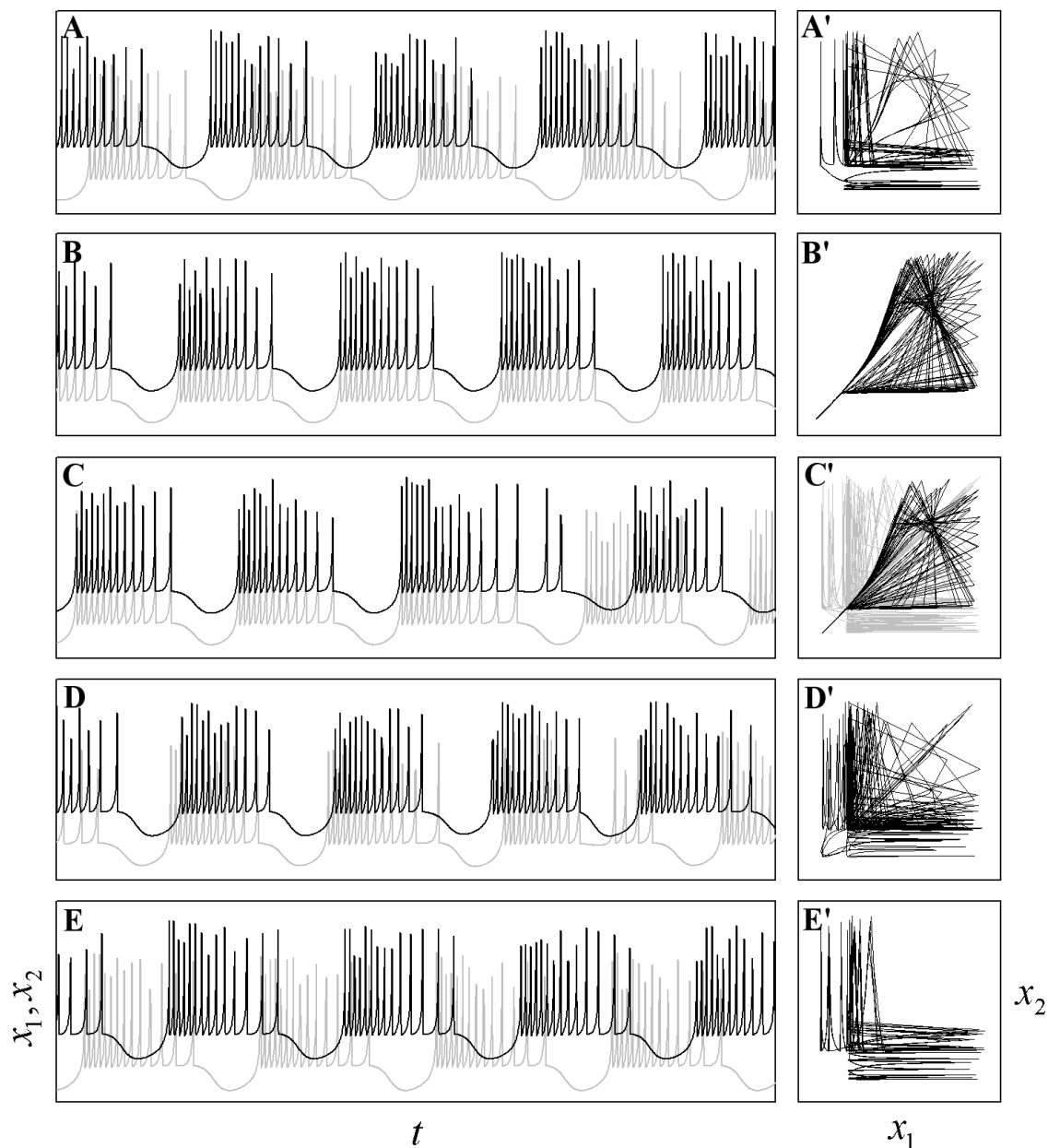


Fig. 3.4: Regimes de sincronização no sistema HR de dois neurônios (3.1); na coluna da direita, o retrato de fase $x_1(t)$ versus $x_2(t)$. (A) $\epsilon = 0,005$: periódico, onde $\Delta\phi \sim 0,53\pi$; (B) $\epsilon = 0,01$: periódico, em fase; (C) $\epsilon = 0,0074$: quasi-periódico, em fase, no início do intervalo e caótico, não sincronizado, no final; (D) $\epsilon = 0,016$: caótico, não sincronizado; (E) $\epsilon = 0,02$: periódico, em anti-fase. O eixo horizontal corresponde a 1500 u.t.

ET-II) indica a sincronização de fase de baixa e alta frequência. Além disso, existem dois máximos em λ_1 no intervalo $0,005 < \epsilon < 0,01$, como está claro na Figura 3.3. O primeiro ocorre em $\epsilon \sim 0,0068$ e o segundo, em $\epsilon \sim 0,0074$. Sendo o acoplamento fraco, e de acordo com as características dos atratores vistas acima em cada intervalo, podemos concluir que o atrator em $\epsilon \sim 0,0068$ consiste numa alternância entre evolução quasi-periódica fora de fase e evolução caótica, e o outro, em $\epsilon \sim 0,0074$, entre evolução quasi-periódica em fase e evolução caótica. Mostramos a situação para $\epsilon = 0,0074$ em 3.4C. No início do intervalo temos a sincronização em fase do atrator de 13 pulsos/trem (ET-I da Figura 3.4C' — em preto) e no final, a evolução caótica, não sincronizada, onde o número de pulsos/trem é variável e $\Delta\phi$ é indefinido (ET-I superposta a uma ET-II na Figura 3.4C' — em cinza). Para $\epsilon > 0,014$, a sincronização torna-se caótica, com diversas janelas de periodicidade. Passaremos a analisar os regimes mais importantes que se seguem.

Entre $0,0140 < \epsilon < 0,0177$ tem-se uma região caótica, não sincronizada, onde $\lambda_1 \sim 0,01$. A Figura 3.4D mostra um exemplo para $\epsilon = 0,016$, onde a frequência média de disparos varia em torno de 13 pulsos/trem. A estrutura em 3.4D' indica falta de sincronização, e as linhas $x_1(t) \sim x_2(t)$ nessa figura, que existem pulsos em fase com amplitudes aproximadamente iguais — é semelhante à estrutura presente em 3.4C', parte cinza, pois ambas referem-se à oscilações caóticas não sincronizadas. Na janela de periodicidade em torno de $\epsilon = 0,02$ ocorre a *bi-estabilidade*: a coexistência de dois atratores estáveis, o atrator periódico em fase de 13 pulsos/trem (o mesmo de 3.4B), e um atrator periódico em anti-fase de 14 pulsos/trem, conforme mostra a Figura 3.4E. A convergência para um determinado atrator se dá através das condições iniciais. A ET-II “pura” em 3.4E' (não existe ET-I) indica que não há pulsos em fase entre os sinais $x_1(t)$ e $x_2(t)$. Esta situação não caracteriza unicamente a sincronização de anti-fase, pois poderiam existir pulsos em fase nos intervalos em que os neurônios disparam simultaneamente na Figura 3.4E, resultando numa ET-I superposta a uma ET-II (isso ocorre na Figura 3.5B', parte cinza). A ET-II “pura” somente irá caracterizar de modo único a sincronização de anti-fase se os intervalos de disparo e quiescência dos dois neurônios forem aproximadamente iguais, e se não houver nenhum pulso em fase. Em torno de $\epsilon = 0,03$ existe outra janela de periodicidade, com um atrator periódico em fase de 14 pulsos/trem.

Classificação ESPS e ESPA

A complexidade da sincronização no regime periódico começa a aumentar em $\epsilon = 0,05$. Temos aqui um atrator em fase de 14/15, 15/14 pulsos/trem — Figura 3.5A. A notação significa que, enquanto um neurônio dispara 14 pulsos, o outro dispara 15, mas no trem seguinte a situação se inverte. Desse modo, o período completo de oscilação compreende dois trens de pulsos. Uma particularidade nesse regime, devido à inversão dos trens, refere-se ao neurônio que inicia o período, que muda a cada nova oscilação. Do ponto de vista do papel desempenhado pelo neurônio na dinâmica do sistema, isto caracteriza o que chamamos de *estado de sincronização periódico simétrico* (ESPS). Como este estado subentende o revezamento do neurônio, o “atrator periódico em fase de 14/15, 15/14 pulsos/trem” é escrito simplesmente como estado “ESPS 14/15 em fase”. De um modo geral, a notação ESPS A/B, onde A(B) é o número de pulsos/trem do neurônio 1(2), subentende um regime de trens do tipo A/B, B/A, A/B, B/A,... O outro estado possível ocorre quando não há revezamento do neurônio a cada período, e é chamado *estado de sincronização periódico assimétrico* (ESPA). Logo, a notação ESPA A/B designa um regime de trens do tipo A/B, A/B,... No caso de neurônios com o mesmo número de pulsos/trem, tanto ESPS A/A quanto ESPA A/A referem-se a trens A/A, A/A,..., porém, a simetria distinta está implícita na classificação ESPS e ESPA. Isto ficará evidente quando analisarmos os regimes de sincronização a seguir. A classificação ESPS e ESPA é uma forma reduzida de notação que pode designar regimes periódicos complexos e com propriedades distintas de simetria (de revezamento de neurônio), e independe da análise da sincronização de alta frequência, pelas estruturas ET-I e ET-II. Assim, no atrator ESPS 14/15 em fase da Figura 3.5A, verificamos que os pulsos estão em anti-fase nos trens 14/15 e no final dos trens 15/14; no início dos trens 15/14 eles estão em fase, com exceção do primeiro pulso, que está fora de fase, caracterizando o regime ESPS. A anti-fase dos pulsos aparece como a ET-II na Figura 3.5A', enquanto a fase, como a ET-I, embora sua forma indique que os pulsos não estejam perfeitamente em fase — comparar com a forma da ET-I numa situação em que os pulsos estão completamente em fase, Figura 3.4B', por exemplo (as oscilações são mais “circulares”).

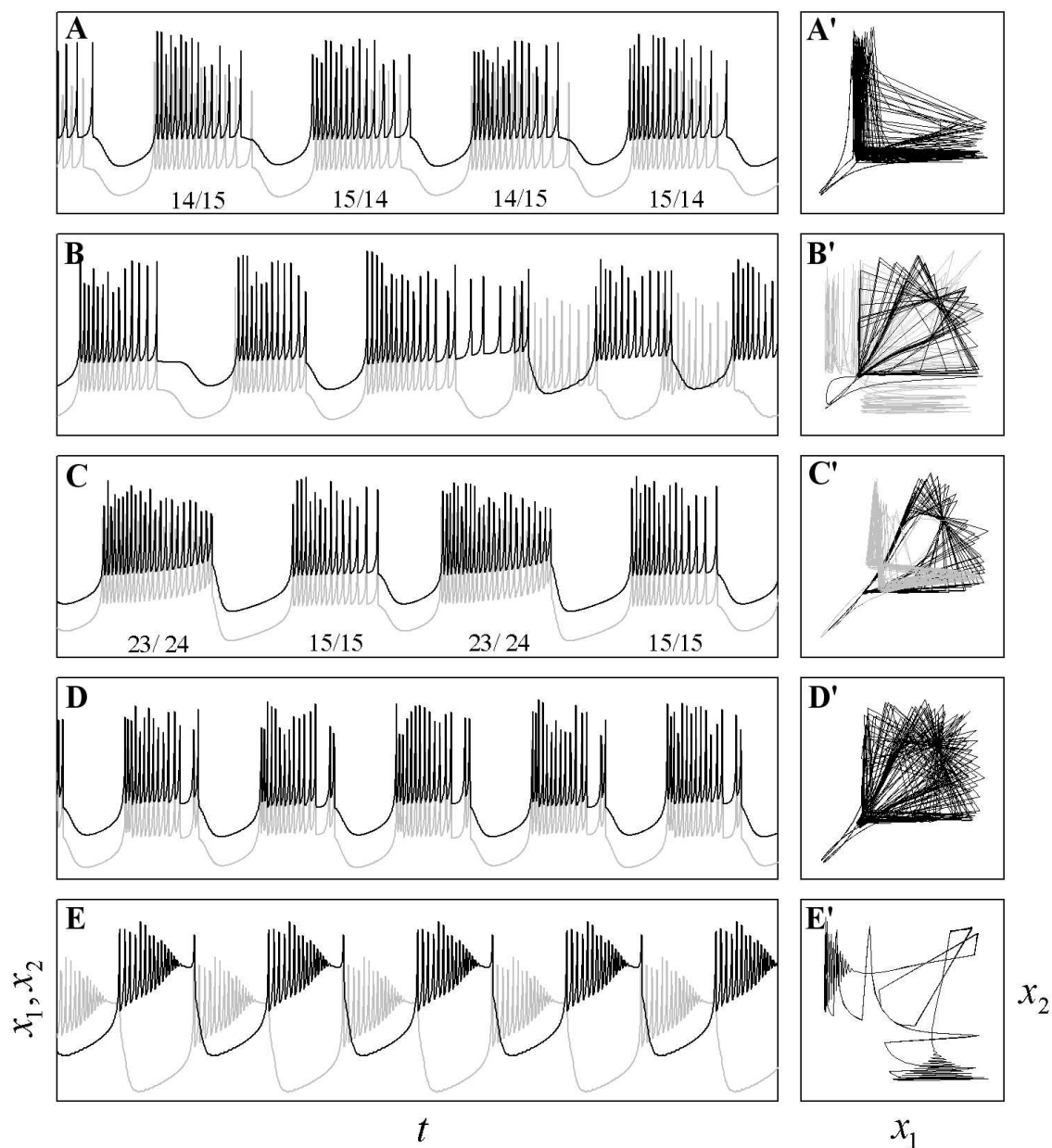


Fig. 3.5: Regimes de sincronização no sistema HR de dois neurônios (3.1); na coluna da direita, o retrato de fase $x_1(t)$ versus $x_2(t)$. (A) $\epsilon = 0,05$: ESPS 14/15 em fase; (B) $\epsilon = 0,12$: caótico, intermitente, em fase no início do intervalo, em anti-fase no final; (C) $\epsilon = 0,1398$: ESPA 23/24, 15/15 em fase; (D) e (E) $\epsilon = 0,2049$: coexistência de dois atratores periódicos, respectivamente, um ESPS 15/15 em fase, e um ESPS 18/18 em anti-fase. O eixo horizontal corresponde a 1500 u.t.

Na medida que o acoplamento aumenta a partir de $\epsilon = 0,05$, sucedem-se intervalos caóticos e janelas de periodicidade. Atratores com 15 pulsos/trem, 15/16 pulsos/trem, etc., em fase, anti-fase, simétricos, assimétricos, tornam-se estáveis. Um comportamento distinto surge no intervalo em torno de $\epsilon \sim 0,11$, onde tem-se a intermitência entre atratores caóticos em fase e anti-fase, como mostra a Figura 3.5B, obtida para $\epsilon = 0,12$. No início do intervalo há sincronização de fase (ET-I da Figura 3.5B' — em preto), e no final, de anti-fase (superposição da ET-I e da ET-II na Figura 3.5B' — em cinza). O tempo em que o sistema permanece em um estado ou outro aumenta com ϵ , até um valor limite, conforme veremos na próxima seção, ao analisarmos o período de intermitência nesse intervalo.

Na janela periódica em torno de $\epsilon \sim 0,1398$ há um ESPA 23/24, 15/15 em fase — veja a Figura 3.5C. Como não há revezamento do neurônio neste regime, ele é classificado como ESPA. Nos trens 15/15, os pulsos estão em fase (ET-I da Figura 3.5C' — em preto), com exceção do primeiro pulso, caracterizando o regime ESPA; nos trens 23/24, em anti-fase (ET-II da Figura 3.5B' — em cinza). O período completo de oscilação compreende dois trens de pulsos. Em $\epsilon \sim 0,1744$ temos mais uma situação de bi-estabilidade: dois atratores são estáveis, um ESPS 13/13, e um ESPS 19/20, 16/16.

No intervalo $0,194 \lesssim \epsilon \lesssim 0,230$ ocorre a maior janela de periodicidade para o acoplamento, onde coexistem dois atratores periódicos estáveis, como mostram as Figuras 3.5D e 3.5E: um ESPS 15/15 em fase e um ESPS 18/18 em anti-fase, respectivamente, para $\epsilon = 0,2049$ ^[7]. A ET-I e os poucos laços da ET-II na Figura 3.5D' indicam que a maioria dos pulsos estão em fase na sincronização ESPS 15/15 em fase, exceto no início dos trens, onde um pulso alterna a cada período — portanto, o período completo desse regime é dois trens de pulsos. Já na Figura 3.5E', as estruturas do plano $x_1(t)$ versus $x_2(t)$ estão modificadas, devido à forma que os potenciais de membrana no regime ESPS 18/18 em anti-fase assumiram para esse valor de acoplamento. A estrutura “circular” da ET-I aparece como as oscilações em torno da reta $x_1(t) = x_2(t)$ — forma em “gravata” —, indicando os dois pulsos em fase que sempre ocorrem em $\Delta\phi = 0$ e $\Delta\phi = \pi$. A estrutura em “L” da ET-II

⁷ O estado ESPS 18/18 em anti-fase é o único exemplo de classificação ESPS e ESPA onde os trens não estão em fase. A propriedade de simetria continua existindo, exceto que o revezamento do neurônio ocorre de 1/2 em 1/2 período, ao invés de período em período, como nos casos em que os trens estão em fase.

aparece como as oscilações de alta frequência e os dois pulsos próximos, à esquerda, quando $x_1(t)$ é constante, e em baixo, quando $x_2(t)$ é constante, e corresponde ao instante em que um neurônio dispara e o outro não.

O comportamento dominante no intervalo $0,230 \lesssim \epsilon \lesssim 0,450$ é caótico, com janelas de periodicidade estreitas e com atratores periódicos complexos. A configuração caótica aparece como um atrator em fase como o mostrado na Figura 3.6A ($\epsilon = 0,26$). Esse regime é distinto do obtido para $\epsilon = 0,12$, Figura 3.5B, pois não é intermitente e as frequências médias de disparo não são constantes: oscilam entre 15 a 28 pulsos/trem no intervalo apresentado, o que se reflete na superposição da ET-I e da ET-II na Figura 3.6A'. As configurações periódicas em $0,230 \lesssim \epsilon \lesssim 0,450$ aparecem como estados ESPS e ESPA. Por exemplo, em $\epsilon = 0,27$ encontramos um ESPS 23/24, 16/15, 15/14 em fase, cujo período completo compreende seis trens de pulsos — veja a Figura 3.6B (de acordo com 3.6B', a maioria dos pulsos estão em fase, exceto no início dos trens, devido ao estado ESPS, e início dos trens 15/14 e 14/15, onde existem pulsos em anti-fase). Um regime similar, ESPS 21/23, 15/15, 23/23 em fase, aparece em $\epsilon = 0,3642$. Outros atratores, todos em fase, para exemplificar: ESPS 24/23, 13/14 ($\epsilon = 0,288$); ESPA 24/26 ($\epsilon = 0,345$); ESPS 24/24 ($\epsilon = 0,3834$); ESPS 13/13 ($\epsilon = 0,3885$) e um ESPS 24/24, 13/13 ($\epsilon = 0,432$). Resumimos na Figura 3.7 os regimes ESPS e ESPA encontrados em nosso trabalho. Para $\epsilon \gtrsim 0,230$, a intensidade do acoplamento desfavorece a sincronização de anti-fase, pois a dinâmica tende a tornar as oscilações de ambos os neurônios idêntica.

O comportamento periódico domina para $\epsilon > 0,450$: na Figura 3.6C mostramos um atrator ESPA 24/24 em fase ($\epsilon = 0,451$) — a estrutura “circular” da Figura 3.6C' confirma a inexistência de pulsos fora de fase, exceto o primeiro pulso em cada trem, cuja diferença de fase é muito pequena, mas suficiente para caracterizar o regime ESPA. Entre $\epsilon = 0,450$ e $\epsilon = 0,500$, existem estreitos intervalos caóticos, onde a dinâmica alterna entre um comportamento de sincronização completa com um atrator periódico em fase. Estes são regimes onde as amplitudes dos neurônios ainda não coincidem, porém, estão muito próximas. Isso está mostrado na Figura 3.6D ($\epsilon = 0,4922$), onde temos a sincronização completa caótica no início do intervalo (linhas $x_1(t) \sim x_2(t)$ na Figura 3.6D' — em preto) alternando-se com um atrator periódico em fase de 13 pulsos/trem no final (ET-I na Figura 3.6D' — em

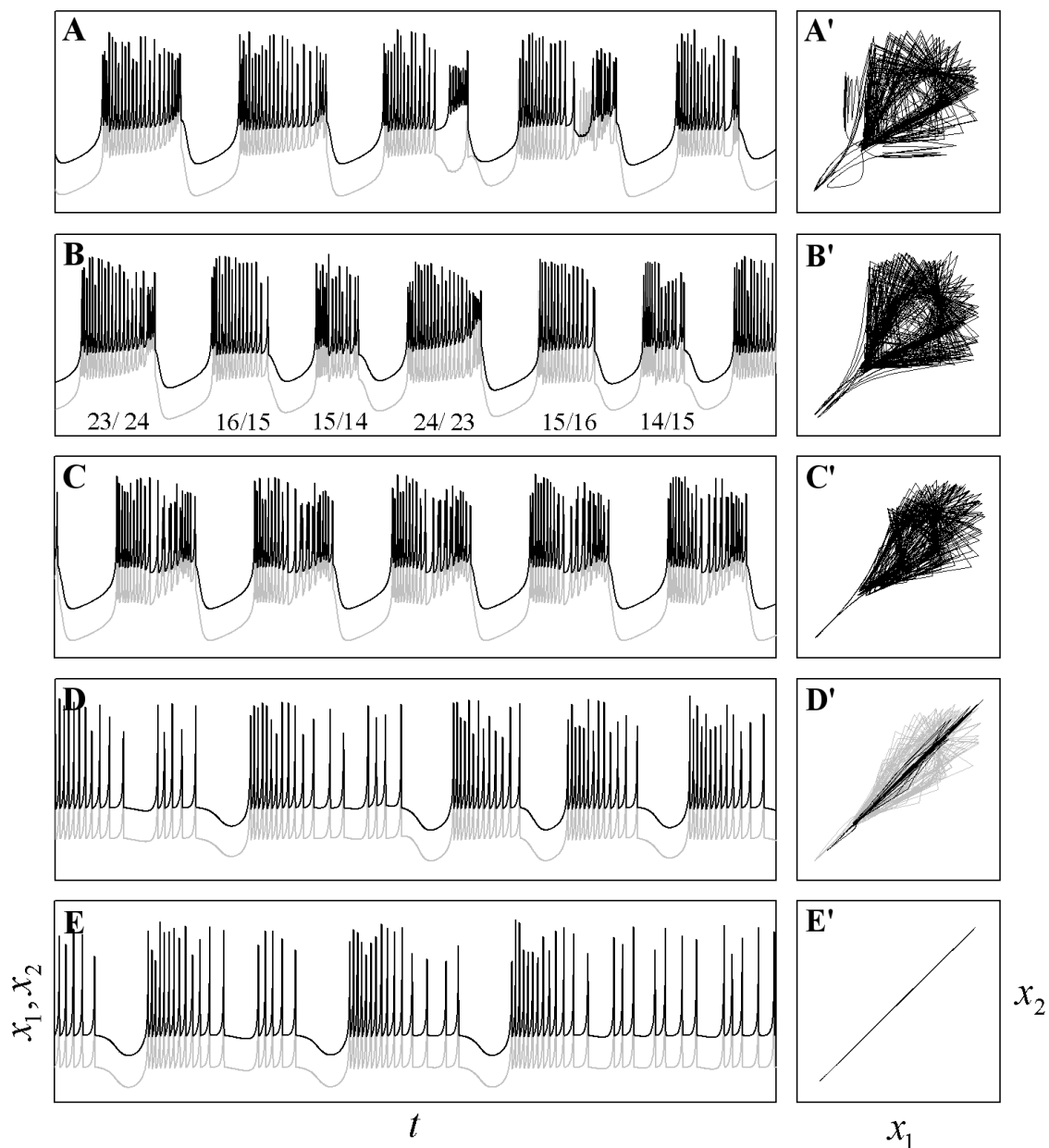


Fig. 3.6: Regimes de sincronização no sistema HR de dois neurônios (3.1); na coluna da direita, o retrato de fase $x_1(t)$ versus $x_2(t)$. (A) $\epsilon = 0,26$: caótico, em fase; (B) $\epsilon = 0,27$: ESPS 23/24, 16/15, 15/14 em fase; (C) $\epsilon = 0,451$: ESPA 24/24 em fase; (D) $\epsilon = 0,4922$: $x_1(t) \sim x_2(t)$, onde tem-se sincronização completa caótica no início do intervalo e regime periódico de 13 pulsos/trem no final; (E) $\epsilon = 0,510$: sincronização completa caótica, isto é, $x_1(t) = x_2(t)$. O eixo horizontal corresponde a 2000 u.t.

