

**UNIVERSIDADE DO ESTADO DE SANTA CATARINA – UDESC
CENTRO DE CIÊNCIAS TECNOLÓGICAS – CCT
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA – PPGF**

NÍVEA DANIELE BOSCO

**EFEITOS DO ACOPLAMENTO E DO FORÇAMENTO EXTERNO NA DINÂMICA DE
NEURÔNIOS DE FITZHUGH-NAGUMO**

JOINVILLE

2025

NÍVEA DANIELE BOSCO

**EFEITOS DO ACOPLAMENTO E DO FORÇAMENTO EXTERNO NA DINÂMICA DE
NEURÔNIOS DE FITZHUGH-NAGUMO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Centro de Ciências Tecnológicas da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Física.

Orientador: Prof. Dr. César Manchein

**JOINVILLE
2025**

Bosco, Nívea Daniele

Efeitos do acoplamento e do forçamento externo na dinâmica de neurônios de FitzHugh-Nagumo / Nívea Daniele Bosco. – Joinville, 2025.

136 p. : il.

Orientador: César Manchein.

Dissertação (Mestrado) – Universidade do Estado de Santa Catarina, Centro de Ciências Tecnológicas, Programa de Pós-Graduação em Física, Joinville, 2025.

1. FitzHugh-Nagumo. 2. Espectro de Lyapunov. 3. Caos. 4. Sincronização. 5. Multiestabilidade. I. Manchein, César. II. Universidade do Estado de Santa Catarina, Centro de Ciências Tecnológicas, Programa de Pós-Graduação em Física. III. Título.

NÍVEA DANIELE BOSCO

**EFEITOS DO ACOPLAMENTO E DO FORÇAMENTO EXTERNO NA DINÂMICA DE
NEURÔNIOS DE FITZHUGH-NAGUMO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Centro de Ciências Tecnológicas da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Física.

Orientador: Prof. Dr. César Manchein

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. César Manchein
Universidade do Estado de Santa Catarina

Membros:

Prof. Dr. Holokx Abreu Albuquerque
Universidade do Estado de Santa Catarina

Prof. Dr. Marcus Werner Beims
Universidade Federal do Paraná

Joinville, 16 de julho de 2025

*Dedico este trabalho a todos que estiveram
comigo durante esta jornada.*

AGRADECIMENTOS

A realização e conclusão desta dissertação de mestrado foi possível graças à colaboração, ao apoio e à presença de pessoas que, de diferentes maneiras, marcaram profundamente a minha trajetória. Assim, manifesto minha sincera gratidão:

À minha família, registro minha profunda e tamanha gratidão. Sou imensamente grata por todo o amor incondicional, pela força constante e pelo apoio em cada fase desta jornada. As conquistas aqui alcançadas têm raízes no cuidado, no exemplo e na dedicação de vocês.

Ao meu orientador, Prof. Dr. César Manchein, por sua orientação valiosa, rigorosa e inspiradora. Agradeço pela parceria, confiança depositada em meu trabalho, pelo respeito à minha autonomia e pela condução paciente, clara e sempre comprometida, mesmo diante dos desafios mais complexos. As discussões criteriosas, as sugestões, os conselhos e as escutas atentas ao longo deste percurso foram decisivas para meu amadurecimento acadêmico e pessoal, deixando ensinamentos que levarei para toda a vida.

Ao Prof. Dr. Paulo César Rech por todos os ensinamentos, conversas enriquecedoras e pela valorosa colaboração científica.

A todos os professores que participaram e contribuíram para minha formação acadêmica.

Aos amigos que estiveram presentes ao longo desses anos, tanto nos momentos de celebração quanto nos períodos de dificuldade, deixo meu afetuoso reconhecimento. Agradeço pelas conversas, pelo acolhimento e pelo apoio que me permitiram reencontrar leveza e sentido mesmo diante do cansaço e das incertezas. A presença de vocês tornou esta caminhada mais humana e significativa.

Aos colegas e amigos do grupo de Dinâmica Não Linear, agradeço pelo convívio estimulante, pelo companheirismo, pelas trocas acadêmicas e intelectuais, e pelas boas risadas que tornaram mais agradáveis os desafios cotidianos.

A todas e todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para que esta etapa fosse concluída, por meio de ideias, afetos e encontros que me atravessaram ao longo do caminho, expresso meus sinceros agradecimentos.

Agradeço também à Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC), pela formação sólida e pelo suporte institucional ao longo da pós-graduação, bem como à Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Estado de Santa Catarina (FAPESC), pelo apoio financeiro concedido por meio de bolsa de pesquisa, essencial para a continuidade deste trabalho.

“A natureza deu-nos um espírito curioso e consciente de sua perícia e beleza; criou-nos para a contemplação desses grandes espetáculos. Tudo isso perderia a sua riqueza de coisas grandiosas, excelsas, tão nitidamente estruturadas, tão brilhantes e formosas, se ficasse visível apenas para a solidão!”

Sêneca, Da Vida Retirada

RESUMO

Esta dissertação investiga os efeitos do acoplamento elétrico e do forçamento externo senoidal na dinâmica de dois neurônios do tipo FitzHugh–Nagumo (FHN), considerando configurações de acoplamento unidirecional e bidirecional. São analisados os comportamentos dinâmicos que podem ser apresentados pelo sistema acoplado, como regimes periódicos, quase-periódicos, caóticos e hipercaóticos, bem como fenômenos de sincronização e multiestabilidade. No primeiro estudo, com acoplamento unidirecional e forçamento aplicado apenas ao neurônio mestre (N_1), são considerados três cenários conforme o regime dinâmico de N_1 . Os resultados mostram que a dinâmica do mestre organiza qualitativamente o plano de parâmetros (γ, a_2) , sendo γ a intensidade do acoplamento e a_2 um parâmetro de controle relacionado a N_2 , promovendo a emergência de estruturas periódicas (línguas de Arnold, domínios em forma de camarão e janelas de adição de período) quando N_1 é periódico. Para regimes quase-periódicos de N_1 , observam-se apenas regiões de regime quase-periódico e caos nos planos de parâmetros e a supressão de regimes periódicos, e regiões de hipercaos ou hipercaos transitente quando N_1 opera em regime caótico. A coexistência de atratores periódicos e caóticos, evidenciada por bacias de atração e