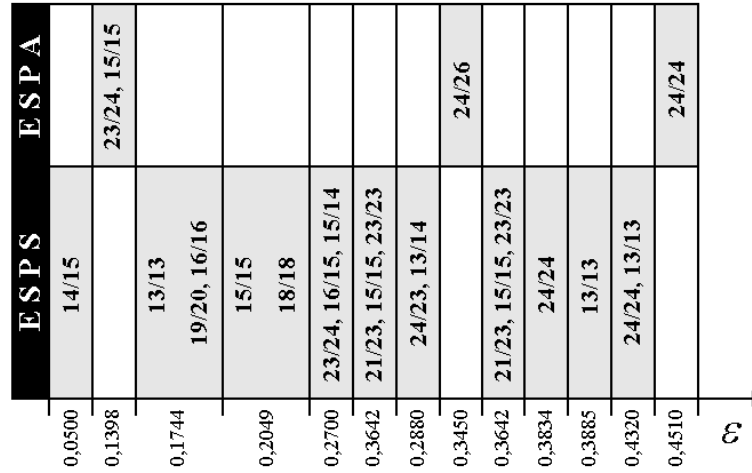


Fig. 3.7: Regimes ESPS e ESPA encontrados no sistema de dois neurônios HR. Em $\epsilon = 0,1744$ e $0,2049$ ocorre a bi-estabilidade de estados ESPS.

cinza). A sincronização completa ocorre para $\epsilon > 0,505$, como mostra a Figura 3.6E: os estados dos osciladores caóticos são idênticos, havendo coincidência, portanto, nas frequências médias e amplitudes dos sinais: linha $x_1(t) = x_2(t)$ na Figura 3.6E'. Cabe ressaltar que a sincronização completa está presente para todo $\epsilon > 0$, mas com uma reduzida bacia de atração. Somente para acoplamento suficientemente forte, contudo, é que ela é estável. Para acoplamento nulo, as condições iniciais $x_1(0) - x_2(0) \sim 0$ divergem exponencialmente, com uma taxa de crescimento dada pelo maior expoente de Lyapunov. Para acoplamento fraco e médio, a divergência será menor, devido à “atração” entre os dois estados. Se o acoplamento é forte, a atração vence e o sistema evolui para a sincronização completa — a bacia de atração é grande.

3.3.1 Período de Intermitência

Nesta seção vamos analisar o comportamento do regime caótico de intermitência presente no intervalo $0,110 \lesssim \epsilon \lesssim 0,194$, onde coexistem dois atratores caóticos estáveis, em fase e anti-fase — por exemplo, o regime mostrado na Figura 3.5B, obtido para $\epsilon = 0,12$.

Vimos na Seção 2.3.4 que a geração de trens de pulsos no neurônio HR aparece devido

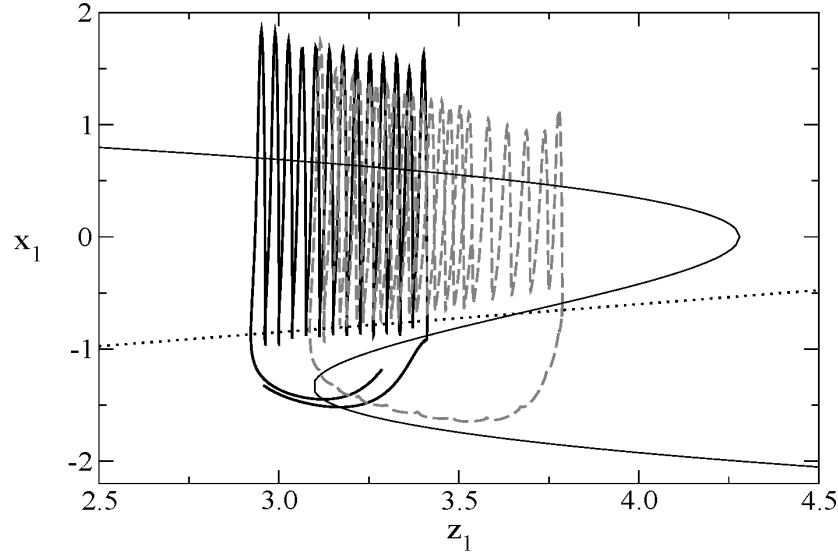


Fig. 3.8: *Linha cheia (tracejada): projeção da parte em fase (anti-fase) do atrator caótico intermitente do neurônio 1 sobre o plano (x_1, z_1) . As demais curvas estão comentadas no texto.*

a uma regular alternância entre um e três pontos de equilíbrio do sistema (2.2), e isso, por sua vez, deve-se ao modo como a variável de adaptação lenta z evolui. Essa questão foi debatida através da Figura 2.9. De modo semelhante, consideramos agora o sistema HR de dois neurônios (3.1) num regime de intermitência, obtido para $\epsilon = 0,165$, como mostra a Figura 3.8. A curva oscilante em linha cheia (tracejada) é a projeção da parte em fase (anti-fase) do atrator caótico intermitente do neurônio 1 sobre o plano (x_1, z_1) , respectiva a um trem de pulsos do sistema. A linha reta pontilhada é a nuliclinal- z_1 , isto é, a reta onde $dz_1/dt = 0$. A curva em forma de “Z” é a componente x_1 dos pontos fixos de (3.1), para $I = 3,28$ e $\epsilon = 0,165$, em função de z_1 . O ramo superior dessa curva contém os focos (espirais) instáveis, geradores dos ciclos limite que definem as oscilações de alta frequência no modelo HR. Nossa observação em relação a essa figura refere-se ao intervalo de oscilação da variável z_1 : $3,11 \lesssim z_1 \lesssim 3,78$ no estado de anti-fase e $2,92 \lesssim z_1 \lesssim 3,41$ no estado de fase. Ou seja, no regime de intermitência, quando os neurônios estão em anti-fase, a excursão do ponto de fase em z é maior. Como se pode ver no ramo superior da curva em “Z”, isso pode ser justificado pelo raio menor presente no ciclo limite durante a

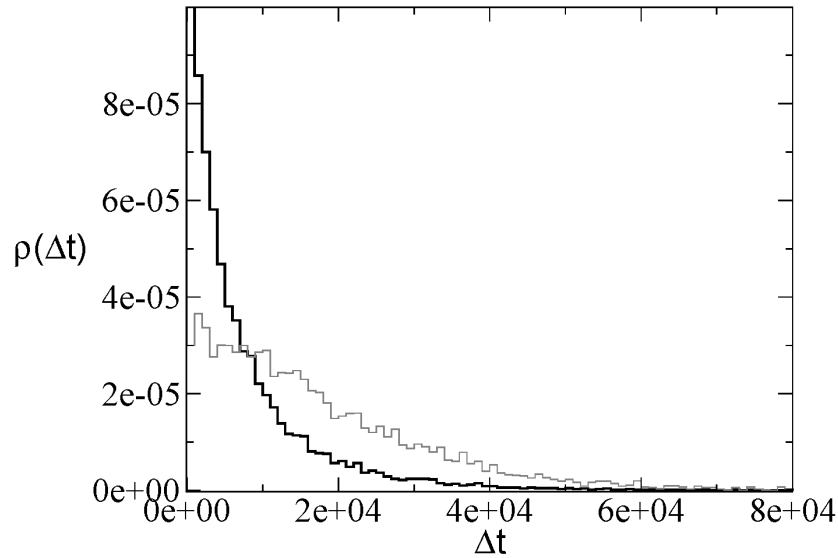


Fig. 3.9: Distribuição do período de intermitência para $\epsilon = 0,165$ (linha escura) e $\epsilon = 0,190$ (linha clara).

anti-fase — notamos esse mesmo comportamento na rede HR-2D [61]. Assim, tendo uma maneira de detectar os intervalos de fase e anti-fase durante a intermitência, procedemos à determinação da distribuição do *período de intermitência*, apresentado na Figura 3.9, para $\epsilon = 0,165$ e $\epsilon = 0,190$. Definimos o período de intermitência como o intervalo de tempo entre duas transições consecutivas da sincronização de anti-fase para fase. Conforme esta figura, quanto maior o acoplamento, mais largo é o período de intermitência médio. Próximo ao final da região caótica, ou seja, em $\epsilon \sim 0,193$, encontramos o sistema permanecendo muito tempo ou na sincronização de fase ou na de anti-fase. Isso significa que a passagem dos ramos de fase e anti-fase no atrator caótico que existe abaixo de $\epsilon = 0,193$ torna-se mais difícil na medida que $\epsilon \sim 0,193$. Quando o acoplamento entra na janela periódica acima de $\epsilon = 0,193$, os dois ramos dão origem a dois atratores periódicos separados (como mostram as Figuras 3.5D e 3.5E, obtidas em $\epsilon = 0,2049$).

Capítulo 4

Acoplamento Unidimensional HR-1D

Neste capítulo estudaremos o modelo HR unidimensional a partir de duas aproximações. No regime periódico de acoplamento fraco, vamos vincular nossos resultados com o sistema de dois neurônios estudado no capítulo anterior, analisado pela dinâmica de fases — Seção 3.2. Na segunda aproximação, iremos varrer todo o intervalo de corrente e acoplamento e caracterizar a transição para os diferentes regimes de sincronização pelo parâmetro de entropia global $H(A)$ da AESC (Apêndice A). Em particular, queremos demonstrar a transição para o regime de intermitência espaço-temporal.

4.1 Modelo

O modelo HR unidimensional (HR-1D) com acoplamento elétrico entre primeiros vizinhos é definido a partir da equação (2.2) como uma rede formada por N neurônios dispostos em linha. Cada unidade, portanto, é descrita pelas três equações diferenciais ordinárias

$$\begin{aligned}\frac{dx_i}{dt} &= y_i - ax_i^3 + bx_i^2 - z_i + I - \epsilon(2x_i - x_{i+1} - x_{i-1}), \\ \frac{dy_i}{dt} &= c - dx_i^2 - y_i, \\ \frac{dz_i}{dt} &= -rz_i + rS(x_i - x_0),\end{aligned}\tag{4.1}$$

onde $i = 1, \dots, N$, ϵ é a intensidade de acoplamento entre os primeiros vizinhos e os demais parâmetros estão definidos na Tabela 2.1, exceto pela corrente uniforme I , que iremos variar. Impomos condições de contorno periódicas de modo que, topologicamente, o sistema constitua um círculo. O menor acoplamento possível na arquitetura unidimensional é entre

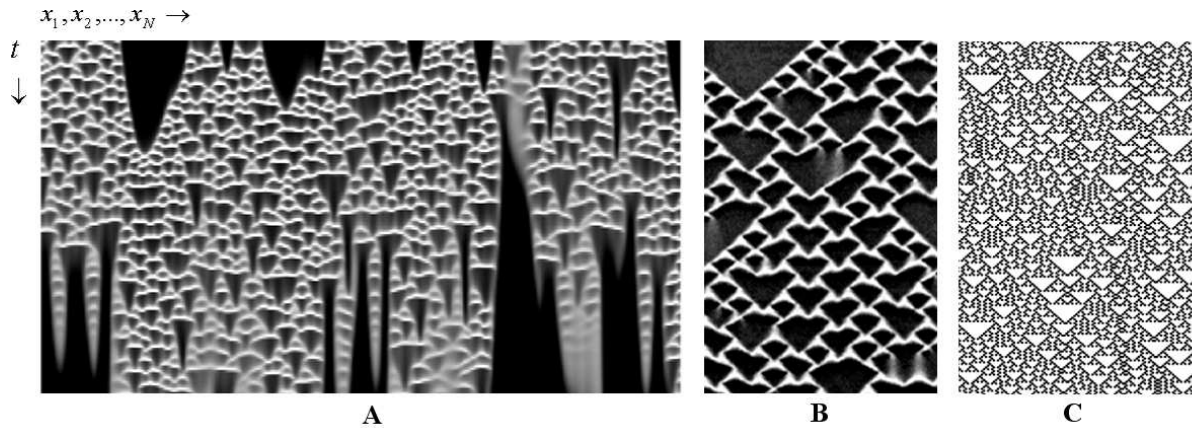


Fig. 4.1: (A) IET no modelo HR-1D para uma rede de 300 neurônios. O eixo horizontal é o potencial de membrana, x_1, x_2, \dots, x_N , e o vertical, o tempo, ~ 300 unidades de tempo. (B e C) IET em diferentes sistemas: equação de Ginzburg-Landau complexa [64] e problema de autômato celular [65], respectivamente.

dois neurônios HR ($N = 2$), que foi estudado no capítulo anterior, onde analisamos a estabilidade dos atratores através do espectro de Lyapunov e uma rica variedade de regimes de sincronização foi encontrada. Vamos considerar agora redes maiores, com $N = 100$ e $N = 300$ elementos, e dois limites de acoplamento: no regime periódico de acoplamento fraco, vamos verificar se os regimes de chaveamento de fase previstos pela dinâmica de fases para o caso de dois neurônios HR, Seção 3.2, também ocorrem no caso da rede HR-1D, entre os primeiros vizinhos que interagem. Na segunda aproximação consideraremos todo o intervalo de acoplamento e corrente e a transição para o caos espaço-temporal, que se manifesta como um regime de intermitência espaço-temporal (IET) [62, 63], mostrado na Figura 4.1A. Em termos gerais, este regime compreende um comportamento ordenado, a fase *laminar*, formada pelos intervalos entre disparos dos neurônios — em preto —, que é irregularmente e continuamente interrompida por uma evolução caótica espaço-temporal, a fase *turbulenta*, formada pelos pulsos — em branco. As bordas das regiões laminares propagam-se como frentes de onda e eventualmente colapsam numa região turbulenta, resultando nas formas “triangulares” mostradas. O fenômeno IET aparece como uma consequência da bi-estabilidade entre um comportamento oscilatório e um estacionário, e está presente nos mais variados sistemas físicos, matemáticos e biológicos [66, 67], como mostram os exemplos

da Figura 4.1B, a equação de Ginzburg-Landau complexa [64], e 4.1C, num problema de autômato celular [65].

Pomeau [68] caracterizou a transição para o regime IET como uma transição de fase de segunda ordem, da mesma classe de universalidade que a *percolação dirigida*, sendo definida, portanto, por um conjunto de expoentes críticos estáticos e dinâmicos¹. Esta conjectura é assunto de um longo debate ainda não completamente resolvido [70] e, por isso, muitos procedimentos de análise tem sido utilizados na sua descrição [71, 72]. Ciliberto e Bigazzi [73], em um experimento de convecção de Rayleigh-Bénard, mostraram que a IET apresenta também características de uma transição de fase de segunda ordem, e ocorre em torno de um valor crítico. A IET foi estudada através da distribuição dos domínios laminares, e a distinção entre as regiões laminares e turbulentas foi feita em termos da amplitude do gradiente de temperatura, que é a variável oscilatória que apresenta intermitência espaço-temporal, analogamente ao potencial de membrana em nosso modelo. Esse mesmo critério foi utilizado em problemas teóricos [74].

Em nosso estudo do modelo HR-1D vamos propor uma forma de caracterizar a transição para o regime IET, por um caminho diferente dos citados acima. Utilizaremos uma ferramenta matemática que examina a evolução espaço-temporal em sistemas não-lineares, conhecida como Análise Espaço-Temporal de Sinais Complexos (AESC) (Apêndice A) [75, 35]. A AESC usa parâmetros como a entropia $H(A)$ de um sinal $A(x, t)$, que será identificado como um regime x versus t do modelo HR-1D, e mede o grau de desordem desse sinal no espaço e/ou no tempo, do mesmo modo que a entropia de informação de Shannon [76]. A justificativa para a utilização desse método é a rota que observamos para a intermitência espaço-temporal: aumentando-se o acoplamento ϵ a partir de zero, o regime parcialmente sincronizado da IET sempre é antecedido por um regime não sincronizado. Logo, é de se esperar que a entropia $H(A)$, sendo uma medida de desordem, identifique essa mudança de sincronização quando o acoplamento for varrido. E a questão que se segue é imediata:

¹ A teoria de percolação estuda as mudanças qualitativas na conectividade de sistemas extensos, na medida que seus componentes são aleatoriamente modificados. Essas mudanças dão origem, num certo momento, a uma transição de fase contínua, de segunda ordem, que é um arquétipo da criticalidade em transições de fase [69].

$H(A)$ poderá dar um indicativo de uma transição de fase? A atividade média (Seção 2.4.1), nesse caso, apresenta flutuações consideráveis em torno da transição para a IET, e sua amplitude $\sigma^2(\epsilon)$, equação (2.11), não pode ser utilizada para caracterizar esse regime². Além da transição para o regime de intermitência espaço-temporal, veremos como a AESC fará distinção entre os outros regimes de sincronização que encontramos.

4.2 Regime de acoplamento fraco

Na Seção 3.2.1 vimos como a dinâmica de fases prevê regimes de chaveamento de fase no modelo HR de dois neurônios, para acoplamento fraco. Mostramos dois exemplos na Figura 3.1: corrente $I = 1,85$ (linha pontilhada) e $I = 1,86$ (linha cheia). Para $I = 1,86$, a dinâmica de fases indicou quatro regimes de chaveamento, $\Delta\phi = 0,0064\pi; 0,1165\pi; 0,2146\pi$ e π (pontos **A**, **B**, **C** e **D**, respectivamente). A idéia agora é verificar se os chaveamentos previstos pela dinâmica de fases também são observados nos pares de neurônios que integram na rede HR-1D. Para isso, vamos observar a evolução espaço-temporal do sistema HR-1D com acoplamento $\epsilon = 0,0001$ e corrente $I = 1,98$, onde o neurônio HR é periódico — período $T = 270$ unidades de tempo (u.t.) —, e está em um regime de 5 pulsos/trem. No sistema de dois neurônios, pela dinâmica de fases, encontramos cinco regimes de chaveamento: $\Delta\phi = 0,00648\pi; 0,06165\pi; 0,22681\pi; 0,31901\pi$ e π (a fase é instável e a anti-fase, estável). Para a rede HR-1D com $N = 300$, mostramos na Figura 4.2A a evolução temporal após um transiente de 1000000 u.t., e uma condição inicial com todas as unidades próximas ($\Delta\phi_0 \sim 0$ entre cada neurônio). Na Figura 4.2B apresentamos a distribuição das diferenças de fase obtidas, onde o eixo horizontal é $\Delta\phi$, e o vertical, o número de vezes que uma dada $\Delta\phi$ aparece, n . Existem diferenças de fase positivas e negativas, significando a posição relativa entre os primeiros vizinhos, de modo que $\Delta\phi = -\Delta\phi$. No eixo positivo, verificamos que o sistema estabiliza em sete diferenças de fase, indicadas na Figura 4.2B. Já se percebe, portanto, que existem mais chaveamentos do que os cinco previstos pela dinâmica de fases. Em primeiro lugar, não temos nenhum par de neurônios com chaveamento em fase, $\Delta\phi = 0$,

² O mesmo não ocorre no modelo HR-2D, onde a atividade média não flutua, e $\sigma^2(\epsilon)$ identifica plenamente o regime de estruturas coerentes.

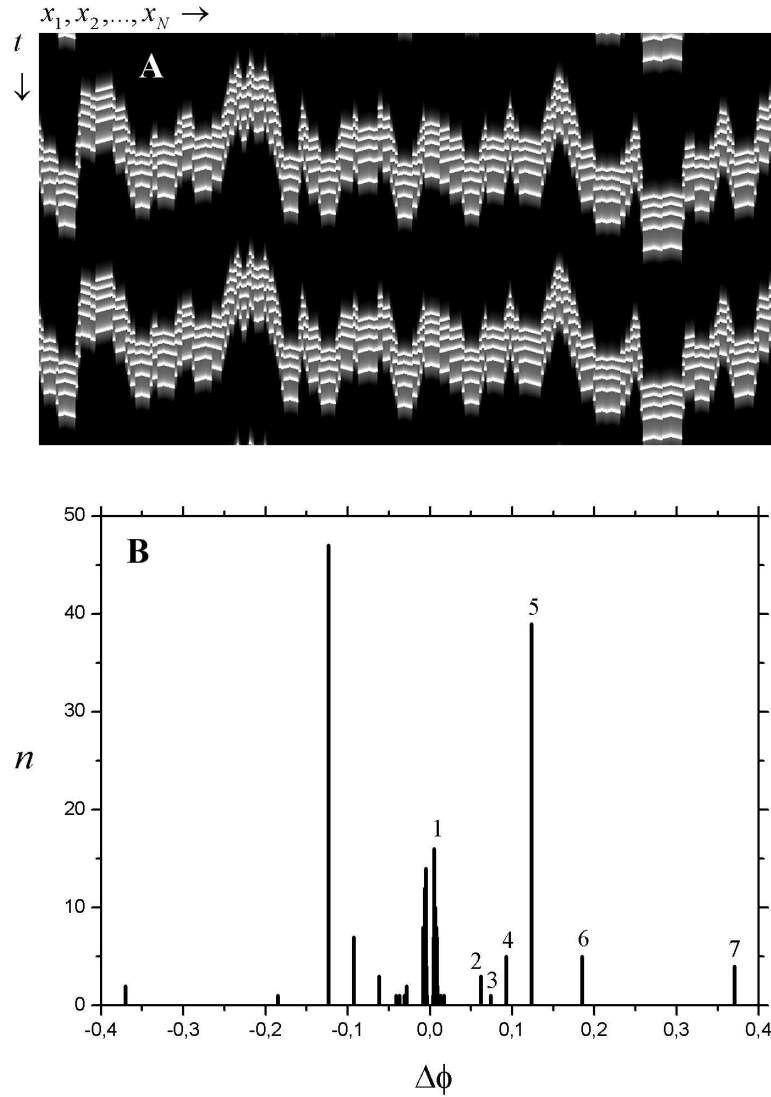


Fig. 4.2: (A) *Evolução espaço-temporal do sistema HR-1D, equação (4.1), para $I = 1,98$, $\epsilon = 0,0001$ e $N = 300$.* (B) *Distribuição das diferenças de fase para a situação mostrada em (A). O eixo horizontal é a diferença de fase entre as unidades adjacentes, com $\Delta\phi$ em unidades de π , e o eixo vertical, o número de vezes que uma dada diferença de fase aparece, n . Encontramos sete diferenças de fase ($\Delta\phi = -\Delta\phi$): $\Delta\phi_1 \sim 0,006\pi$, $\Delta\phi_2 = 0,061\pi$, $\Delta\phi_3 = 0,074\pi$, $\Delta\phi_4 = 0,092\pi$, $\Delta\phi_5 = 0,123\pi$, $\Delta\phi_6 = 0,185\pi$ e $\Delta\phi_7 = 0,370\pi$.*

conforme previsto pela dinâmica de fases. O chaveamento em anti-fase, apesar de previsto, não se observa, mas isto é devido às condições iniciais próximas consideradas. Em torno de zero, $\Delta\phi$ varia, porém, pode-se dizer que $\Delta\phi_1 \sim 0,006$; temos também $\Delta\phi_2 = 0,061$. Ambos os resultados estão de acordo com a previsão da dinâmica de fases. A discordância ocorre com as demais diferenças de fase encontradas, $\Delta\phi_3$ até $\Delta\phi_7$, que não foram previstas. Verificamos estes resultados para redes maiores ($N = 3000$) e transientes maiores (15000000 u.t.), mas sempre encontramos mais regimes de chaveamento do que os indicados pela dinâmica de fases. O mesmo acontece se consideramos condições de contorno do tipo *final livre* ($x_0 = x_1$ e $x_{N+1} = x_N$).

De acordo com o que vimos, o sistema HR-1D apresenta as duas menores bacias de atração do problema de dois neurônios, mas apresenta também bacias de atração que são próprias da arquitetura unidimensional. Como já observamos, as duas menores bacias de atração foram alcançadas devido às condições iniciais consideradas. Se utilizássemos condições iniciais próximas a outras bacias de atração do sistema de dois neurônios, elas também seriam alcançadas, mas sempre haveriam bacias exclusivas da arquitetura unidimensional. Uma constatação que fizemos foi a seguinte: os primeiros vizinhos em torno de um sítio que converge para uma diferença de fase *prevista* pela dinâmica de fases sempre são idênticos ou muito próximos; se o sítio converge para uma diferença de fase não prevista, os primeiros vizinhos são rigorosamente distintos. Podemos dizer, portanto, que, se três sítios adjacentes apresentam diferenças de fase iniciais que caem dentro das mesmas bacias de atração do problema de dois neurônios, então uma diferença de fase constante entre eles pode se estabelecer. Essa é a situação onde são geradas as diferenças de fase $\Delta\phi_1$ e $\Delta\phi_2$. Por outro lado, se a condição inicial corresponde a bacias de atração diferentes, uma sucessão diferente de fases poderá se estabelecer, e esta é uma situação que o problema de dois neurônios não pode prever, as diferenças de fase $\Delta\phi_3$ até $\Delta\phi_7$. Assim, a equivalência do sistema de dois neurônios e o sistema HR-1D se dá pela ação dos primeiros vizinhos.

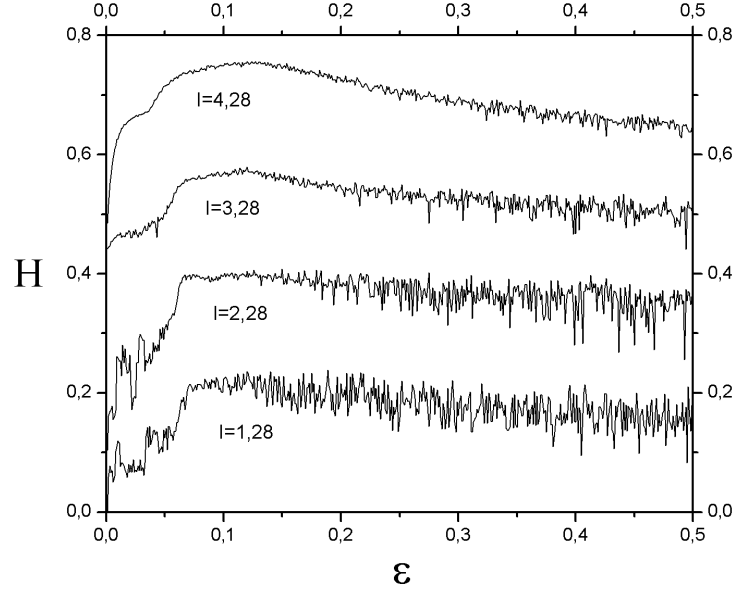


Fig. 4.3: Entropia em função do acoplamento, $H(\epsilon)$, para os quatro valores de corrente indicados ($N = 100$). Os máximos de entropia são os seguintes: para $I = 1,28$, $H_{max}(0,189) = 0,238$; $I = 2,28$, $H_{max}(0,151) = 0,407$; $I = 3,28$, $H_{max}(0,120) = 0,579$; $I = 4,28$, $H_{max}(0,120) = 0,756$.

4.3 Estudo dos regimes de sincronização pela AESC

Nesta seção analisaremos a evolução espaço-temporal do modelo HR-1D, com uma condição inicial que coloca todo o sistema em um estado próximo, $w_1(0) \sim w_2(0) \sim \dots \sim w_N(0)$, $w = x, y, z$, e após um transiente de 500000 u.t. Para estudar os regimes de sincronização encontrados, indentificaremos o sinal $A(x, t)$ da entropia $H(A)$, equação (A.7) do Apêndice A, com estados ($N = 100$) x (3000 u.t.) do modelo HR-1D. Nosso objetivo será mapear estes estados em um diagrama de fases ϵ vs. I .

Entropia em função do acoplamento, $H(\epsilon)$

Seja o cálculo da entropia em função do acoplamento, $H(\epsilon)$, Figura 4.3, para os quatro valores de corrente indicados, no intervalo $0 \leq \epsilon \leq 0,5$. Em cada valor de corrente achamos um máximo de entropia. Denotaremos por $\epsilon_{H_{max}}$ o valor de acoplamento onde ocorre a

entropia máxima, para corrente I constante. Assim, vamos separar a análise desta figura em dois intervalos distintos, limitados por $\epsilon_{H_{max}}$.

Para $\epsilon \lesssim \epsilon_{H_{max}}$, se o acoplamento *aumenta*: (i) a diferença de fase entre as unidades aumenta; (ii) o regime IET começa a formar-se próximo de $\epsilon_{H_{max}}$. O aumento na diferença de fase é uma consequência das condições iniciais utilizadas, e se manifesta com um aumento no valor da entropia, pois o sistema transita de configurações de maior “ordem” (em $\epsilon \sim 0$) para maior “desordem” (regime não sincronizado, em $\epsilon \sim \epsilon_{H_{max}}$). Pode-se conferir este comportamento nas Figuras 4.4A, 4.4B e 4.4C, onde $I = 1, 28$, e $\epsilon = 0,001; 0,01$ e $0,1$, respectivamente. O círculo indicado na Figura 4.4C assinala um regime de *defeitos de fase*, onde a amplitude de onda desaparece, ocasionando uma descontinuidade nas ondas que evoluem. Além disso, as frentes de onda propagam-se com velocidades diferentes: em relação ao seu primeiro vizinho, cada neurônio apresenta uma diferença de fase que equivale a ~ 40 u.t., dando origem à forma em “ \wedge ” da Figura 4.4C.

Para $\epsilon \gtrsim \epsilon_{H_{max}}$, se o acoplamento *aumenta*: (i) o regime IET já está estabelecido; (ii) o tamanho dos domínios laminares aumenta. Embora o regime IET esteja presente nesse intervalo, a transição não fica clara pelo parâmetro $\epsilon_{H_{max}}$. Pode-se dizer apenas que ele se forma *um pouco* acima de $\epsilon_{H_{max}}$, quando as fronteiras “triangulares” da IET estão definidas. Nas figuras 4.4D, 4.4F e 4.4H mostramos o regime IET para diferentes valores de corrente, sendo que na Figura 4.4F está assinalado um *defeito topológico*, onde duas ondas se interceptam num ponto formando apenas uma³. Deve ficar claro que a intermitência espaço-temporal — isto é, a forma “triangular” característica como mostrada na Figura 4.1 — ocorre nos trens de pulsos, onde coexistem estados turbulentos (parte clara, os pulsos) e laminares (parte escura, o intervalo entre disparos), e é intercalada pelo regime de quiescência dos neurônios. Este regime de quiescência, contudo, deixa de existir na medida que a corrente aumenta — comportamento esperado, de acordo com o diagrama de bifurcação da Figura 2.15 —, e os estados com IET passam a se apresentar

³ Os defeitos de fase presentes na Figura 4.4C também são defeitos topológicos. Contudo, estamos usando o termo “topológico” para as ocorrências específicas como as da Figura 4.4F, onde se dá a intersecção das ondas que propagam, distinguindo esta situação daquela onde há uma quebra na continuidade das ondas, que chamamos defeitos de fase.

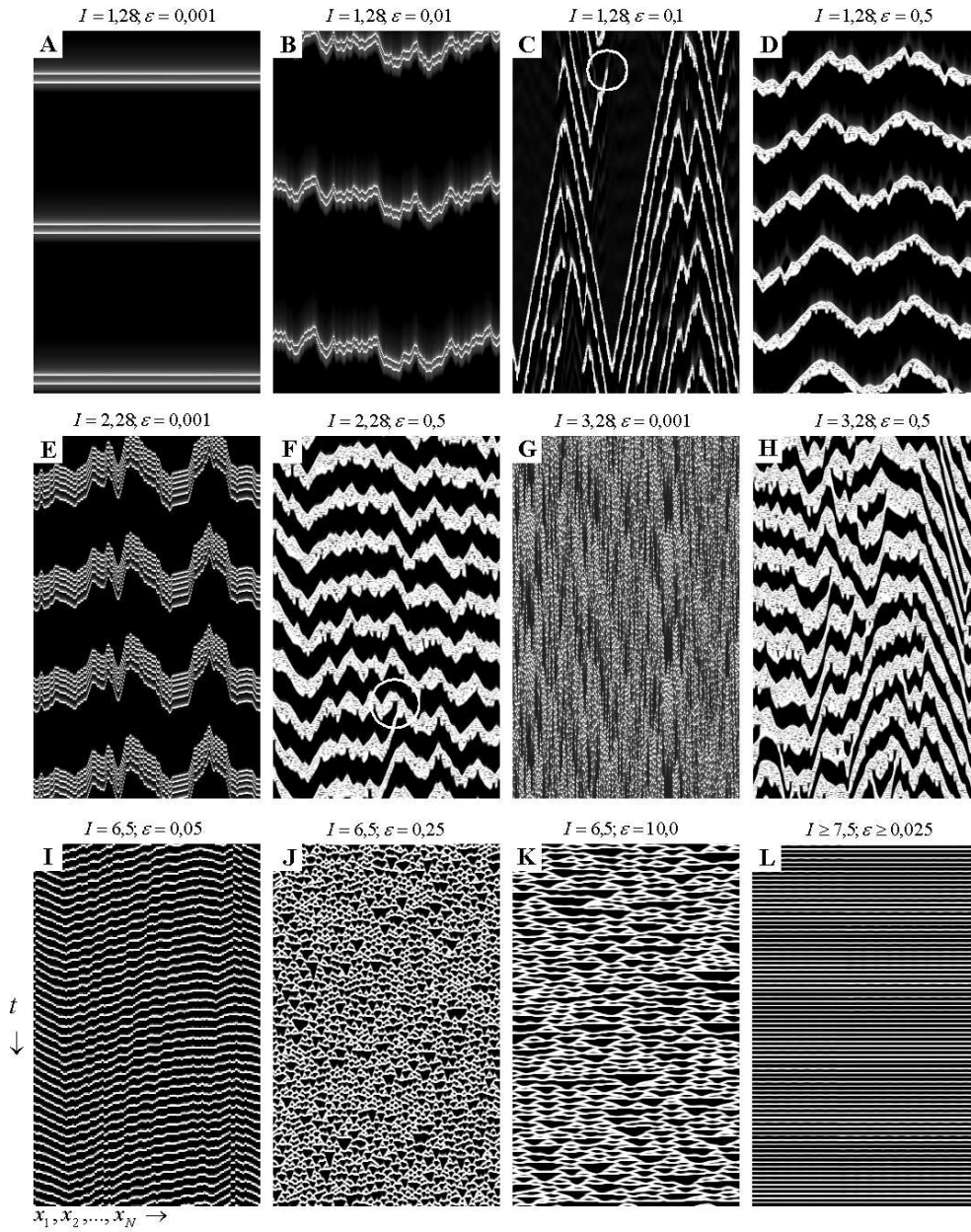


Fig. 4.4: *Evolução espaço-temporal no modelo HR-1D ($N = 300$) para os valores de corrente I e acoplamento ϵ indicados. O regime IET ocorre em (D), (F), (H), (J) e (K), sendo que nestes dois últimos não existe mais o estado de quiescência dos neurônios. O eixo vertical corresponde a 3000 u.t. em (C), (D), (F) e (H); nos demais exemplos, corresponde a 900 u.t.*

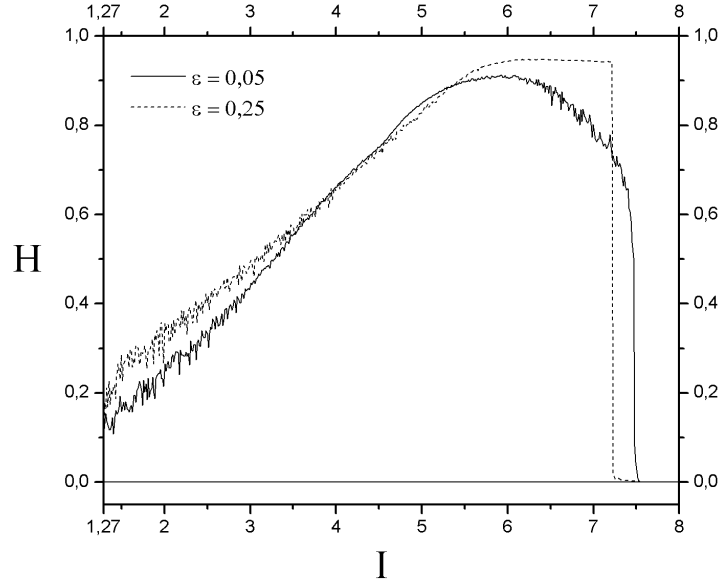


Fig. 4.5: Entropia em função da corrente, $H(I)$, para $\epsilon = 0,05$ e $\epsilon = 0,25$ ($N = 100$). Os máximos de entropia e corrente I_{TD} são os seguintes: para $\epsilon = 0,05$, $H_{max}(5,931) = 0,913$ e $I_{TD} = 7,478$; $\epsilon = 0,25$, $H_{max}(6,399) = 0,949$ e $I_{TD} = 7,231$.

como mostrado nas Figuras 4.4J e 4.4K. Em relação à Figura 4.3, vemos também que $H(\epsilon)$ flutua consideravelmente se o acoplamento aumenta, mas, em média, observamos um decréscimo na entropia com um correspondente aumento no tamanho das regiões laminares. Isso significa que, fixando N e o intervalo t de observação, um acoplamento maior ocasiona uma diminuição no número de configurações presentes nos sinais $A(x, t)$, o que resulta numa entropia menor — compare as Figuras 4.4J e 4.4K, ambas obtidas para $I = 6,5$ e $\epsilon = 0,25$ e $\epsilon = 10,00$, respectivamente. Em outras palavras, diminui o número de autovalores $w_k \neq 0$ presentes na matriz \mathbf{W} em (A.1), e a energia (A.5) do sinal $A(x, t)$ distribui-se sobre menos configurações. No intervalo $\epsilon < \epsilon_{H_{max}}$ ocorre o contrário: um acoplamento maior provoca um aumento no número de configurações dos sinais $A(x, t)$, de modo que a entropia cresce.

Entropia em função da corrente, $H(I)$

Vejam agora o comportamento da entropia em função da corrente, $H(I)$, para acoplamento constante, conforme mostra a Figura 4.5. Consideramos o intervalo $1, 3 \leq I \leq 8, 0$ e os dois seguintes valores de acoplamento: $\epsilon = 0, 05$ e $\epsilon = 0, 25$ — ou seja, fora e dentro do regime IET, respectivamente. Encontramos também uma entropia máxima para cada valor de acoplamento. Denotaremos por $I_{H_{max}}$ o valor de corrente onde a entropia é máxima, para acoplamento ϵ constante. Além disso, em $I > I_{H_{max}}$ ocorre uma transição descontínua: $H(I)$ tende a zero abruptamente. O valor de corrente onde ocorre essa transição será denotado por I_{TD} . Como fizemos antes, separaremos nossa análise a partir do máximo de entropia $\epsilon_{H_{max}}$.

Para $\epsilon \lesssim \epsilon_{H_{max}}$, se a corrente *aumenta*: (i) em $I \lesssim I_{H_{max}}$, o sistema encontra-se no regime de trens de pulsos; (ii) em $I \sim I_{H_{max}}$, inicia o regime de pulsos contínuos; (iii) em $I = I_{TD}$, inicia o regime de sincronização completa de pulsos contínuos. Este comportamento pode ser observado diretamente na Figura 4.6, onde colocamos os diagramas da corrente I versus o intervalo de disparo de todos os neurônios da rede, Δt_N (intervalo t entre dois pulsos sucessivos de cada neurônio). A construção desses diagramas é idêntica ao diagrama de bifurcação da Figura 2.15, obtida para um neurônio isolado, exceto que agora consideramos a distância entre pulsos de todos os N neurônios da rede. Para valores pequenos de acoplamento, $\epsilon = 0, 001$ e $\epsilon = 0, 01$ (4.6A e 4.6B), a rede comporta-se aproximadamente como um neurônio HR individual: se a corrente aumenta, os estados transitam de configurações periódicas a caóticas e finalmente a pulsos contínuos. A entropia responde, como esperado, com um aumento no seu valor até o estado de menor organização, que é o caótico, quando alcança o máximo $I_{H_{max}}$ — veja as Figuras 4.4A, 4.4E e 4.4G, todas obtidas para o mesmo acoplamento $\epsilon = 0, 001$ e correntes crescentes $I = 1, 28; 2, 28$ e $3, 28$, respectivamente (para $\epsilon \rightarrow 0$, $I_{H_{max}} \sim 3, 3$, conforme Tabela 2.3). Em seguida, $H(I)$ começa a diminuir lentamente, devido às configurações ordenadas dos pulsos contínuos — do tipo mostrado na Figura 4.4I. Quanto $I = I_{TD}$, o sistema entra no regime de sincronização completa de pulsos contínuos — Figura 4.4L —, e $H(I) \rightarrow 0$ (para $\epsilon \rightarrow 0$, $I_{TD} \sim 3, 4$, de acordo com a Tabela 2.3). Esse caminho está mostrado na curva de linha cheia da Figura 4.5, respectiva a $\epsilon = 0, 05$. O

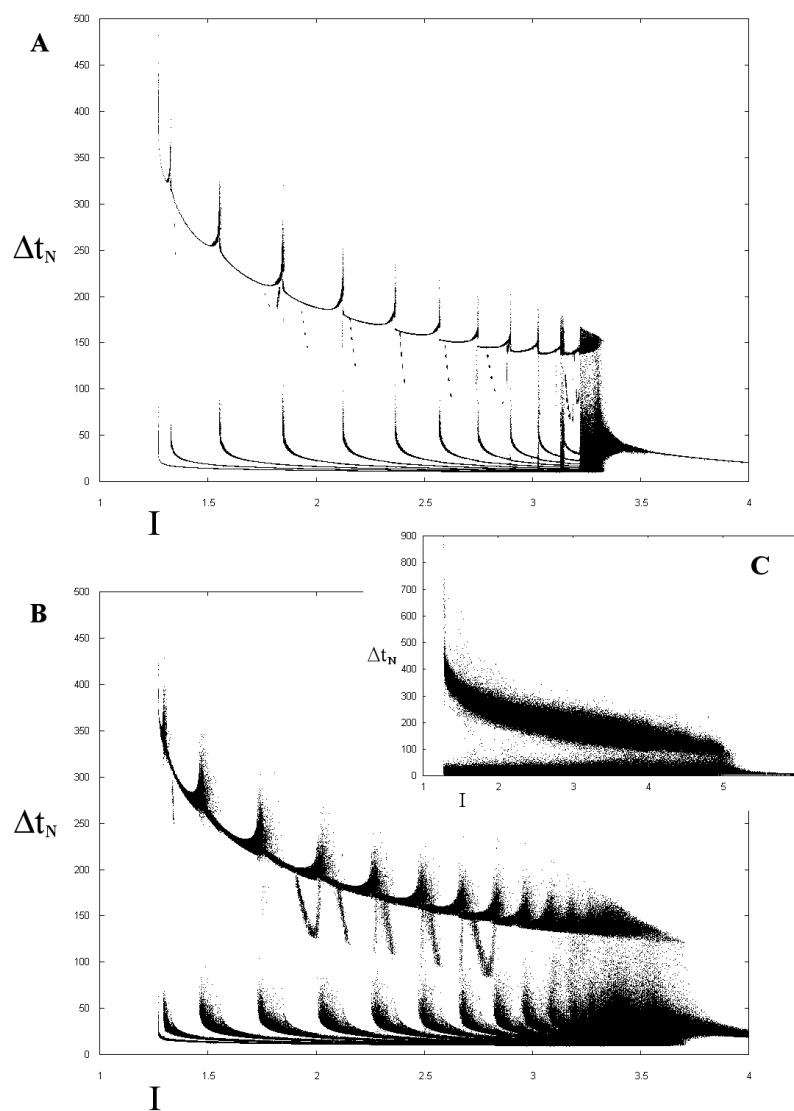


Fig. 4.6: Diagramas da corrente I versus o intervalo entre pulsos de todas as unidades da rede, Δt_N , onde $N = 300$ e (A) $\epsilon = 0,001$, (B) $\epsilon = 0,01$ e (C) $\epsilon = 0,1$. Para $\epsilon = 0,001$ e $\epsilon = 0,01$, a rede guarda certa proximidade com o neurônio HR individual — conferir Figura 2.15. O comportamento para $\epsilon > 0,1$ é semelhante ao mostrado para $\epsilon = 0,1$.

máximo $I_{H_{max}}$ está bem definido porque a transição do regime de trens de pulsos para pulsos contínuos é bem definida (comportamento próximo ao mostrado na Figura 4.6B, onde os estados de quiescência desaparecem abruptamente).

Para $\epsilon \gtrsim \epsilon_{H_{max}}$, se a corrente *aumenta*: (i) em $I \lesssim I_{H_{max}}$, o sistema encontra-se no regime de trens de pulsos com IET, e cresce a quantidade de defeitos topológicos até o limite $I \sim I_{H_{max}}$; (ii) em $I \sim I_{H_{max}}$, inicia o regime de pulsos contínuos com IET; (iii) em $I = I_{TD}$, inicia o regime de sincronização completa de pulsos contínuos. Se a quantidade de defeitos topológicos aumenta — veja as Figuras 4.4D, 4.4F e 4.4H — até o limite onde não existem mais os estados de quiescência ($I \sim I_{H_{max}}$), então o número de configurações presentes no sinal $A(x, t)$ aumenta também. Logo, $H(I)$ responde a esta “desordem” com um acréscimo no seu valor. Isso explica também porque a entropia $H(\epsilon)$ na Figura 4.3 se apresenta em diferentes “níveis”: cada valor de corrente está associado com uma quantidade diferente de configurações do sinal $A(x, t)$. Quando o sistema entra no regime de pulsos contínuos com IET — Figura 4.4J ou 4.4K —, a entropia alcança o máximo em $I_{H_{max}}$. E quando $H(I) \rightarrow 0$, o sistema entra no regime de sincronização completa de pulsos contínuos. Esse caminho pode ser visto na curva de linha tracejada da Figura 4.5, respectiva a $\epsilon = 0,25$. O máximo $I_{H_{max}}$ não está bem definido porque a transição do regime de trens de pulsos para pulsos contínuos não é bem definida durante a intermitência espaço-temporal (comportamento próximo ao mostrado na Figura 4.6C, onde os estados de quiescência desaparecem gradualmente).

Diagrama de fases I versus ϵ

O diagrama de fases obtido pelo método AESC está mostrado na Figura 4.7. Todos os regimes discutidos nesta seção estão indicados e podemos dividi-los em duas grandes regiões: **A** e **A'**, onde os neurônios geram trens de pulsos, e **B**, **B'** e **B''**, onde geram pulsos contínuos. A linha pontilhada que separa as regiões **A** e **A'** ou **B** e **B'** foi determinada por $\epsilon_{H_{max}}$; a linha tracejada que separa as regiões **A** e **B** ou **A'** e **B'**, por $I_{H_{max}}$, e a linha cheia, por I_{TD} . Em **A**, os trens de pulsos estão aproximadamente em fase para $\epsilon, I \rightarrow 0$ e não sincronizados para $\epsilon \rightarrow \epsilon_{H_{max}}$ ou $I \rightarrow I_{H_{max}}$; em **A'**, os trens de pulsos apresentam IET, e os defeitos topológicos aumentam até o limite $I \sim I_{H_{max}}$; em **B**, os pulsos contínuos estão aproximadamente em fase para $\epsilon \rightarrow 0$ e tendem a ficar não sincronizados na medida que $\epsilon \rightarrow \epsilon_{H_{max}}$; em **B'**,

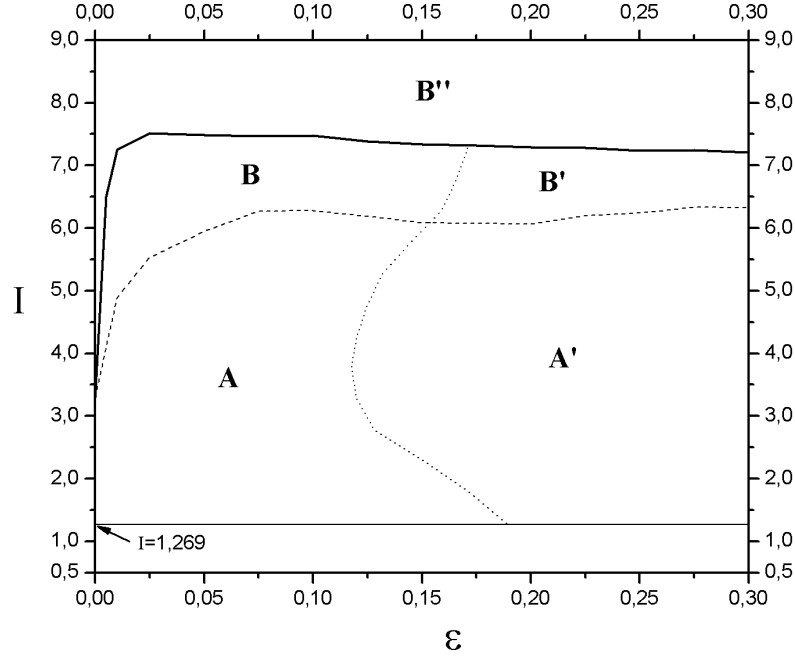


Fig. 4.7: Diagrama de fases obtido pelo método AESC ($N = 100$), com as regiões determinadas pela entropia $H(A)$: (**A**) trens de pulsos; (**A'**) trens de pulsos com IET; (**B**) pulsos contínuos; (**B'**) pulsos contínuos com IET; (**B''**) pulsos contínuos completamente sincronizados. Em $I \leq 1,269$ não há geração de pulsos.

os pulsos contínuos apresentam IET e em **B''** ocorre a sincronização completa de pulsos contínuos. No regime IET, regiões **A'** e **B'**, os domínios laminares aumentam para $\epsilon \rightarrow \infty$. O início dos regimes de defeitos de fase na região **A** — Figura 4.4C —, ou de defeitos topológicos na região **A'** — Figura 4.4F —, não foi detectado pela entropia $H(A)$. É interessante notar que as regiões de pulsos contínuos, **B**, **B'** e **B''**, apresentam exatamente as mesmas transições que o modelo HR de duas variáveis, equações (2.1), quando acoplado difusivamente em uma linha. Isso é esperado, visto que no intervalo $I_{H_{max}} < I < I_{TD}$ os estados de quiescência dos neurônios desaparecem e os modelos HR-1D de duas e três variáveis se equivalem. Além disso, os resultados apresentados no diagrama de fases são independentes de condições iniciais, com exceção da região $\epsilon, I \rightarrow 0$ em **A** e do limite $\epsilon \rightarrow 0$ em **B**, que se apresentam em fase devido às condições iniciais próximas consideradas.

Em relação à velocidade das transições, cujo indicativo é o comportamento da entropia

em torno do ponto de transição, podemos resumir o seguinte: (i) ocorrem transições graduais em torno de $\epsilon_{H_{max}}$ e $I_{H_{max}}$ (entre **A'** e **B'**), onde $H \rightarrow \text{constante}$ — platôs das curvas $H(\epsilon)$ da Figura 4.3, quando $dH/d\epsilon \sim 0$, e da curva $H(I)$ na Figura 4.5, para $\epsilon = 0,25$, quando $dH/dI \sim 0$; (ii) ocorre uma transição menos gradual em $I_{H_{max}}$ (entre **A** e **B**), onde $dH/dI < 0$ para $I_{H_{max}} < I < I_{TD}$ — máximo da curva $H(I)$ na Figura 4.5, para $\epsilon = 0,05$; (iii) ocorre uma transição abrupta, característica de uma transição de fase de primeira ordem, em $I = I_{TD}$, onde $H \rightarrow 0$ — não existe dH/dI no ponto de transição. Para $\epsilon \lesssim \epsilon_{H_{max}}$, a transição em $I = I_{TD}$ é abrupta, mas parece ser contínua — Figura 4.5, curva $\epsilon = 0,05$ —, enquanto para $\epsilon \gtrsim \epsilon_{H_{max}}$ a transição é claramente descontínua — Figura 4.5, curva $\epsilon = 0,25$.

4.3.1 Entropias H e K

A relação entre a entropia de Kolmogorov-Sinai K e os expoentes de Lyapunov λ_i é dada por $0 < K \leq \sum_{\lambda_i > 0} \lambda_i$ [54]. A entropia K é uma medida de desordem, do mesmo modo que a entropia H , porém, obtida de forma diferente. Sendo grande o custo computacional do cálculo de expoentes de Lyapunov, a análise por este parâmetro fica reduzida a redes pequenas. Assim, considerando $N = 2, 3, 5$ e 10 e corrente $I = 3,28$, mostramos na Figura 4.8A a entropia K em função do acoplamento ϵ para o sistema unidimensional (4.1). Para $N = 2$ (linha cheia), temos o sistema de dois neurônios HR estudado no Capítulo 3, Seção 3.3. Como λ_1 é o único expoente de Lyapunov positivo nesse sistema (λ_2 é positivo apenas em $\epsilon \sim 0$) — veja a Figura 3.3 —, a entropia K acompanha os máximos de λ_1 , indicando tanto as regiões de sincronização caótica ($K > 0$) quanto periódica ($K = 0$). Acima de $\epsilon \sim 0,5$, K é constante e positiva: este é o regime caótico de sincronização completa. Para os outros valores de N , os regimes periódicos aparecem somente acima de $\epsilon \sim 0,5$, com exceção de $N = 3$, que não apresenta regimes periódicos no intervalo mostrado. Para $N = 10$, as oscilações de K em $\epsilon \gtrsim 0,65$ indicam uma alternância entre regimes caóticos e periódicos. Os máximos de entropia ocorrem aproximadamente em $\epsilon \sim 0,2$, e mostram a transição entre um regime não sincronizado e o regime parcialmente sincronizado da IET — contudo, não se pode dizer exatamente em que valor de N inicia a intermitência espaço-temporal. Esse comportamento é análogo ao observado pelas curvas de entropia $H(\epsilon)$ da

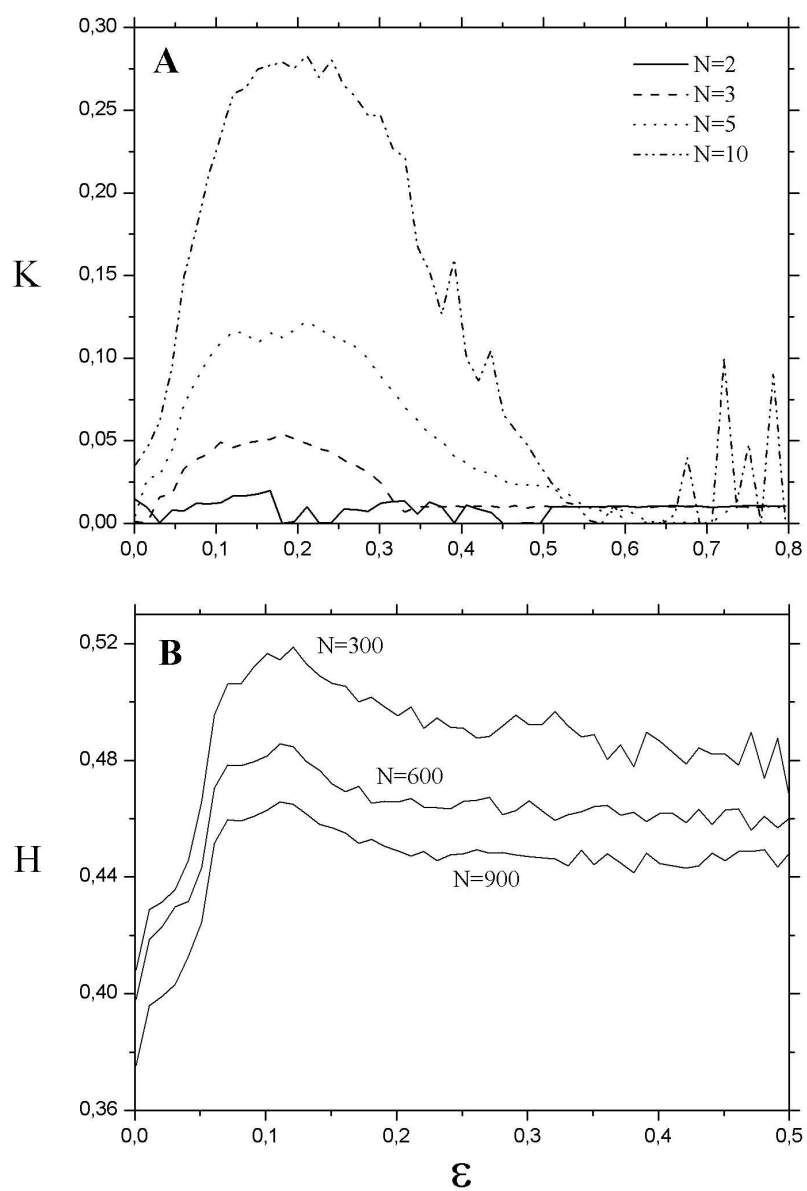


Fig. 4.8: (A) Entropia de Kolmogorov-Sinai K em função do acoplamento para redes $N = 2, 3, 5$ e 10 . (B) Entropia H em função do acoplamento para $N = 300, 600$ e 900 . Ambas obtidas para corrente $I = 3, 28$.

Figura 4.3, exceto que a entropia K parece ser mais sensível como indicador da desordem.

Em relação à entropia H e o tamanho da rede, apresentamos na Figura 4.8B as curvas $H(\epsilon)$ para $N = 300, 600$ e 900 . Como esperado, estas curvas seguem o mesmo comportamento mostrado na Figura 4.3 (usamos um passo maior em ϵ), e o decréscimo da entropia com o aumento de N deve-se ao fator normalizante $1/\log N$ da equação (A.7). Comparando os resultados das entropias H e K , vemos que os máximos ocorrem aproximadamente nos mesmos valores de acoplamento.

Capítulo 5

Acoplamento Bidimensional HR-2D

Neste capítulo vamos caracterizar as estruturas coerentes do modelo HR bidimensional como memórias de curto alcance. Para isso, verificaremos duas propriedades principais destas estruturas: quasi-periodicidade e robustez.

5.1 Modelo

O modelo HR bidimensional (HR-2D) com acoplamento elétrico entre primeiros vizinhos é definido a partir da equação (2.2) como uma rede quadrada formada por $N = L \times L$ neurônios, sendo cada neurônio descrito pelas três equações diferenciais ordinárias

$$\begin{aligned}\frac{dx_{ij}}{dt} &= y_{ij} - ax_{ij}^3 + bx_{ij}^2 - z_{ij} + I \\ &\quad - \epsilon (4x_{ij} - x_{i+1,j} - x_{i-1,j} - x_{i,j+1} - x_{i,j-1}), \\ \frac{dy_{ij}}{dt} &= c - dx_{ij}^2 - y_{ij}, \\ \frac{dz_{ij}}{dt} &= -rz_{ij} + rS(x_{ij} - x_0),\end{aligned}\tag{5.1}$$

onde $i, j = 1, \dots, L$, ϵ denota a intensidade de acoplamento entre os primeiros vizinhos, $I = 3,28$ é uma corrente externa uniforme e os demais parâmetros estão definidos na Tabela 2.1. Para este valor de corrente, o neurônio HR é caótico. No capítulo anterior estudamos a rede HR-1D e a intermitência espaço-temporal (IET), fenômeno de sincronização parcial típico em sistemas unidimensionais acoplados difusivamente. Na rede HR-2D, a sincronização parcial dá origem às *estruturas coerentes*, estruturas de larga escala observadas inicialmente em fluxos turbulentos [77], porém, assim como a IET, presentes nos mais variados sistemas

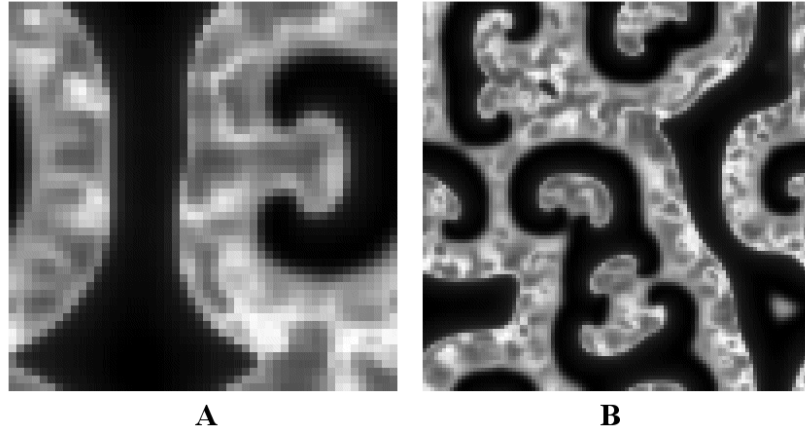


Fig. 5.1: Estruturas coerentes do modelo HR-2D (5.1), para um mesmo valor de acoplamento $\epsilon = 0,5$, em redes (A) 50×50 e (B) 100×100 .

físicos, químicos e biológicos [78, 79]. Como muitos exemplos indicam, a questão-chave da universalidade dessas estruturas é a existência de duas ou mais escalas de tempo e/ou espaço na atividade do meio [27]. No sistema HR-2D, esta propriedade refere-se às duas escalas de tempo distintas em que o sistema oscila, uma rápida, gerada pelo subsistema (x, y) , e outra lenta, gerada por (x, z) — em outras palavras, refere-se à bi-estabilidade entre um comportamento oscilatório e um estacionário.

As estruturas coerentes aparecem como padrões espaço-temporais regulares imersos em um meio difusivo discreto, formado pela variável x_{ij} distribuída em um quadrado de lado L ,

$$\begin{array}{cccc}
 x_{11} & x_{12} & \cdots & x_{1L} \\
 x_{21} & x_{22} & \cdots & x_{2L} \\
 \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\
 x_{L1} & x_{L2} & \cdots & x_{LL}
 \end{array} \tag{5.2}$$

num dado instante de tempo t . Adicionalmente, impomos condições de contorno periódicas, de modo que, topologicamente, o sistema constitua um toróide. Para ilustrar esse tipo de estrutura, mostramos na Figura 5.1 duas “fotografias” da dinâmica de x_{ij} , de uma rede 50×50 e uma rede 100×100 , para um mesmo valor de acoplamento $\epsilon = 0,5$. As partes claras correspondem aos estados de disparo dos neurônios, enquanto as partes em

preto, aos estados de quiescência¹. Na Figura 5.1A está a típica formação de estrutura do modelo HR-2D, duas espirais incompletas “presas”, resultando numa peculiar forma em “C”. Daqui para frente vamos chamar esta estrutura de *espiral incompleta*, simplesmente. Numa rede maior esta estrutura também se repete, embora apareça superposta com outras formações semelhantes: na Figura 5.1B estão seis estruturas tipo espiral incompleta. Uma particularidade que se deve observar, para que o sistema evolua para estas estruturas, é o aumento gradativo no acoplamento partindo-se de condições iniciais aleatórias. Isto é feito para provocar o aparecimento de “clusters” de neurônios com fases localmente coerentes. Com a evolução do sistema, eles vão aumentando e começa a haver uma competição entre os clusters de disparo e os de quiescência, o que dá origem às estruturas coerentes. Se isto não for feito, o sistema evolui para um regime de sincronização de trem de pulsos em fase, conforme veremos a seguir.

O sistema HR-2D foi originalmente estudado por Huerta *et al.* [26], que delimitaram as regiões de sincronização — seção seguinte — e mostraram a geração das estruturas coerentes. Nosso trabalho vai além, caracterizando-as como memórias de curto alcance dentro do contexto de uma rede neuronal. Uma de nossas motivações é a presença de padrões em espiral no cortex de animais e seres humanos [80]. E assim como no modelo HR-1D nós caracterizamos a transição para o regime IET através da entropia $H(A)$ (Apêndice A), no modelo HR-2D nós caracterizaremos a evolução das estruturas coerentes pelo *overlap*, quantidade típica utilizada em sistemas que implementam memória associativa em redes neuronais [20].

5.2 Sincronização

Encontram-se três regimes principais de sincronização no modelo HR-2D: completa, parcial e sincronização de trens de pulsos em fase, conforme mostra a Figura 5.2 [26], onde foi considerada uma rede de 100×100 elementos. Como vimos na Seção 2.4.1, quando não há

¹ Compare com o regime de intermitência do modelo HR-1D, Figura 4.1, que ocorre nos trens de pulsos e, portanto, as partes pretas correspondem aos intervalos entre disparos dos neurônios.

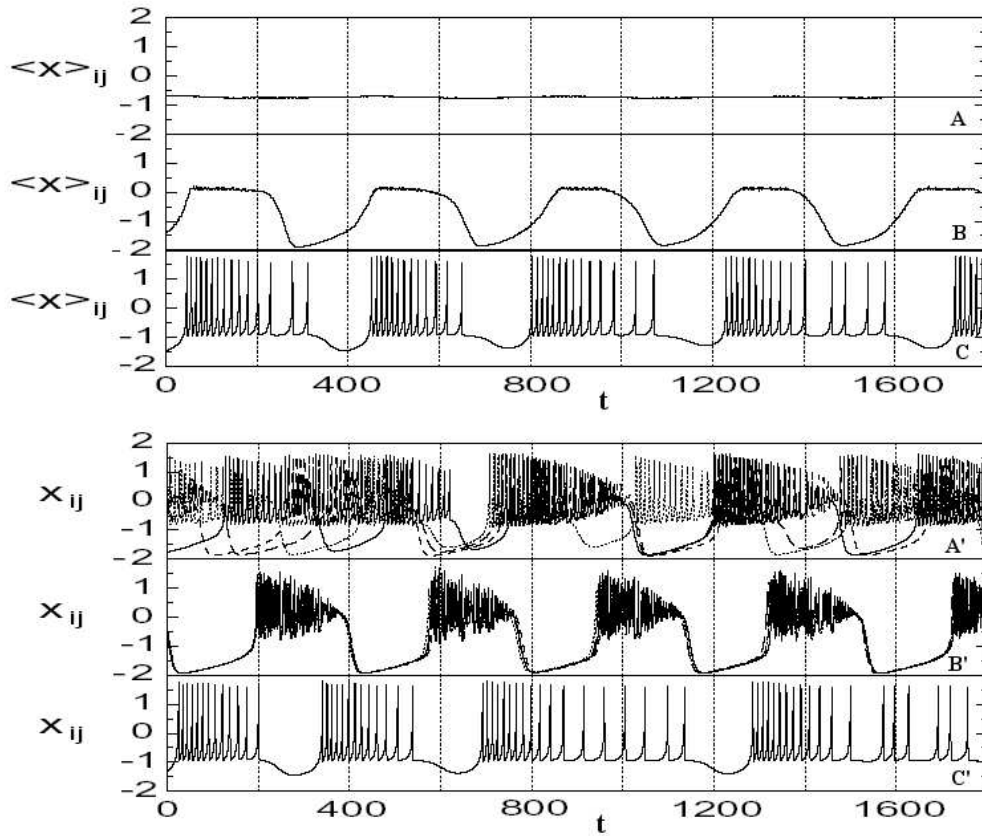


Fig. 5.2: Regimes de sincronização no modelo HR-2D ($N = 100 \times 100$). Em A, B e C está a atividade média para os casos de não-sincronização, sincronização de trens de pulsos em fase e sincronização completa, respectivamente. Em A', B' e C' estão as séries temporais do potencial de membrana para quatro unidades escolhidas arbitrariamente na rede, também para os casos de não-sincronização, sincronização de trens de pulsos em fase e sincronização completa, respectivamente. A sincronização parcial, onde ocorre o surgimento de estruturas coerentes, corresponde às séries temporais em regime de sincronização de trens de pulsos para unidades próximas e não-sincronização para unidades distantes, enquanto a atividade média apresenta uma amplitude $\sigma^2(\epsilon \lesssim 1,6) \sim 0,2$. Os valores de acoplamento utilizados são: (A e A') $\epsilon = 0,04$ (fraco); (B e B') $\epsilon = 0,4$ (médio); (C e C') $\epsilon = 230,0$ (forte) [26].

sincronização, a atividade média,

$$\langle x(t) \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^L x_{ij}(t), \quad (5.3)$$

permanece próxima de um valor constante — Figura 5.2A. Na Figura 5.2A' mostram-se as séries temporais de quatro neurônios não sincronizados escolhidos aleatoriamente na rede. Tanto em 5.2A como em 5.2A' utilizou-se $\epsilon = 0,04$ (acoplamento fraco).

Sincronização de trens de pulsos em fase

A Figura 5.2B mostra um típico caso de sincronização de trens de pulsos em fase, onde a atividade média é periódica e aproximadamente constante nos topos — significando que não existe sincronização dos pulsos nos trens. As séries temporais de quatro neurônios apresentando esse tipo de sincronização estão em 5.2B'. Utilizou-se $\epsilon = 0,4$ (acoplamento médio) em 5.2B e 5.2B'. Assim, neste regime, ao observarmos a rede em um certo instante, veríamos todas as unidades disparando ou todas em estado quiescente. Isto também pode ser visto na Figura 5.3. Em primeiro lugar, pelas projeções das órbitas do atrator no plano (x, z) , de um neurônio isolado, e da atividade média (5.3), Figura 5.3A, está claro que o efeito do acoplamento é aumentar a excursão na variável z , ao invés de impor uma forte sincronização entre os neurônios, somente. No regime de sincronização de trens de pulsos em fase, os valores das variáveis x e z estão próximas no atrator caótico, conforme 5.3B, onde os pontos (x_{ij}, z_{ij}) de sítios escolhidos aleatoriamente são mostrados em quatro instantes distintos (diferentes símbolos indicam instantes distintos). Ou seja, os neurônios sempre disparam ou entram em estado de quiescência juntos.

Sincronização completa

Na Figura 5.2C mostra-se um exemplo de sincronização completa, onde $x_{11}(t) = \dots = x_{LL}(t)$, e o comportamento de um único elemento é idêntico à atividade média de toda a rede. Em 5.2C' estão as séries temporais de quatro elementos completamente sincronizados. Utilizou-se $\epsilon = 230$ (acoplamento forte) nas Figuras 5.2C e 5.2C'.

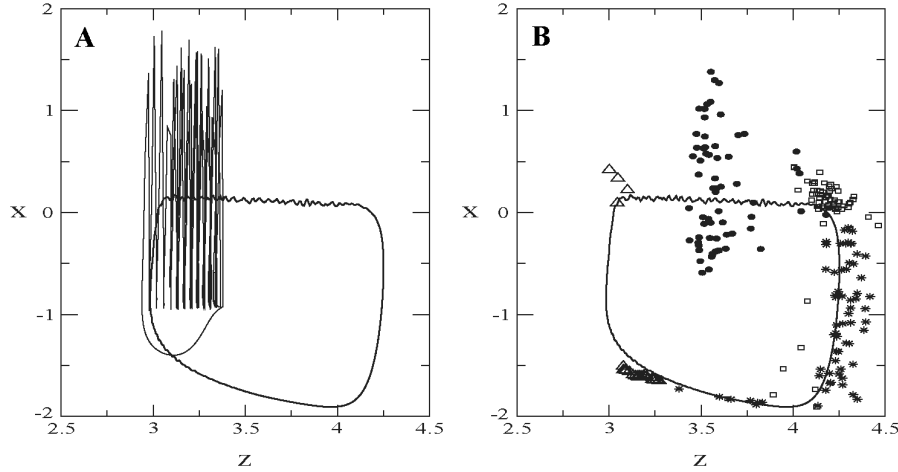


Fig. 5.3: (A) *Projeção do atrator (x, z) de um neurônio isolado ($3, 0 \lesssim z \lesssim 3, 4$) e da atividade média ($3, 0 \lesssim z \lesssim 4, 2$).* (B) *Quatro instantâneos da rede no regime de sincronização de trens de pulsos em fase. Os símbolos indicam valores (x_{ij}, z_{ij}) escolhidos aleatoriamente; diferentes símbolos indicam instantes diferentes.*

Sincronização parcial

O caso de sincronização parcial é o mais importante para nosso estudo, pois é nesse regime que aparecem as estruturas coerentes. Para uma rede 100×100 , a atividade média da sincronização parcial apresenta uma amplitude $\sigma^2(\epsilon \lesssim 1, 6) \sim 0, 2$, definida pela equação (2.11), e as séries temporais das unidades próximas estão em sincronização de trens de pulsos, enquanto para unidades distantes, elas não estão sincronizadas. Isto se vê claramente nas estruturas da Figura 5.1. As partes claras (escuras) são unidades que estão em regime de sincronização de trens de pulsos com uma diferença de fase no intervalo $[0; \pi]$ ($[\pi; 2\pi]$). Comparando as séries temporais destas duas partes, concluímos que elas não estão sincronizadas. Assim, o regime de sincronização parcial corresponde à Figura 5.3B onde os neurônios, em tempos distintos, distribuem-se sobre *toda* a extensão da atividade média. Além disso, a sincronização parcial ocorre apenas em uma região de bi-estabilidade, juntamente com a sincronização de trens de pulsos em fase, como mostra o diagrama de fases ϵ versus N da

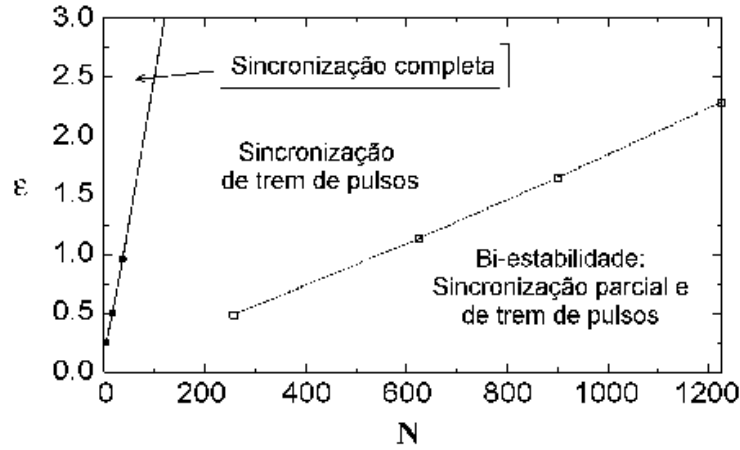


Fig. 5.4: Diagrama de fases do modelo HR-2D, com os três regimes de sincronização encontrados. A sincronização parcial, regime das estruturas coerentes, ocorre apenas na região de bi-estabilidade [26].

Figura 5.4 [26]. Nessa região, o atrator é selecionado pelas condições iniciais², e a amplitude $\sigma^2(\epsilon)$ fornece um meio de distinguir entre estes regimes, visto que $\sigma_{parcial}^2 \ll \sigma_{trem\ de\ pulsos}^2$.

ESPAÇO BRANCO

5.3 Periodicidade das estruturas coerentes

Vamos supor que temos duas estruturas coerentes como especificado em (5.2): $\{x_{ij}^A(t)\} = \{x_{11}^A(t), x_{12}^A(t), \dots, x_{LL}^A(t)\}$ e $\{x_{ij}^B(t)\} = \{x_{11}^B(t), x_{12}^B(t), \dots, x_{LL}^B(t)\}$, cada uma com $N = L \times L$ elementos, portanto. Por hipótese, consideramos inicialmente que as quantidades x_{ij} possam assumir apenas os valores binários 0 ou 1, ou seja, fazemos a troca de variáveis $x_{ij}^A \rightarrow X_{ij}^A \in \{0, 1\}$ e $x_{ij}^B \rightarrow X_{ij}^B \in \{0, 1\}$. O objetivo, com isso, é possibilitar o uso de uma redefinição do *overlap* do modelo de Hopfield [16], agora escrito para dar suporte à padrões

² Ou seja, mesmo utilizando o procedimento de aumento gradativo do acoplamento, como falamos antes, o sistema pode não convergir para uma estrutura coerente, mas para um regime de sincronização de trens de pulsos em fase.

correlacionados [21]:

$$m^{AB}(t) = \frac{1}{Na(1-a)} \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^L (X_{ij}^A(t_o) - a) (X_{ij}^B(t) - a), \quad (5.4)$$

onde $\{X_{ij}^A(t_o)\}$ é o padrão binário fixo num instante de tempo $t = t_o$ e $\{X_{ij}^B(t)\}$ é o que evolui com a dinâmica do sistema. A atividade a é definida como o valor médio de $\{X_{ij}^A(t_o)\}$,

$$a = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^L X_{ij}^A(t_o). \quad (5.5)$$

Pela definição de overlap, portanto, temos um modo de comparar a proximidade entre os dois estados da rede, $\{X_{ij}^A(t_o)\}$ e $\{X_{ij}^B(t)\}$: $m^{AB} = 1 \Rightarrow X_{ij}^A = X_{ij}^B$, e os padrões são iguais; $m^{AB} \sim 0 \Rightarrow \sim 50\%$ dos sítios estão trocados e $m^{AB} = -1 \Rightarrow X_{ij}^A = -X_{ij}^B$, que é o estado onde um padrão é a imagem negativa do outro, o chamado estado reverso. Logo, se definirmos um critério para realizar a troca de variáveis $x_{ij} \rightarrow X_{ij} \in \{0, 1\}$, então os padrões binários $\{X_{ij}^A(t_o)\}$ e $\{X_{ij}^B(t)\}$, através do overlap (5.4), poderão ser utilizados para caracterizar a proximidade dos padrões contínuos $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ e $\{x_{ij}^B(t)\}$, ou seja, das estruturas coerentes desse sistema.

Critério de digitalização

Propomos uma forma de “digitalização” de $\{x_{ij}(t)\}$, de modo que os intervalos de disparo dos neurônios correspondam ao estado 1 e os intervalos de quiescência ao estado 0. Observando as séries temporais das variáveis x_{ij} , y_{ij} e z_{ij} na Figura 5.5, é possível concluir que a variável lenta z_{ij} determina exatamente onde iniciam os trens de pulsos e os intervalos de quiescência dos neurônios, bastando para isso examinar sua derivada: $dz_{ij}/dt > 0$ corresponde ao estado de disparo (1), enquanto $dz_{ij}/dt < 0$ ao estado de quiescência (0)^[3]. Assim, a partir desta verificação, temos uma forma de expressar x_{ij} como a variável binária $X_{ij} \in \{0, 1\}$, resguardando também o sentido biológico de troca de informação, e podemos medir a proximidade dos padrões que resultam da dinâmica (5.1) através de $m^{AB}(t)$. A Figura 5.6 mostra um exemplo do procedimento de digitalização numa estrutura coerente 100×100 .

³ Esta propriedade havíamos constatado quando estudamos o neurônio HR isolado — Figura 2.6.

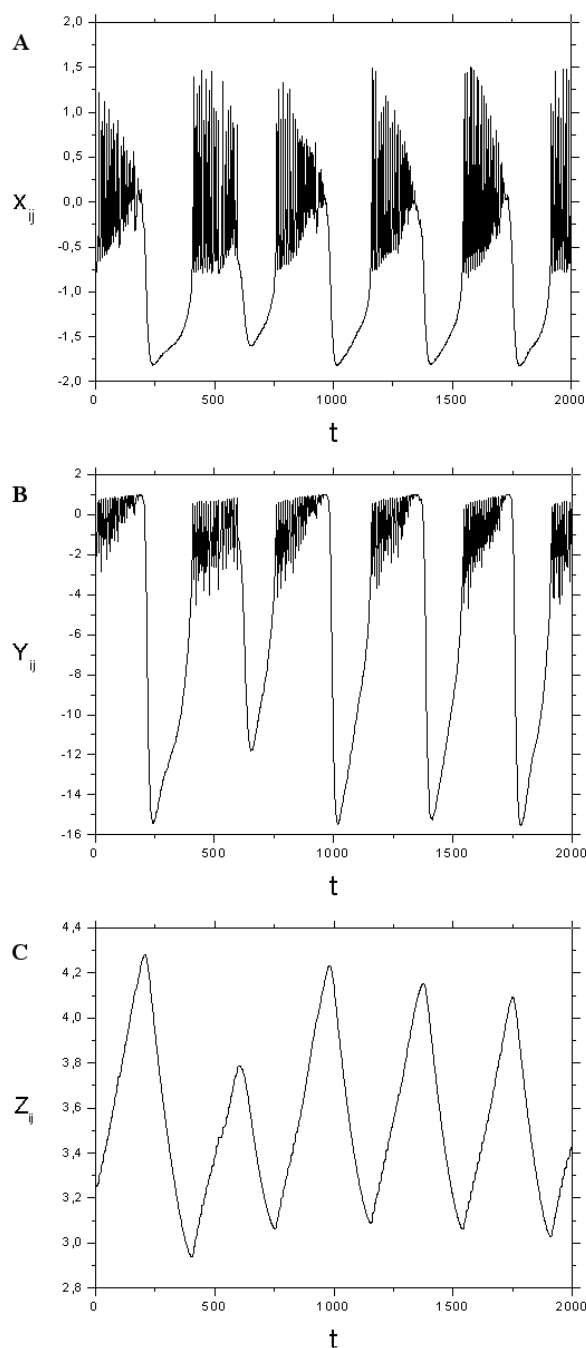


Fig. 5.5: Séries temporais das variáveis (A) x_{ij} , (B) y_{ij} e (C) z_{ij} no modelo HR-2D (5.1). O critério de digitalização de $x_{ij}(t)$ é obtido através da derivada da variável lenta z_{ij} : $dz_{ij}/dt > 0$ corresponde ao estado de disparo (1), enquanto $dz_{ij}/dt < 0$ ao estado de quiescência (0).

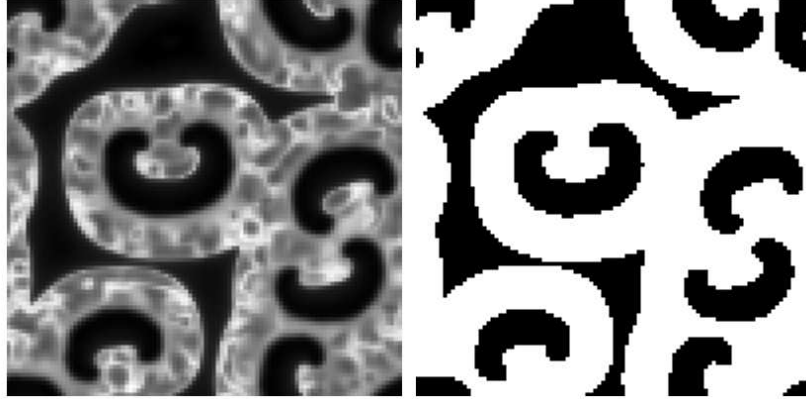


Fig. 5.6: Demonstração do procedimento de digitalização numa estrutura 100×100 .

Periodicidade

Estabelecido o critério de digitalização dos padrões $\{x_{ij}(t)\}$, vamos passar agora ao estudo de sua periodicidade. A idéia é partir de uma condição inicial aleatória na região de bi-estabilidade e aumentar gradativamente o valor de ϵ até alcançarmos o regime de sincronização parcial — detectado pela amplitude da atividade média, $\sigma^2(\epsilon)$ —, quando se dá a ocorrência das estruturas coerentes. Deixando fora o tempo de transiente, fixamos uma dessas estruturas em $t = t_o$, o padrão $\{x_{ij}^A(t_o)\}$, e deixamos a dinâmica (5.1) evoluir para um valor qualquer de t — para nossos propósitos, normalmente teremos $t \gg t_o$. A cada instante $t_o + n\Delta t$, $n = 1, 2, \dots$, onde Δt é o passo em t , a estrutura que emerge de (5.1), o padrão $\{x_{ij}^B(t)\}$, é comparada com $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ através do overlap $m^{AB}(t)$. Se o padrão $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ for periódico no tempo, teremos, necessariamente, $m^{AB}(t = \alpha T) = 1$, $\alpha = 0, 1, \dots$, onde T é o período de oscilação de $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ [4]. A partir deste procedimento é possível concluir que as estruturas coerentes tem um comportamento de *quasi-periodicidade*, ou seja, elas são aproximadamente idênticas entre períodos adjacentes, mas não necessariamente similares quando comparados períodos distantes no tempo [44]. Em certos casos, contudo, e dependendo do número de períodos considerados, algumas correlações ainda são mantidas entre $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ e $\{x_{ij}^B(t)\}$, mas estas correlações, bem como a forma característica de espiral incompleta das estruturas coerentes, tendem a desaparecer no limite $T \rightarrow \infty$.

⁴ Em média, o período de oscilação das estruturas coerentes em uma rede de qualquer tamanho, e com os mesmos parâmetros de integração, é o mesmo.

Na Figura 5.7A mostramos um gráfico do overlap m^{AB} versus o período T de oscilações para a estrutura mostrada em $T = 0$, que corresponde ao padrão $\{x_{ij}^A(t_o)\}$, numa rede 50×50 e com $\epsilon = 0,5$. Em $t = t_o$, $x_{ij}^A = x_{ij}^B$, e teremos $m^{AB}(T = 0) = 1$. Após $1/2$ período de oscilação a dinâmica retorna a imagem negativa de $\{x_{ij}^A(t_o)\}$, e $m^{AB}(T = 1/2) \approx -1$, e após uma oscilação completa, $m^{AB}(T = 1) \approx 1$. O valor correto de overlap obtido para este exemplo, em $T = 1$, foi $m^{AB}(T = 1) = 0,974$, de onde se conclui que $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ não é periódica já no primeiro período de oscilação do sistema. Como este valor de overlap é muito próximo de 1, é difícil perceber isso por simples inspeção visual do padrão, como se nota pelas imagens em $T = 0$ e $T = 1$, que parecem idênticas. Para tempos mais longos, no entanto, nota-se claramente uma diminuição gradativa nos máximos do overlap (ou aumento nos mínimos), revelando que a perda na similaridade de $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ está aumentando. Para melhor analisar este fato, vamos verificar a evolução desse padrão por longos períodos de tempo. Como a proximidade entre $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ e $\{x_{ij}^B(t)\}$ é mantida sempre que $m^{AB}(T) \rightarrow 1$, e isto ocorre quando a curva m^{AB} versus T alcança um máximo, então torna-se mais prático utilizarmos como medida de similaridade o overlap máximo $m_{\max}^{AB}(t)$ entre $\{X_{ij}^A(t_o)\}$ e $\{X_{ij}^B(t)\}$, que é simplesmente um gráfico dos máximos da curva $m^{AB}(T)$:

$$m_{\max}^{AB}(T) = \max m^{AB}(T). \quad (5.6)$$

Desse modo, ao analisar quanto o overlap $m_{\max}^{AB}(T)$ diminui de 1 a partir de $T = 0$, estaremos, de fato, analisando o quanto a estrutura $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ está se modificando com o passar do tempo. Além disso, cada ponto da curva $m_{\max}^{AB}(T)$ nos dá a informação de que o padrão $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ realizou uma oscilação completa.

Para verificar os resultados com o uso do overlap máximo, na Figura 5.7B mostramos a evolução da estrutura $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ até ~ 1530 períodos (curva superior, cheia). Está claro que $m_{\max}^{AB}(T)$ decresce significativamente até $T = 250$, embora a dinâmica não tenha perdido a correlação com $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ neste ponto: o padrão $\{x_{ij}^B(t)\}$ permanece aproximadamente o mesmo, exceto que começa a haver um tipo de junção na sua parte superior. A resposta da dinâmica a este evento foi uma “rotação” do padrão, como mostrado pela imagem em $T = 365$. A partir desse ponto, a estrutura permanece praticamente inalterada por 1150 períodos, até $T = 1515$ ou mais. Não é necessário observarmos a evolução de $\{X_{ij}^B(t)\}$ acima

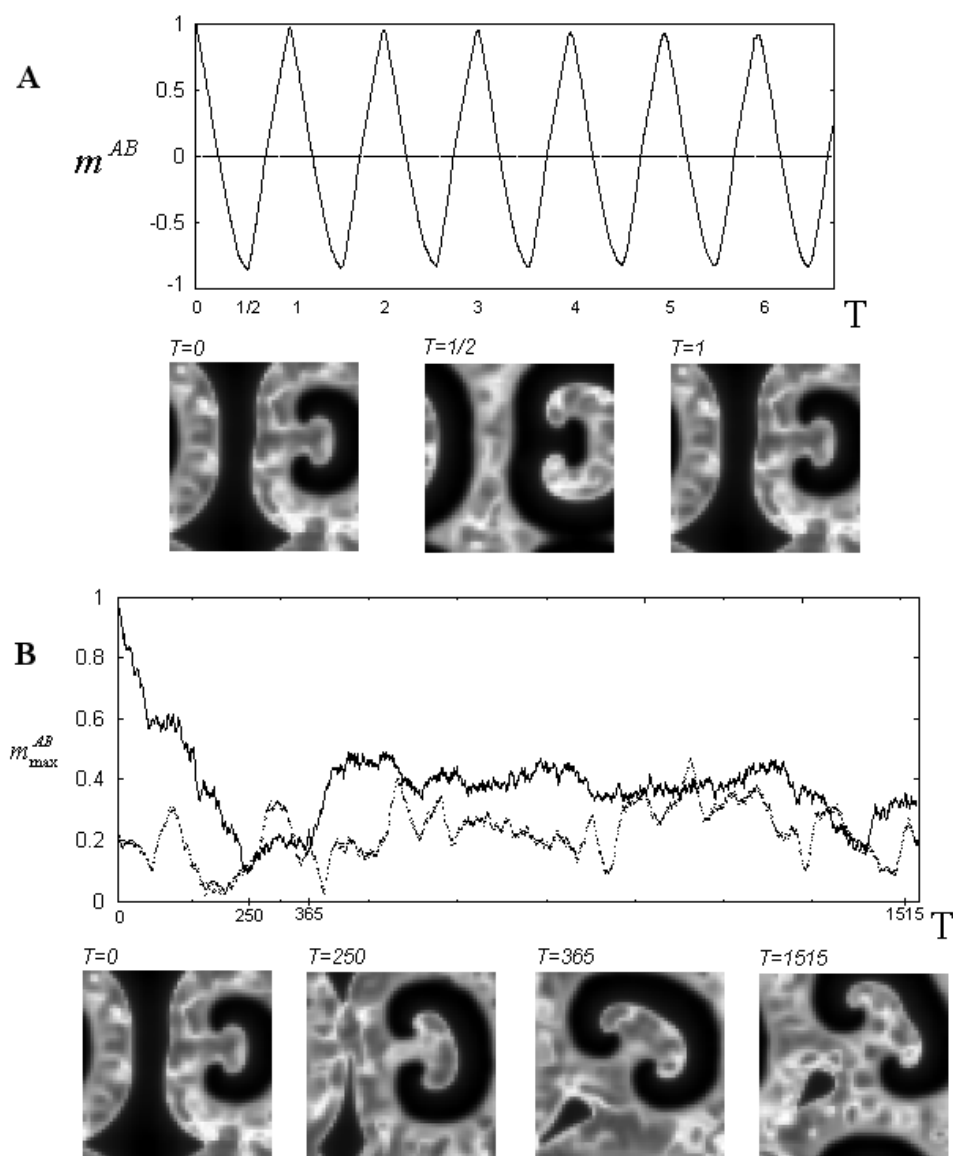


Fig. 5.7: (A) *Overlap $m^{AB}(T)$ da estrutura coerente mostrada em $T = 0$ até seis períodos de oscilação. Após 1 período completo, $m^{AB}(T = 1) = 0,974$, indicando que houve perda na sua similaridade. A diminuição gradativa nos máximos de $m^{AB}(T)$ confirma isso.* (B) *Overlap máximo $m_{max}^{AB}(T)$ da estrutura indicada em $T = 0$ até 1530 períodos (curva cheia), mostrando que ela está se modificando com o passar do tempo, embora ainda mantenha uma certa correlação. Um efeito de rotação se visualiza em $T = 365$. A curva pontilhada é o overlap máximo entre dois padrões completamente decorrelacionados.*

desse valor, pois já mostramos, com isso, que a estrutura $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ perde sua similaridade com o tempo.

A curva pontilhada da Figura 5.7B mostra o overlap máximo entre a estrutura formada em $T = 0$ e uma outra, completamente decorrelacionada. Comparando esta curva com a curva cheia e as imagens da evolução do padrão em $T = 0$, conclui-se que, embora o overlap no intervalo $0 \lesssim m_{\max}^{AB}(t) \lesssim 0,5$ seja uma medida de decorrelação, ele não é quantitativamente preciso nesta região para caracterizar a semelhança de padrões. Por outro lado, padrões formados numa rede 50×50 e com $\epsilon = 0,5$ podem sofrer efeitos do tamanho finito do sistema, pois os comprimentos de correlação típicos das estruturas são da ordem do tamanho do próprio sistema, como é o caso da estrutura $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ analisada neste exemplo. Isto faz com que ela possua propriedades particulares de evolução que se distinguem das propriedades das estruturas de uma rede maior, como numa rede 100×100 para o mesmo valor de acoplamento, conforme indica a Figura 5.8. Nesta figura mostra-se a evolução da estrutura coerente definida em 5.8A. Observe que ela é formada por seis subestruturas em espiral incompleta, superpostas. A subestrutura aproximadamente quadrada na parte superior central é o resultado da superposição das estruturas em espiral incompleta. As imagens em 5.8B, 5.8C e 5.8D foram tomadas, respectivamente, após 180, 300 e 990 períodos de oscilação da rede. Pode-se notar que a estrutura mantém-se correlacionada até 180 períodos ou mesmo até 300 períodos, quando comparada com a estrutura em 5.8D, 990 períodos depois, onde houve uma perda completa de correlação⁵. Nestas estruturas não se observa o efeito de rotação visto na Figura 5.7B, pois as subestruturas em espiral incompleta encontram-se superpostas; contudo, observa-se que a velocidade com que elas se modificam, isto é, *derivam*, não é a mesma.

As características de modificação das subestruturas em espiral incompleta não podem ser exatamente definidas, pois dependem principalmente do modo como elas aparecem superpostas em uma dada estrutura coerente. Como características gerais podemos concluir, pelos exemplos apresentados, que estruturas isoladas, como a da Figura 5.7, obtida com $\epsilon = 0,5$ em uma rede 50×50 , podem rotar a um certo momento e/ou permanecer por lon-

⁵ Esta última sugere que a rede esteja evoluindo para uma situação de propagação de ondas planas num toróide.

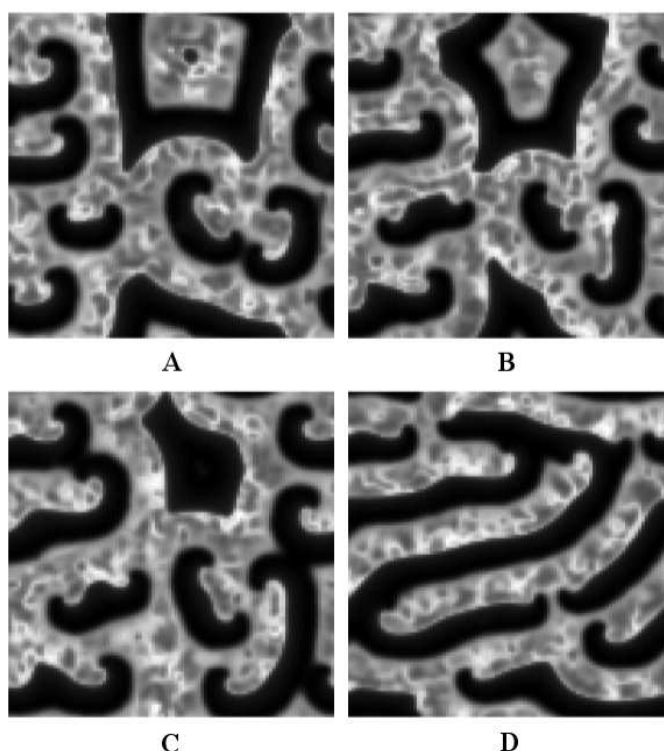


Fig. 5.8: *Evolução da estrutura coerente mostrada em A, de uma rede 100×100 . As imagens em B, C e D foram tomadas, respectivamente, após 180, 300 e 990 períodos.*

gos períodos sem sofrer uma perda de correlação significativa⁶. Já estruturas não isoladas, isto é, compostas por subestruturas menores, como é o caso da Figura 5.1B ou 5.8, apresentam velocidades de deriva diferentes em suas subestruturas, e tendem mais facilmente a perder a correlação com o passar do tempo. Na prática, as características de estrutura isolada ainda estão presentes neste caso, mas a superposição das subestruturas afeta as propriedades de evolução da estrutura coerente como um todo. Assim, de um modo geral, as propriedades de modificação das estruturas coerentes devem ser obtidas a partir de medidas estatísticas. Na Figura 5.9 está o overlap máximo $m(T)_{max}^{AB}$ de quatro estruturas até 475 períodos, de uma rede 100×100 . Esta figura nos indica que o modo como cada estrutura se modifica com o passar do tempo é diferente, logo, somente medidas efetuadas com muitos exemplos possibilitam inferir propriedades gerais de evolução. A curva indicada por “a” é o

⁶ Para obter estruturas isoladas em redes maiores basta aumentar o valor de ϵ — veja a Figura 3 de [26].

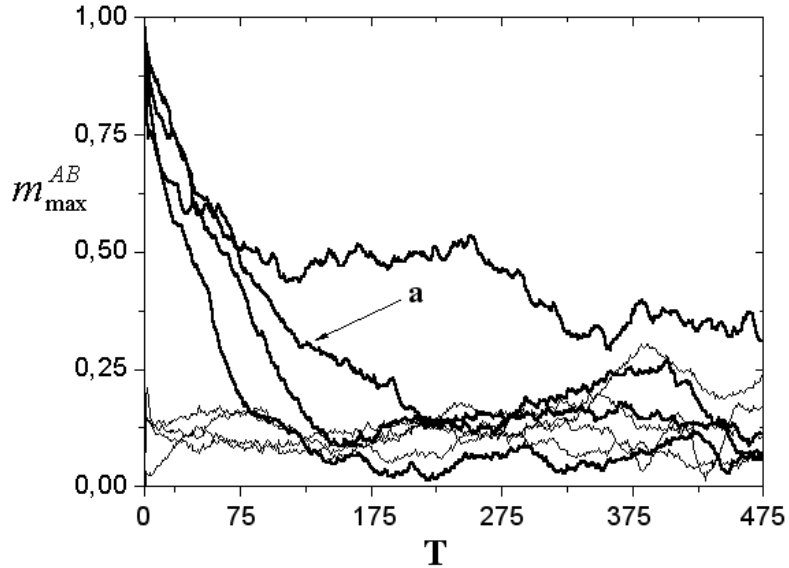


Fig. 5.9: *Overlap máximo $m(T)_{max}^{AB}$ de quatro estruturas coerentes 100×100 até 475 períodos (linhas cheias). A curva indicada por “a” é o overlap máximo da estrutura mostrada na Figura 5.8A. As quatro curvas inferiores são o overlap de estruturas coerentes completamente descorrelacionadas.*

overlap máximo da estrutura indicada em 5.8A. As curvas inferiores são o overlap máximo de quatro estruturas coerentes completamente descorrelacionadas. A conclusão, neste caso, é análoga à apresentada no início do parágrafo anterior.

5.4 Robustez das estruturas coerentes

A propriedade de robustez é requerida em qualquer modelo de memória em redes neuronais. Por isso, vamos testar a robustez das estruturas coerentes do modelo HR-2D frente à perturbações locais. Caso estas estruturas apresentem esta propriedade, podemos inferir, em seguida, que elas se comportam como memórias de uma rede neuronal particular, conforme veremos mais adiante.

Usualmente, quanto mais defeitos forem colocados na rede, menor é a chance da dinâmica absorvê-los e retornar ao estado anterior à introdução destes defeitos. Portanto, deve existir uma fração-limite α de defeitos que podem ser colocados, acima do qual a dinâmica não

tem mais capacidade de absorvê-los. Se o sistema HR-2D for robusto, então uma estrutura coerente perturbada abaixo do limite α não deve sofrer modificação no modo como evolui no tempo, isto é, deve comportar-se como se fosse a estrutura de uma rede não-perturbada. Isto significa que ela deve manter, em princípio, sua forma, que tende a se modificar quanto mais próximo de α estiver a colocação de defeitos, e as propriedades de quasi-periodicidade vistas na seção anterior: (i) manter-se aproximadamente idêntica entre períodos adjacentes; (ii) perder a similaridade quando observada entre períodos distantes no tempo. Em outras palavras, deve comportar-se como uma memória de curta duração.

Defasagem de 1/2 período

Para verificar a propriedade de robustez, consideramos que uma fração f de neurônios na rede, arbitrariamente escolhidos, tem sua fase avançada por π , ou seja, a perturbação é uma troca nos valores das variáveis x_{ij} , y_{ij} e z_{ij} pelos valores respectivos a uma defasagem de 1/2 período. O overlap (5.4) é utilizado para determinar o momento onde ocorre a defasagem de 1/2 período: quando alcança um mínimo durante uma oscilação do sistema. Este procedimento é mostrado na Figura 5.10, onde efetuou-se uma defasagem de 1/2 período numa fração $f = 0,05$ de sítios de uma estrutura coerente 50×50 , ou seja, em 125 sítios. Em 5.10A está a estrutura coerente vista através das três variáveis x_{ij} , y_{ij} e z_{ij} . Em 5.10B, a evolução dessa estrutura após 1/2 período, quando o overlap (5.4) alcança um mínimo. Em 5.10C está a estrutura mostrada em 5.10A com 125 de seus sítios avançados em π , isto é, trocados pelos respectivos valores dos sítios da estrutura 5.10B. Com a perturbação realizada desse modo nós garantimos que, se um neurônio está no meio de um estado de disparo, ele será colocado no meio de um estado de quiescência, e vice-versa — logo, corresponde a uma perturbação efetuada em um sistema de neurônios formais de dois estados, como no modelo de Hopfield [16].

Definido o critério de defasagem de 1/2 período, para medirmos a robustez das estruturas coerentes deixamos o sistema evoluir no regime de sincronização parcial, enquanto monitoramos o overlap máximo $m_{max}^{AB}(t)$ entre a configuração atual da rede, que possui uma fração f de seus sítios perturbados em $T = 0$, $\{x_{ij}^B(t)\}$, e a configuração não perturbada, $\{x_{ij}^A(t_o)\}$, fixa em $T = 0$. Na Figura 5.11 está mostrado este procedimento para

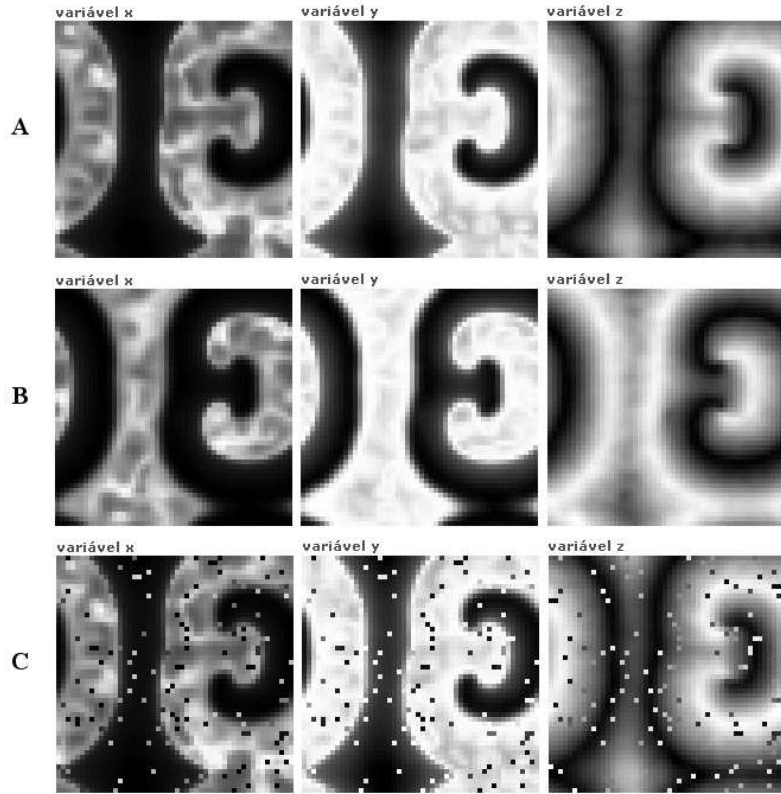


Fig. 5.10: (A) Estrutura coerente de uma rede 50×50 vista pelas variáveis x_{ij} , y_{ij} e z_{ij} do modelo HR-2D. (B) Defasagem de $1/2$ período realizada na estrutura mostrada em A. (C) Perturbação realizada numa fração $f = 0,05$ de sítios da estrutura mostrada em A.

uma estrutura coerente de uma rede 50×50 , cujos sítios trocados estão indicados em cada curva pela respectiva fração f . O tempo $t = 8000$ corresponde ao período $T = 0$ onde se iniciou o cálculo de $m_{max}^{AB}(t)$. A curva espessa superior é a evolução da estrutura da rede não-perturbada ($f = 0$). A curva pontilhada, onde $f = 1,00$, corresponde à comparar a estrutura não-perturbada em $T = 0$ e sua imagem negativa em $T = 1/2$. O ponto inicial desta curva é $m_{max}^{AB}(0) = -0,84$. A curva espessa central indica uma fração $f = \alpha = 0,172$, que é a fração-limite de inversão de sítios que esta estrutura consegue suportar. Já a curva com $f = 0,173$ mostra que o overlap tendeu a zero rapidamente, e a estrutura $\{x_{ij}^B(t)\}$ não é mais robusta frente à esta fração de trocas de sítios: foi colocada fora da “bacia de atração”

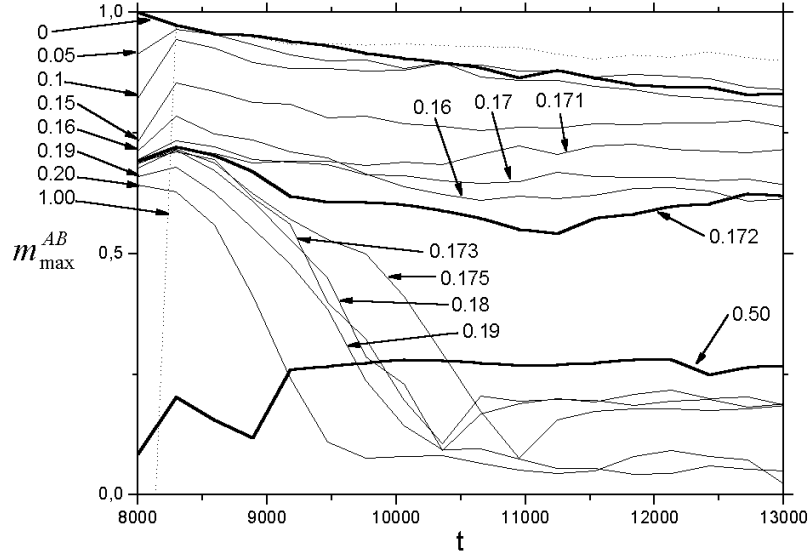


Fig. 5.11: *Curvas de overlap para diferentes frações f de trocas de sítios de uma mesma estrutura coerente. A curva superior espessa é a evolução da estrutura da rede não-perturbada, e a curva central representa a fração-limite $f = \alpha = 0,172$. Isto é confirmado pela curva de overlap com $f = 0,173$, que tende rapidamente a zero — de um modo geral, a robustez da estrutura corresponde a um overlap no intervalo $[0,5; 1,0]$, e a falta de robustez, a um overlap tendendo a zero. Este critério é aplicado após $T \sim 10$ períodos de oscilação da rede ($t \sim 11000$), pois aí a recuperação ou não da estrutura já está decidida.*

de $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ [7]. A curva espessa inferior corresponde a uma fração $f = 0,50$ de sítios trocados, ou seja, a metade. Nas demais curvas tem-se indicado as frações f de sítios trocados e pode-se acompanhar como o overlap se comporta em todos estes casos. É importante notar que estas curvas representam um exemplo particular, pois o modo como o overlap evolui, para uma mesma estrutura, depende fundamentalmente de quais sítios estão sendo trocados na defasagem de $1/2$ período. Como estes sítios são escolhidos aleatoriamente, diferentes realizações para uma mesma estrutura vão gerar diferentes frações-limite α . Os resultados, neste caso, devem ser estatísticos. Outra observação na Figura 5.11 refere-se à questão de

⁷ O conceito de bacia de atração é empregado aqui de modo informal, pois não há um atrator definido no sentido de sistemas dinâmicos, significando apenas os valores de trocas f onde $\{x_{ij}^A(t_o)\}$ é robusta.

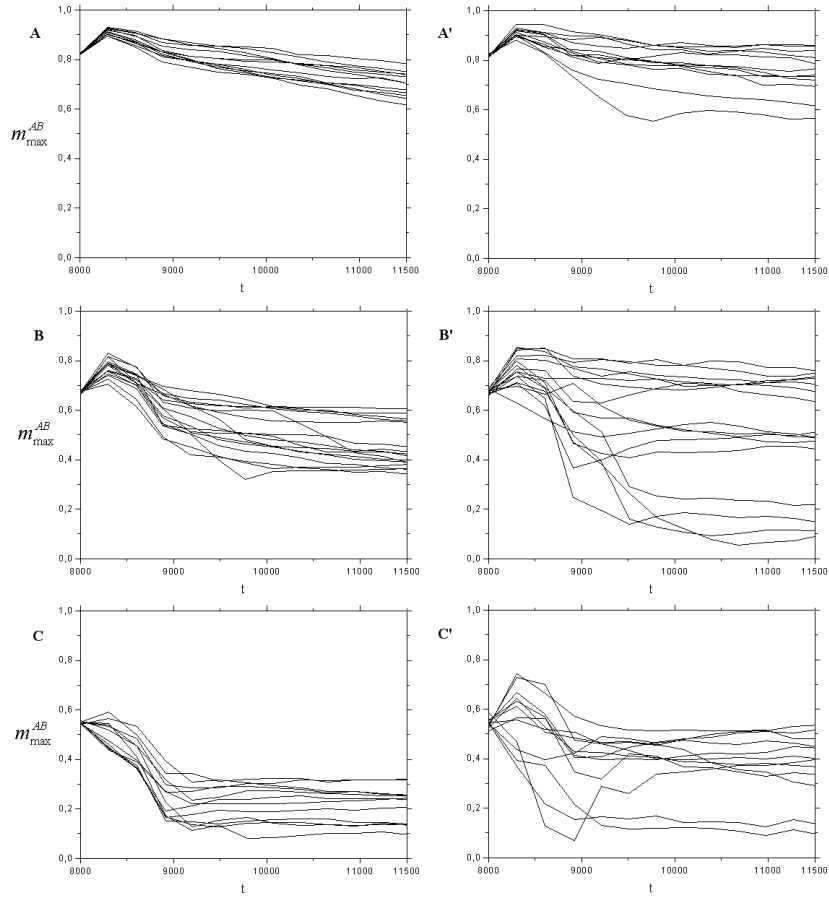


Fig. 5.12: *Curvas de overlap máximo para diversas estruturas coerentes de redes 100×100 (coluna da esquerda) e 50×50 (coluna da direita). A fração de trocas de sítios é (A e A') $f = 0,10$, (B e B') $f = 0,18$ e (C e C') $f = 0,25$. Analisando a coluna da esquerda é possível concluir que a fração-limite média de trocas deve estar em torno de $\langle \alpha \rangle \sim 0,18$.*

que a recuperação ou não da estrutura coerente já está decidida após $T \sim 10$ períodos de oscilação ($t \sim 11000$), já que, a partir deste ponto, o overlap ou permanece numa região de recuperação, entre 0,5 e 1,0 (de robustez), ou tende a zero.

Em relação ao tamanho da rede, redes 50×50 estão longe do limite termodinâmico $N \rightarrow \infty$ e, por isso, são necessárias muito mais realizações estatísticas para se obter resultados de maior precisão, como está demonstrado na Figura 5.12. A primeira coluna contém o overlap máximo de várias estruturas coerentes de uma rede 100×100 ; a coluna

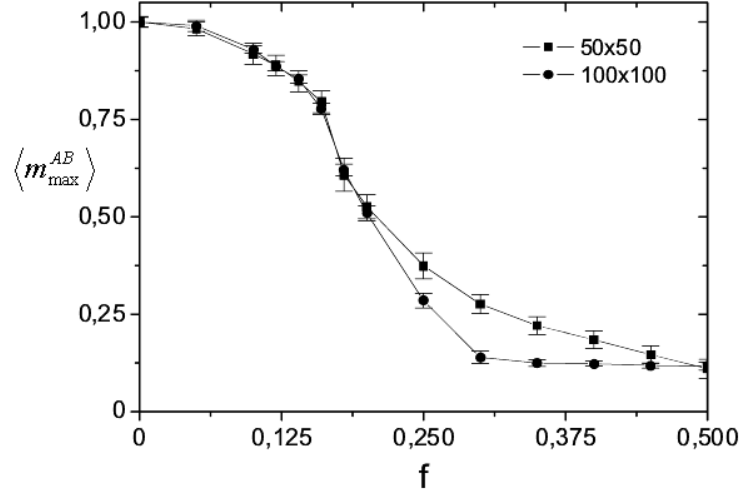


Fig. 5.13: *Overlap máximo entre os estados antes e depois da perturbação, em função da fração de neurônios perturbados. A análise desta curva nos permite concluir que a fração-limite média de trocas para as estruturas coerentes no modelo HR-2D é $\langle \alpha \rangle \approx 0,19$. A curva $\langle m_{\max}^{AB}(f) \rangle$ é simétrica em relação a $f = 0,500$.*

da esquerda, de uma rede 50×50 . A fração de trocas de sítios é $f = 0,10$, em 5.12A e 5.12A'; $f = 0,18$, em 5.12B e 5.12B' e $f = 0,25$, em 5.12C e 5.12C'. Está claro que as estruturas coerentes das redes 100×100 são menos sujeitas a flutuações. Logo, pela análise da coluna da esquerda, é possível concluir que a fração-limite média deve estar em torno de $\langle \alpha \rangle \sim 0,18$, visto que as curvas de overlap passam da região de recuperação (5.12A) para a de não-recuperação (5.12C) aproximadamente quando se considera $f = 0,18$ (5.12B). Já as curvas de overlap para a rede 50×50 com $f = 0,18$ (5.12B') não permitem tal conclusão.

Na Figura 5.13 generalizamos o procedimento apresentado na Figura 5.12 para a determinação da fração-limite média de trocas nas estruturas coerentes no modelo HR-2D. O gráfico mostra o overlap máximo médio entre as configurações não perturbadas ($T = 0$) e perturbadas ($T = 10$) como função de f . Aqui é suficiente analisar o intervalo $f \in [0; 0,5]$, pois a curva $\langle m_{\max}^{AB}(f) \rangle$ é simétrica em relação a $f = 0,5$. Os resultados para redes 50×50 e 100×100 , com uma média de 50 realizações para cada valor de f , são mostrados. Numa descrição simplificada, pode-se dizer que a rede 100×100 apresenta um patamar para

$f \lesssim 0,15$. Neste regime, ambas as redes (perturbada e não-perturbada) permanecem fortemente correlacionadas. Em seguida, um rápido decréscimo no overlap é observado no intervalo $0,15 < f < 0,32$ e, finalmente, se $f > 0,32$, verifica-se outro patamar, agora com o overlap tendendo a zero ($\sim 0,12$), onde não há mais correlação entre as configurações analisadas. Os resultados para a rede 50×50 apresentam um decréscimo de overlap mais lento, e as duas curvas se cruzam em $f = \langle \alpha \rangle \approx 0,19$, sugerindo que esse é o tamanho da bacia de atração para este tipo de perturbação para uma rede de tamanho qualquer, ou seja, a fração-limite média de trocas.

O resultado procurado era esse, a determinação da fração-limite de trocas para as estruturas coerentes do modelo HR-2D, $\langle \alpha \rangle \approx 0,19$. Juntamente com as propriedades de periodicidade vistas, ele nos permitirá formular uma hipótese sobre a natureza dessas estruturas, caracterizando-as como memórias de curta duração, como dissemos no início desta seção. Isto faremos no Capítulo 6, de conclusão. A seguir apresentaremos um trabalho complementar, a colocação ordenada de defeitos.

5.5 Colocação ordenada de defeitos

No cálculo de $\langle \alpha \rangle \approx 0,19$, com a finalidade de deixar nossos resultados os mais gerais possíveis, não privilegiamos o modo como são selecionados os sítios que sofrerão a defasagem de $1/2$ período. Ou seja, a cada realização eles são escolhidos arbitrariamente. Conseqüentemente, uma mesma estrutura coerente, para um mesmo valor f de trocas, evolui de forma diferente se os sítios sorteados para as trocas não forem os mesmos, visto que o modo como a dinâmica absorve os defeitos, em cada caso, não será o mesmo.

Agora vamos propor uma maneira “ordenada” de introduzir as perturbações. Para que o efeito resultante seja observado plenamente, precisamos começar com uma pequena fração f_1 de trocas e ir aumentando este valor até que seja alcançada a fração-limite: f_1, f_2, \dots, α . Não se considera nenhuma distância específica entre cada fração calculada, mas, a cada aumento de f , devemos *manter* o mesmos sítios escolhidos na fração imediatamente anterior e sortear *apenas* os que faltam para completar a fração atual. Por exemplo, suponhamos que desejamos encontrar α para uma estrutura coerente 100×100 . Iniciamos com $f_1 = 0,05$

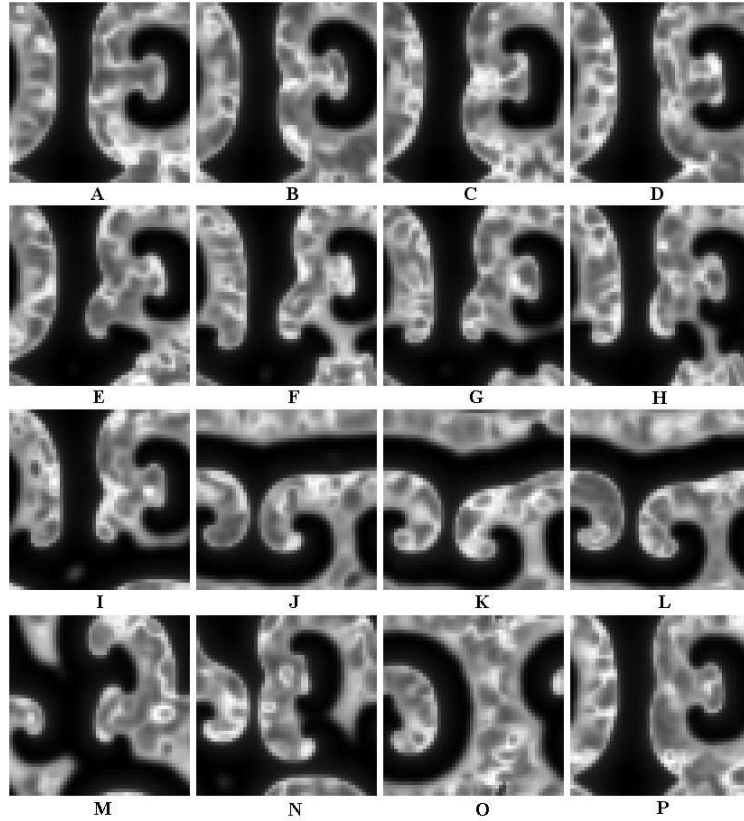


Fig. 5.14: *Evolução da estrutura 50×50 mostrada em A. A introdução ordenada de defeitos provoca uma resposta sequencialmente ordenada no modo como a dinâmica absorve aos defeitos: uma ruptura na parte inferior da espiral incompleta, vista nas imagens B até I, com $f = 0$ até $f = \alpha = 0,181$, respectivamente.*

e sorteamos, portanto, 500 sítios onde serão realizadas as trocas de $1/2$ período. Em seguida, realizamos uma troca $f_2 = 0,1$, mas agora, mantemos os mesmos 500 sítios sorteados em f_1 e sorteamos mais 500 sítios. E assim por diante, até encontrarmos α pelo overlap máximo, do mesmo modo como procedemos na Figura 5.13. Como resultado, se observarmos a evolução da estrutura coerente desde f_1 até α veremos que a colocação ordenada das perturbações introduz uma ruptura “ordenada” de uma ou mais partes das espirais incompletas que formam a estrutura. Isto é o que está mostrado na Figura 5.14. Em 5.14A está a estrutura na qual serão colocados os defeitos ($T = 0$), de uma rede 50×50 . Todas as demais imagens foram tomadas após $T = 10$ períodos de oscilação da rede, que é o tempo

suficiente para que a recuperação ou não da estrutura esteja decidida, conforme já havíamos comentado. Em 5.14B está a estrutura com $f = 0$, mostrando que ela ainda mantém-se fortemente correlacionada após $T = 10$ períodos. Em 5.14C e 5.14D considerou-se $f = 0,05$ e $f = 0,10$, respectivamente, confirmando que a dinâmica absorveu os defeitos. 5.14E mostra a estrutura com $f = 0,15$ e agora vê-se o início de uma ruptura na parte inferior da espiral incompleta. Como ela ainda mantém-se correlacionada com 5.14A, o overlap está na região de recuperação $[0,5; 1,0]$. As imagens 5.14F, 5.14G, 5.14H e 5.14I mostram, respectivamente, a estrutura com $f = 0,16$, $f = 0,17$, $f = 0,18$ e $f = 0,181$, e percebe-se a evolução da ruptura na sua parte inferior. O overlap continua na região de recuperação. Agora, em 5.14J considerou-se $f = 0,182$, e vê-se que a estrutura não mantém mais nenhuma correlação com 5.14A, significando que $f = \alpha \sim 0,181$ é a fração-limite de trocas para este exemplo. O overlap neste caso cai para a região de não-recuperação $[0; 0,5]$. O que queríamos mostrar é exatamente a sequência de imagens 5.14D até 5.14I, que é a forma como a ruptura na estrutura coerente foi introduzida. Ou seja, a colocação ordenada de defeitos permite observar o efeito *cumulativo* das perturbações, que se manifesta como uma ruptura de uma parte da espiral incompleta. Logo, se estas estruturas comportam-se como memórias, então pode ser desejável que os defeitos sejam absorvidos desse modo, simulando algum tipo de mecanismo de resposta de memória associativa. Adicionalmente, colocamos as imagens 5.14K, 5.14L, 5.14M e 5.14N, que mostram, respectivamente, a estrutura com $f = 0,185$, $f = 0,19$, $f = 0,20$ e $f = 0,21$. A nova forma adquirida em 5.14J sustenta-se até 5.14L, e em seguida a dinâmica dá sinais de tentar recuperar a estrutura 5.14A, o que fica mais claro em 5.14N. Na medida que aumentamos a fração de trocas até o limite $f = 1,00$, o sistema responde cada vez mais com uma maior proximidade ao padrão 5.14A: confira 5.14O ($f = 0,50$), que é praticamente a imagem negativa de 5.14A e, em seguida, 5.14P ($f = 1,00$), que é o próprio padrão 5.14A. Este comportamento é o mostrado pela curva pontilhada da Figura 5.11, onde $f = 1,00$; ou seja, a evolução da imagem negativa rapidamente converge para a estrutura em $T = 0$, como esperado.

Capítulo 6

Conclusões

Neste trabalho estudamos a sincronização de neurônios de Hindmarsh-Rose (HR). Nos Capítulos 1 e 2 expomos os conceitos fundamentais e as motivações que nos levaram ao tema, e nos capítulos seguintes, nosso trabalho de pesquisa, o acoplamento difusivo em três sistemas distintos: entre dois neurônios HR (Capítulo 3), entre N neurônios em uma linha, ou acoplamento unidimensional HR-1D (Capítulo 4) e entre $N = L \times L$ neurônios em um quadrado, ou acoplamento bidimensional HR-2D (Capítulo 5). A seguir, vamos apresentar as conclusões de cada capítulo separadamente, onde faremos um resumo do que foi feito em cada sistema, comentaremos os resultados encontrados e iremos propor possíveis continuações de pesquisa. Ao final, apresentaremos uma conclusão unificada sobre todo o trabalho desenvolvido.

Modelo HR de dois neurônios

No Capítulo 3 estudamos o acoplamento de dois neurônios HR sob duas aproximações distintas. Na primeira, Seção 3.2, consideramos o regime de acoplamento fraco $\epsilon = 0,0001$ e corrente $1,269 \lesssim I \lesssim 3,0$, onde o neurônio é um gerador de trens de pulsos periódicos. Nesse limite, é possível empregar a metodologia analítica da dinâmica de fases, que expressa a interação entre os osciladores como a evolução da sua diferença de fase $\Delta\phi$. Verificamos que este é um sistema com multi-estabilidade de fase, o que significa que muitos regimes de chaveamento de fase coexistem para um mesmo conjunto de parâmetros, e a seleção

entre eles se dá através das condições iniciais¹. De acordo com a dinâmica de fases, esses regimes também são determinados pelos pontos fixos estáveis do acoplamento efetivo $\Gamma(\Delta\phi)$, equação (3.4). Assim, apresentamos exemplos que mostram como a dinâmica de fases prevê os regimes de chaveamento e chegamos ao resultado principal nesta seção: o mapeamento das bacias de atração, mostrado na Figura 3.2. Em relação a esta figura, concluimos o seguinte: (i) as diferenças de fase assumem um comportamento fractal durante a mudança do número de pulsos/trem; (ii) na situação descrita em (i), a dinâmica de fases falha, bem como nos intervalos em que o sistema entra em um regime caótico ($I \gtrsim 3,0$) — nesses casos, I distribui-se uniformemente no intervalo $0 \leq \Delta\phi \leq \pi$; (iii) os regimes de chaveamento de fase distintos de $\Delta\phi \sim 0$ e $\Delta\phi = \pi$ distribuem-se em “linhas” cujo número é aproximadamente igual ao número de pulsos/trem em um dado intervalo de corrente; (iv) para correntes baixas, $I \lesssim 2,4$, a bacia de atração referente ao chaveamento de fase $0,15\pi \lesssim \Delta\phi \lesssim 0,25\pi$ é grande, bem como a bacia de atração da anti-fase; para $I \gtrsim 2,4$, as bacias de atração distribuem-se de modo mais uniforme. Em vista destes resultados, uma possibilidade de continuação de nosso trabalho seria a aplicação da dinâmica de fases em redes HR maiores, no limite de acoplamento fraco. Por exemplo, como seriam as bacias de atração em uma rede com três neurônios? Quais as modificações essenciais entre o sistema de dois neurônios e esse? Poderia este resultado ser generalizado para redes maiores? Na prática, o cálculo do acoplamento efetivo não exige um custo computacional grande, e a dinâmica de fases poderia ser aplicada em redes consideravelmente maiores, como o modelo HR-1D que estudamos no Capítulo 4 — no limite $\epsilon \sim 0$, como dissemos.

Na segunda aproximação do acoplamento de dois neurônios HR, Seção 3.3, fixamos a corrente em $I = 3,28$, onde o neurônio individual é um gerador de trens de pulsos caóticos. Neste limite, não é mais possível utilizar a dinâmica de fases, pois a fase ϕ dos osciladores não é uniforme. Nossa proposta, então, foi verificar os regimes de sincronização que surgem na medida que o acoplamento é varrido, desde zero até $\epsilon \sim 0,505$, quando o sistema entra no regime de sincronização completa: $x_1(t) = x_2(t)$. No capítulo 10 da ref. [2], os autores demonstram o efeito da sincronização mútua em um sistema composto por dois osciladores

¹ Tem-se a informação, contudo, de que nem sempre o acoplamento difusivo gera multi-estabilidade de fase — relatado na referência [8] de [23], em um sistema de neurônios de Hodgkin-Huxley.

Rössler [81] acoplados difusivamente. Há um parâmetro neste sistema que previne a sincronização completa para qualquer valor finito de acoplamento. Verificamos que no modelo HR tal parâmetro não é necessário, visto que os neurônios não sincronizam completamente em um largo intervalo de acoplamento. Em nosso estudo utilizamos os expoentes de Lyapunov para caracterizar a estabilidade dos atratores, além de outras ferramentas. Devido à oscilação do neurônio HR em duas escalas de tempo distintas e à instabilidade inerente do caos, encontramos uma grande variedade de regimes de sincronização, apresentados nas Figuras 3.4, 3.5 e 3.6. O comportamento dominante é caótico, com diversas janelas de periodicidade. A complexidade da sincronização periódica, com propriedades distintas de simetria (relacionadas ao revezamento dos neurônios durante a evolução temporal), nos levou a criar a classificação ESPS e ESPA, uma forma reduzida de notação para expressar este tipo de regime. Um possível assunto para pesquisa futura seria a investigação dessas propriedades em redes maiores e a verificação da robustez desses estados periódicos à efeitos de ruído. Observamos também a bi-estabilidade de fase, onde dois estados periódicos coexistem para diferentes condições iniciais, o que sugere um estudo sistemático das bacias de atração nesses regimes. O trabalho descrito neste parágrafo resultou em um artigo, submetido à publicação [82].

Modelo HR-1D

No Capítulo 4 estudamos o acoplamento unidimensional de neurônios HR em dois limites de acoplamento. No regime periódico de acoplamento fraco, Seção 4.2, vinculamos nossos resultados com o sistema de dois neurônios estudado no Capítulo 3. Mostramos que os regimes de chaveamento de fase previstos pela dinâmica de fases no sistema de dois neurônios HR também são observados nos pares de neurônios que interagem na rede HR-1D, porém, outros chaveamentos são alcançados, próprios da arquitetura unidimensional. Concluimos que isto deve-se à ação dos primeiros vizinhos na rede HR-1D: se três sítios adjacentes apresentam diferenças de fase iniciais que caem dentro das mesmas bacias de atração do problema de dois neurônios, então uma diferença de fase constante entre eles pode se estabelecer. Essa é a situação onde são geradas as diferenças de fase do problema de dois neurônios. Por outro lado, se a condição inicial corresponde a bacias de atração diferentes, uma sucessão

diferente de fases se estabelece, e esta é uma situação que o problema de dois neurônios não pode prever: as diferenças de fase próprias da arquitetura unidimensional.

Na segunda aproximação do modelo HR-1D, Seção 4.3, foi proposta uma maneira de caracterizar a transição para os diferentes regimes de sincronização, em particular, a transição para a intermitência espaço-temporal (IET), pelo parâmetro de entropia global $H(A)$ da AESC (Apêndice A). $H(A)$ mede o grau de desordem de um sinal $A(x, t)$ no espaço e/ou no tempo, do mesmo modo que a entropia de informação de Shannon [76]. A justificativa para utilizarmos esse método é a rota que observamos para a intermitência espaço-temporal: aumentando-se o acomplamento a partir de zero, o regime parcialmente sincronizado da IET sempre é antecedido por um regime não sincronizado. Logo, a passagem *desordem* \rightarrow *ordem* está associada a um máximo de entropia, que chamamos $\epsilon_{H_{max}}$. A transição encontrada em torno desse máximo corresponde qualitativamente aos intervalos de transição para o regime IET que encontramos em diversos trabalhos [73, 74], e que demonstraram, direta ou indiretamente, uma transição de fase de segunda ordem. Em nosso modelo, contudo, não caracterizamos uma transição de fase, e isso deve-se ao fato de que a transição se processa de forma muito lenta, o que nos foi indicado pela entropia: o intervalo de transição corresponde aproximadamente aos platôs das curvas $H(\epsilon)$ da Figura 4.3, sendo que o regime IET apresenta-se completamente estabelecido um pouco acima de $\epsilon_{H_{max}}$. Além do regime IET, a entropia $H(A)$ permitiu caracterizar a transição para outros regimes de sincronização, como está mostrado no diagrama de fases da Figura 4.7. Encontramos também uma transição lenta em torno do parâmetro $I_{H_{max}}$ (regiões **A'** \rightarrow **B'**), mas isto deve-se ao modo como os estados de quiescência dos neurônios desaparecem até o limite $I \rightarrow I_{H_{max}}$ — Seção 4.3. Na transição para o regime de pulsos contínuos completamente sincronizados, determinada pela quantidade I_{TD} (regiões **B**, **B'** \rightarrow **B''**), obtivemos uma transição abrupta, com características de uma transição de fase de primeira ordem e $H(I)$, nesse caso, comportou-se como um parâmetro de ordem.

A impossibilidade na caracterização de uma transição de fase de segunda ordem no modelo HR-1D contradiz o postulado de Pomeau e sua analogia à percolação dirigida [68]. Essa hipótese, contudo, ainda é objeto de debates [70] e tem-se trabalhos, inclusive, que demonstram uma transição de fase de primeira ordem para a IET [83]. Estes resultados

mostram que a transição para a intermitência espaço-temporal, embora seja uma conhecida rota para o caos, não possui leis quantitativas globais comparáveis, por exemplo, às leis que governam a cascata de duplicação de período [84]. Neste estudo tentamos caracterizar essa transição em um modelo de redes neuronais, através de uma ferramenta de teoria da informação. A questão da ferramenta a ser utilizada é uma questão em aberto, pois a própria maneira de definir a complexidade em padrões espaciais permanece um problema em aberto [85]. O fenômeno coletivo da IET parece estar associado à sincronização que antecede a transição e, por isso, mais pesquisa deve ser realizada com a consideração de diferentes sistemas acoplados, em especial, sistemas neuronais.

Na Seção 4.3.1 realizamos um estudo adicional, comparando resultados das entropias AESC H e Kolmogorov-Sinai K para a rede HR-1D com $N = 2, 3, 5$ e 10 . Verificamos que o comportamento das entropias é análogo, exceto que a entropia K parece ser mais sensível como indicador da desordem. O estudo da entropia K e expoentes de Lyapunov sugere uma possível continuação de pesquisa, a determinação da fronteira ϵ vs. I onde a rede unidimensional é periódica e torna-se caótica. Isto ocorre aproximadamente no limite $\epsilon, I \rightarrow 0$ do diagrama de fases da Figura 4.7.

Modelo HR-2D

No Capítulo 5 analisamos a evolução das estruturas coerentes no modelo HR-2D através do overlap de padrões correlacionados, equação (5.4), quantidade típica de sistemas que implementam memória associativa em redes neuronais [20]. Nosso objetivo, com isso, foi tentar caracterizá-las como memórias dentro do contexto de uma rede neuronal. Em relação às estruturas coerentes, verificamos as seguintes propriedades: (i) *quasi-periodicidade*: elas são aproximadamente idênticas entre períodos adjacentes, mas não necessariamente similares quando comparados períodos distantes no tempo — Seção 5.3; (ii) *robustez*: apresentam robustez à defasagens de π radianos de uma fração limite média $\langle \alpha \rangle \approx 0,19$ dos sítios, válida para uma rede de tamanho qualquer — Seção 5.4. A propriedade de robustez (ii) está relacionada à capacidade da rede de recuperar informação incompleta ou com ruído. Vimos que as estruturas coerentes, abaixo de $\langle \alpha \rangle$, são recuperadas pela dinâmica, de modo que elas podem ser consideradas como *memórias* no modelo HR-2D. Contudo, a propriedade (i)

de quasi-periodicidade indica que estas memórias não perduram por muito tempo, sendo, portanto, *memórias de curto alcance*. A evolução das estruturas coerentes pode se manifestar como uma rotação da estrutura (Figura 5.7) ou subestruturas com velocidades de deriva diferentes (Figura 5.8). Adicionalmente, na Seção 5.5, sugerimos uma forma alternativa de perda de periodicidade, através da ruptura de partes das espirais incompletas.

O armazenamento de padrões nesse modelo poderia continuar sendo investigado, com a definição de conexões sinápticas químicas entre os neurônios e mantendo-se as conexões sinápticas elétricas entre os primeiros vizinhos. Trabalho semelhante foi feito para redes de neurônios de FitzHugh-Nagumo, que exigem um custo computacional bem inferior a uma rede HR-2D [21]. Nesse modelo, não há formação de estruturas em espiral, apenas a sincronização parcial de grupos de neurônios, sem uma geometria definida. No caso de uma rede HR-2D, as estruturas coerentes ainda apareceriam ou seriam destruídas pelas sinapses químicas? Se positivo, elas seriam suficientemente robustas para responder a um mecanismo de memória associativa? O trabalho desenvolvido neste capítulo resultou em um artigo publicado [61].

Conclusão final

O grande foco de interesse em neurociência é a sincronização entre neurônios, abrangendo desde pares individuais até arquiteturas mais complexas, em uma mesma área do cérebro ou entre áreas diferentes [86]. Nossa consideração pelos três sistemas estudados reflete isto. O neurônio de Hindmarsh-Rose, por sua vez, reflete a necessidade que tivemos na escolha de um modelo que possuísse grande plausibilidade biológica, e reproduzisse as características de disparo encontradas em neurônios reais [87]. Trabalhos como o de Pinto *et al.* [55] sobre o acoplamento de dois neurônios HR eletrônicos, e Szücs *et al.* [28], sobre o acoplamento de um neurônio HR eletrônico e um neurônio biológico, confirmam a importância deste modelo na caracterização do neurônio biológico. Para estudar a sincronização utilizamos diversas ferramentas, como a dinâmica de fases, expoentes de Lyapunov, análise de séries temporais e figuras de Lissajous, entropia de informação H (AESC), entropia de Kolmogorov-Sinai K , overlap, etc. Assim, acreditamos que nossa contribuição com este trabalho tenha sido demonstrar a complexa capacidade de sincronização entre neurônios HR, que se manifesta

pela rica variedade de regimes que encontramos nas diferentes arquiteturas consideradas, e apresentar possíveis ferramentas para essa análise. Nesse sentido, parece que o modelo HR seria uma escolha mais apropriada no estudo de comunicação via sincronização de caos [7, 88] do que os modelos de Lorenz [89] ou Rössler [81], normalmente escolhidos com esta finalidade. O mesmo concluímos em relação à identificação de sistemas via sincronização [8].

Apêndice A

Análise Espaço-Temporal de Sinais Complexos (AESC)

A Análise Espaço-Temporal de Sinais Complexos (AESC) é uma ferramenta matemática que estuda a evolução espaço-temporal de um sistema não-linear [75]. O método consiste na decomposição *biortogonal* de um sinal espaço-temporal em suas partes espacial ortogonal e temporal ortogonal, através do método de Decomposição em Valores Singulares (MDVS) [35], o que permite a definição de certas características globais desse sinal: dimensão, energias e entropia. Em particular, em nossa análise, estamos centralizando a atenção no parâmetro de entropia, e a medida de desordem fornecida por este parâmetro nos permitirá distinguir entre os diferentes regimes de sincronização do modelo HR-1D.

O MDVS basea-se no seguinte teorema da álgebra linear [35]: qualquer matriz $\mathbf{A}(M \times N)$ cujo número de linhas M seja maior do que o número de colunas N pode ser escrita como o produto de uma matriz-coluna ortogonal $\mathbf{U}(M \times N)$, uma matriz diagonal $\mathbf{W}(N \times N)$ com elementos positivos ou nulos (os *valores singulares*), e a transposta de uma matriz ortogonal $\mathbf{V}(N \times N)$. Se a matriz \mathbf{A} for um sinal $A(x, t)$ representativo de uma solução do modelo HR-1D, por exemplo, uma imagem como a mostrada na Figura 4.1, então este sinal poderá

ser decomposto como

$$\begin{pmatrix} \mathbf{A} \end{pmatrix}_{M \times N} = \begin{pmatrix} \mathbf{U} \end{pmatrix}_{M \times N} \cdot \begin{pmatrix} w_1 & & \\ & \ddots & \\ & & w_N \end{pmatrix}_{N \times N} \cdot \begin{pmatrix} \mathbf{V}^T \end{pmatrix}_{N \times N}, \quad (\text{A.1})$$

sendo que cada uma das matrizes \mathbf{U} e \mathbf{V} possui colunas ortonormais,

$$\sum_{i=1}^M U_{ik}U_{in} = \delta_{kn}, \quad (\text{A.2})$$

$$\sum_{i=1}^N V_{jk}V_{jn} = \delta_{kn}, \quad (\text{A.3})$$

onde $1 \leq k \leq N$ e $1 \leq n \leq N$. Daí decorre que $\mathbf{U}^T \cdot \mathbf{U} = \mathbf{V}^T \cdot \mathbf{V} = \mathbf{1}$. A matriz \mathbf{U} representa a parte espacial do sinal $A(x, t)$, e a matriz \mathbf{V} , a parte temporal. A decomposição biortogonal (A.1) pode ser feita para qualquer matriz \mathbf{A} através do algoritmo de Forsythe [90], apenas considerando-se a restrição $M > N$ ^[1].

A partir da equação (A.1) também podemos expressar os elementos da matriz \mathbf{A} a partir das matrizes \mathbf{U} , \mathbf{V} e \mathbf{W} , reescrevendo-a como a soma do produto externo das colunas de \mathbf{U} e linhas de \mathbf{V}^T , com o peso fornecido pelos valores singulares w_1, \dots, w_N ,

$$A_{ij}(x, t) = \sum_{k=1}^N w_k U_{ik}(x) V_{jk}(t). \quad (\text{A.4})$$

Assim, caso tenha-se uma situação onde a maioria dos valores singulares w_k sejam muito pequenos, \mathbf{A} pode ser aproximada por apenas alguns termos na soma (A.4). Em outras palavras, isso significa que se pode recuperar a matriz \mathbf{A} com boa precisão a partir de algumas poucas colunas de \mathbf{U} e \mathbf{V} . Esta é uma boa alternativa tanto para análise pelo MDVS quanto para o armazenamento de sinais $A(x, t)$ com muitas linhas e colunas.

A próxima etapa é a verificação das características espaço-temporais do sinal $A(x, t)$, o que é feito pela AESC. Como é bem conhecido, o caos em sistemas dinâmicos é caracterizado

¹ No caso $M < N$, os valores singulares w_j para $j = M + 1, \dots, N$ são todos nulos, e as correspondentes colunas de \mathbf{U} são nulas também. A equação (A.2) então torna-se válida para $k, n \leq M$.

por uma forte sensibilidade às condições iniciais e estrutura fractal — isto é, de dimensão não inteira [44]. A análise dessas propriedades em atratores tem sido realizada através da dimensão fractal do atrator, sua entropia e expoentes de Lyapunov, este último nos informando sobre a estabilidade local do atrator, conforme verificamos no Apêndice A. Existem, contudo, diferentes maneiras de aproximar a dimensão e definir a entropia [91], sendo a conexão entre estas várias definições ainda não completamente clara. A proposta da AESC é relacionar as propriedades espaço-temporais regulares e caóticas de um sistema e suas transições com quantidades extraídas da decomposição biortogonal (A.1). As quantidades características de um dado sinal são de três tipos: energias, entropias e dimensão. Como o sinal carrega ambas as informações espacial e temporal, a AESC define quantidades globais representativas do espaço e do tempo simultaneamente, mas também energias e entropias espacial e temporal apenas. Em nosso estudo estaremos considerando as quantidades globais de energia e entropia.

A.0.1 Energia global $E(A)$

A primeira quantidade a ser definida é a *energia global* do sinal $A(x, t)$, que é simplesmente a soma dos autovalores da decomposição (A.1):

$$E(A) = \int_X \int_T A(x, t) \overline{A(x, t)} dx dt = \sum_{k=1}^{\infty} w_k^2, \quad (\text{A.5})$$

onde $\overline{A(x, t)}$ denota o complexo conjugado de $A(x, t)$. Portanto, $E(A)$ pode ser expressa em termos do operador A e seu adjunto: $E(A) = \text{Tr}(A^*A) = \text{Tr}(AA^*)$. Se o sinal $A(x, t)$ é um campo de velocidades, a energia (A.5) torna-se a energia cinética do fluxo. Decorre também de (A.5) a definição da *energia espacial* do sinal que evolui no tempo, $\int_X A(x, t) \overline{A(x, t)} dx$, e a *energia temporal* do sinal que evolui espacialmente, $\int_T A(x, t) \overline{A(x, t)} dt$.

A.0.2 Entropia global $H(A)$

Outro parâmetro característico a ser considerado é o grau de desordem do sinal $A(x, t)$, ou seja, sua entropia. Se definirmos as *energias relativas* ou normalizadas de cada autovalor

de (A.1) como

$$p_k = \frac{w_k^2}{E(A)}, \quad (\text{A.6})$$

$1 \leq k \leq N$, então a expressão da *entropia global* do sinal $A(x, t)$ será

$$H(A) = - \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{\log N} \sum_{k=1}^N p_k \log p_k, \quad (\text{A.7})$$

onde o fator normalizante $(\log N)^{-1}$ permite fazer comparações entre diferentes sinais de entropia. A quantidade $H(A)$ é zero se e somente se um autovalor w_k for diferente de zero, isto é, toda a energia do sinal está concentrada em uma só configuração, o que denota um sinal ordenado. No caso oposto, se todos os autovalores forem iguais, a energia estará distribuída sobre todas as muitas configurações que compõem o sinal $A(x, t)$, e $H(A)$ alcança seu valor máximo, 1, característica de um sinal desordenado. Em estados intermediários, $H(A)$ aumenta na medida em que a energia se espalha uniformemente sobre os autovalores de $A(x, t)$, o que significa que o número de configurações presentes aumenta, isto é, aumenta a desordem presente em $A(x, t)$. O conceito de entropia dado por (A.7) guarda as propriedades da entropia de informação definida por Shannon [76], isto é, mede a informação necessária para localizar um sistema num certo estado, sendo, por isso, uma medida do grau de desordem de um sistema.

Bibliografia

- [1] L. M. PECORA; T. L. CARROLL. Synchronization in chaotic systems. *Phys. Rev. Lett.*, New York, v. 64:p. 821–824, 1990.
- [2] A. PIKOVSKY; M. ROSENBLUM; J. KURTHS. *Synchronization: a universal concept in nonlinear sciences*. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [3] R. ECKHORN; R. BAUER; W. JORDAN; M. BROSCHE; W. KRUSE; M. MUNK; H. J. REITBOECK. Coherent oscillations: a mechanism for feature linking in the visual cortex. *Biol. Cybern.*, New York, v. 60:p. 121–130, 1988.
- [4] C. M. GRAY. Synchronous oscillations in neuronal systems: mechanisms and functions. *J. Comput. Neurosci.*, Boston, v. 1:p. 11–38, 1994.
- [5] W. SINGER. Neuronal synchrony: a versatile code for the definition of relations. *Neuron*, Cambridge, v. 24:p. 49–65, 1999.
- [6] P. FRIES; P. R. ROELFSEMA; A. K. ENGEL; P. K. KONIG; W. SINGER. Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, Washington, v. 94:p. 12699, 1997.
- [7] R. HE; P. G. VAIDYA. Implementation of chaotic cryptography with chaotic synchronization. *Phys. Rev. E*, New York, v. 57:p. 1532–1535, 1998.
- [8] R. BROWN; N. F. RULKOV; E. R. TRACY. Modeling and synchronizing chaotic systems from time-series data. *Phys. Rev. E*, New York, v. 49:p. 3784–3800, 1994.
- [9] J. L. HINDMARSH; R. M. ROSE. A model of neuronal bursting using three coupled

- first order differential equations. *Proc. R. Soc. Lond. B*, London, v. 221:p. 87–102, 1984.
- [10] R. M. ROSE; J. L. HINDMARSH. A model of a thalamic neuron. *Proc. R. Soc. Lond. B*, London, v. 225:p. 161–193, 1985.
- [11] B. KATZ. *Nerve muscle and synapse*. New York: McGraw-Hill, 1966.
- [12] A. F. HUXLEY; A. L. HODGKIN. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.*, London, v. 1:p. 500–544, 1952.
- [13] L. GOLDMAN; J. S. ALBUS. Computation of impulse conduction in myelinated fibers; theoretical basis of the velocity-diameter relation. *Biophys. J.*, New York, v. 8:p. 596–607, 1968.
- [14] M. V. BENNETT. Gap junctions as electrical synapses. *J. Neurocytol.*, London, v. 26:p. 349–366, 1997.
- [15] S. W. KUFFLER; J. G. NICHOLLS; A. R. MARTIN. *From neuron to brain*. Sunderland: Sinauer Associates Inc. Publishers, 1984.
- [16] J. J. HOPFIELD. Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, Washington, v. 79:p. 2554–2558, 1982.
- [17] D. O. HEBB. *The organization of behavior*. New York: John-Wiley, 1949.
- [18] J. INOUE. Retrieval phase diagrams of non-monotonic hopfield networks. *J. Phys. A*, London, v. 29:p. 4815–4826, 1996.
- [19] B. DERRIDA; E. GARDNER; A. ZIPPELIUS. An exactly solvable asymmetric neural network model. *Europhys. Lett.*, Paris, v. 4, n. 2:p. 167–173, 1987.
- [20] M. S. MAINIERI; R. ERICHSEN. Retrieval and chaos in extremely diluted non-monotonic neural networks. *Physica A*, Amsterdam, v. 311:p. 581–589, 2002.

- [21] T. KANAMARU; Y. OKABE. Associative memory retrieval induced by fluctuations in a pulse neural network. *Phys. Rev. E*, New York, v. 62:p. 2629–2635, 2000.
- [22] R. FITZHUGH. Impulses and physiological states in models of nerve membrane. *Biophys. J.*, New York, v. 1:p. 445–466, 1961.
- [23] S. H. PARK; S. K. HAN; S. KIM; C. S. RYU; S. KIM; T. YIM. Switching among alternate synchronization patterns in an electrically coupled neuronal model. *ETRI Journal*, Rep. of Korea, v. 18:p. 161–170, 1996.
- [24] S. H. PARK; S. KIM; H. PYO; S. LEE. Multistability analysis of phase locking patterns in an excitatory coupled neural system. *Phys. Rev. E*, New York, v. 60:p. 2177–2181, 1999.
- [25] R. HUERTA; M. I. RABINOVICH; H. D. ABARBANEL; M. BAZHENOV. Spike-train bifurcation scaling in two coupled chaotic neurons. *Phys. Rev. E*, New York, v. 55:p. R2108–R2110, 1997.
- [26] HUERTA R.; BAZHENOV M.; RABINOVICH M. I. Clusters of synchronization and bistability in lattices of chaotic neurons. *Europhys. Lett.*, Paris, v. 43:p. 719–724, 1998.
- [27] M. I. RABINOVICH; J. J. TORRES; P. VARONA; R. HUERTA; P. WEIDMAN. Origin of coherent structures in a discrete chaotic medium. *Phys. Rev. E*, New York, v. 60, n. 2:p. R1130–R1133, 1999.
- [28] A. SZÛCS; P. VARONA; A. R. VOLKOVSKII; H. D. I. ABARBANEL; M. I. RABINOVICH; A. I. SELVERSTON. Interacting biological and electronic neurons generate realistic oscillatory rhythms. *Neuroreport*, Oxford, v. 11:p. 563–569, 2000.
- [29] W. SINGER; C. M. GRAY. Visual feature integration and the temporal correlation hypotheses. *Ann. Rev. Neurosci.*, Palo Alto, v. 18:p. 555–586, 1995.
- [30] C. M. GRAY; P. KONIG; A. K. ENGEL; W. SINGER. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, London, v. 1:p. 334–337, 1989.

- [31] W. A. MACKAY. Synchronized neuronal oscillations and their role in motor processes. *Trends Cogn. Sci.*, Amsterdam, v. 1:p. 176–183, 1997.
- [32] N. F. FERRARA; C. P. C. PRADO. *Epilepsy: a comprehensive textbook. Vol. 1, 2 and 3*. Philadelphia: Lippincott-Raven Publishers, 1997.
- [33] H. J. FREUND. Motor unit and muscle activity in voluntary motor control. *Physiol. Rev.*, Baltimore, v. 63:p. 387–436, 1983.
- [34] W. SINGER. Striving for coherence. *Nature*, London, v. 397:p. 391–393, 1999.
- [35] W. H. PRESS; S. A. TEUKOLSKY; W. T. VETTERLING; B. P. FLANNERY. *Numerical recipes in C: the art of scientific computing*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [36] G. WULFRAM; K. WERNER. *Spiking neuron models: single neurons, populations, plasticity*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- [37] A. L. HODGKIN; A. F. HUXLEY. Action potentials recorded from inside a nerve fiber. *Nature*, London, v. 144:p. 710–711, 1939.
- [38] R. J. BRADLEY; H. T. STUART. Mechanism of postinhibitory rebound in molluscan neurons. *American Zoologist*, California, v. 41:p. 1036–1048, 2001.
- [39] H. HAYASHI; S. ISHIZUKA. Chaotic nature of bursting discharges in the *onchidium* pacemaker neuron. *J. Theor. Biol.*, London, v. 156:p. 269–291, 1992.
- [40] G. J. MPITSOS; R. M. BURTON; H. C. CREECH; S. O. SOINLA. Evidence for chaos in spike trains of neurons that generate rhythmic motor patterns. *Brain Res. Bull.*, New York, v. 21:p. 529–538, 1988.
- [41] S. H. THOMPSON; S. J. SMITH. Depolarizing afterpotentials and burst production in molluscan pacemaker neurones. *J. Neurophysiol.*, New York, v. 39:p. 153–161, 1976.
- [42] Y. V. PANCHIN; Y. I. ARSHAVSKY; A. SELVERSTON; T. A. CLELAND. Lobster stomatogastric neurons in primary culture. i. basic characteristics. *J. Neurophysiol.*, New York, v. 69:p. 1976–1992, 1993.

- [43] J. S. NAGUMO; S. ARIMOTO; S. YOSHIZAWA. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proc. IRE*, New York, v. 50:p. 2061–2070, 1962.
- [44] E. OTT. *Chaos in dynamical systems*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- [45] J. L. HINDMARSH; R. M. ROSE. A model of nerve impulse using two first order differential equations. *Nature*, London, v. 296:p. 162–184, 1982.
- [46] L. D. PARTRIDGE; C. F. STEVENS. A mechanism for spike frequency adaptation. *J. Physiol.*, London, v. 256:p. 315–332, 1976.
- [47] M. COLDING-JORGENSEN. A description of adaptation in excitable membranes. *J. Theor. Biol.*, London, v. 213:p. 31–53, 1976.
- [48] M. GOLLA. Neurones à ondes-salves des mollusques, variations cycliques des conductances ioniques. *European J. Physiol.*, London, v. 352:p. 17–36, 1974.
- [49] D. K. ARROWSMITH; C. M. PLACE. *Ordinary differential equations*. London: Chapman and Hall, 1982.
- [50] S. RAGHAVACHARI; J. A. GLAZIER. Waves in diffusively coupled bursting cells. *Phys. Rev. Lett.*, New York, v. 82, n. 14:p. 2991–2994, 1999.
- [51] N. F. FERRARA; C. P. C. PRADO. *Caos, uma introdução*. São Paulo: Edgard Blücher Ltda., 1995.
- [52] C. GREBOGI; E. OTT; S. PELIKAN; J. A. YORKE. Strange attractors that are not chaotic. *Physica D*, Amsterdam, v. 13:p. 261–268, 1984.
- [53] A. PIKOVSKY. On the interaction of strange attractors. *Z. Phys. B*, Berlin, v. 55:p. 149–154, 1984.
- [54] J. P. ECKMANN; D. RUELLE. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Rev. Mod. Phys.*, Minneapolis, v. 57:p. 617–656, 1985.

- [55] R. D. PINTO; P. VARONA; A. R. VOLKOVSKII; A. SZÜCS; H. D. I. ABARBANEL; M. I. RABINOVICH. Synchronous behavior of two coupled electronic neurons. *Phys. Rev. E*, New York, v. 62:p. 2644–2656, 2000.
- [56] R. C. ELSON; A. I. SELVERSTON; R. HUERTA; N. F. RULKOV; M. I. RABINOVICH; H. D. I. ABARBANEL. Synchronous behavior of two coupled biological neurons. *Phys. Rev. Lett.*, New York, v. 81:p. 5692–5695, 1998.
- [57] Y. KURAMOTO. *Chemical oscillations, waves and turbulence*. New York: Springer-Verlag, 1984.
- [58] D. E. POSTNOV; O. V. SOSNOVTSEVA; S. Y. MALOVA; E. MOSEKILDE. Complex phase dynamics in coupled bursters. *Phys. Rev. E*, New York, v. 67:p. 016215, 2003.
- [59] L. GLASS. Cardiac arrhythmias and circle maps. *Chaos*, New York, v. 1:p. 13–19, 1991.
- [60] A. PIKOVSKY; M. ROSEMBLUM; J. KURTHS. Phase synchronization in regular and chaotic systems: a tutorial. *Int. J. Bifurcat. Chaos*, New York, v. 10:p. 2291–2306, 2000.
- [61] M. S. MAINIERI; R. ERICHSEN; L. G. BRUNET. Time evolution of coherent structures in networks of hindmarsh-rose neurons. *Physica A*, Amsterdam, v. 354:p. 663–671, 2005.
- [62] A. AMENGUAL; E. H. GARCIA; R. MONTAGNE; M. SAN MIGUEL. Synchronization of spatiotemporal chaos: the regime of coupled spatiotemporal intermittency. *Phys. Rev. Lett.*, New York, v. 78:p. 4379–4382, 1997.
- [63] X. J. WANG. Genesis of bursting oscillations in the hindmarsh-rose model and homoclinicity to a chaotic saddle. *Physica D*, Amsterdam, v. 62:p. 263–274, 1993.
- [64] H. CHATÉ; A. PIKOVSKY; O. RUDZICK. Forcing oscillatory media: phase kinks vs. synchronization. *Physica D*, Amsterdam, v. 131:p. 17–30, 1999.

- [65] S. E. RAMBERG; A. BRANDT; M. F. SHLESINGER. *Nonlinear Dynamics of ocean waves: proceedings of the symposium the John Hopkins University Applied Physics Laboratory*. Singapore: World Scientific, 1992.
- [66] M. ARGENTINA; P. COULLET. Chaotic nucleation of metastable domains. *Phys. Rev. E*, New York, v. 56:p. R2359–R2362, 1997.
- [67] M. ARGENTINA; P. COULLET. A generic mechanism for spatiotemporal intermittency. *Physica A*, Amsterdam, v. 257:p. 45–60, 1998.
- [68] Y. POMEAU. Front motion, metastability and subcritical bifurcations in hydrodynamics. *Physica D*, Amsterdam, v. 23:p. 3–11, 1986.
- [69] G. GRINNETT. *Percolation*. New York: Springer-Verlag, 1989.
- [70] Z. JABEEN; N. GUPTA. Dynamic characterizers of spatiotemporal intermittency. *Phys. Rev. E*, New York, v. 72:p. 016202, 2005.
- [71] M. C. CROSS. Theoretical modelling of spiral chaos in rayleigh-benard convection. *Physica D*, Amsterdam, v. 97:p. 65–80, 1996.
- [72] J. P. ECKMANN; I. PROCACCIA. Onset of defect-mediated turbulence. *Phys. Rev. Lett.*, New York, v. 66:p. 891–894, 1991.
- [73] A. AMENGUAL; E. H. GARCIA; R. MONTAGNE; M. SAN MIGUEL. Spatiotemporal intermittency in rayleigh-bénard convection. *Phys. Rev. Lett.*, New York, v. 60:p. 286–289, 1988.
- [74] K. KANEKO. Spatiotemporal intermittency in coupled map lattices. *Prog. Theor. Phys.*, Japan, v. 74:p. 1033–1044, 1985.
- [75] N. AUBRY; R. GUYONNET; R. LIMA. Spatiotemporal analysis of complex signals: theory and applications. *J. Stat. Phys.*, New York, v. 74:p. 565–582, 1991.
- [76] C. SHANNON; W. WEAVER. *The mathematical theory of communication*. Urbana: University of Illinois Press, 1949.

- [77] C. W. LEONG; J. M. OTTINO. Experiments on mixing due to chaotic advection in a cavity. *J. Fluid Mech.*, New York, v. 209:p. 463–499, 1989.
- [78] P. HOLMES; J. L. LUMLEY; G. BERKOOZ. *Turbulence, coherent structures, dynamical systems and symmetry*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [79] D. J. TRITTON. *Physical fluid dynamics*. Clarendon: Oxford University Press, 1988.
- [80] X. HUANG; W. C. TROY; Q. Y. YANG; H. MA; C. R. LAING; S. J. SCHIFF; J. Y. WU. Spiral waves in disinhibited mammalian neocortex. *J. Neurosci.*, New York, v. 24:p. 9897–9902, 2004.
- [81] O. E. ROSSLER. An equation for continuous chaos. *Phys. Lett. A*, Amsterdam, v. 57:p. 397–398, 1976.
- [82] R. ERICHSEN JR.; M. S. MAINIERI; L. G. BRUNET. Periodicity and chaos in electrically coupled hindmarsh-rose neurons. *Submetido à publicação*.
- [83] T. BOHR; M. V. HECKE; R. MIKKELSEN; M. IPSEN. Breakdown of universality in transitions to spatiotemporal chaos. *Phys. Rev. Lett.*, New York, v. 86:p. 5482–5485, 2001.
- [84] M. J. FEIGENBAUM. Quantitative universality for a class of nonlinear transformations. *J. Stat. Phys.*, New York, v. 19:p. 25–52, 1978.
- [85] G. BOFFETTA; M. CENCINI; M. FALCIONI; A. VULPIANI. *Predictability: a way to characterize complexity*. Amsterdam: North-Holland, 2002.
- [86] R. FITZGERALD. Phase synchronization may reveal communication pathways in brain activity. *Physics Today*, New York, v. 52:p. 17–19, 1999.
- [87] H. R. WILSON. Simplified dynamics of human and mammalian neocortical neurons. *J. Theor. Biol.*, London, v. 200:p. 375–388, 1999.
- [88] U. PARLITZ; L. KOCAREV; T. STOJANOVSKI; H. PRECKEL. Encoding messages using chaotic synchronization. *Phys. Rev. E*, New York, v. 53:p. 4351–4361, 1996.

-
- [89] E. N. LORENZ. Deterministic nonperiodic flow. *J. Atmos. Sci.*, Boston, v. 20:p. 130–141, 1963.
- [90] G. E. FORSYTHE; M. A. MALCOLM; C. B. MOLER. *Computer methods for mathematical computations*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1977.
- [91] P. GRASSBERGER; I. PROCACCIA. Measuring the strangeness of strange attractors. *Physica D*, Amsterdam, v. 9:p. 189–208, 1983.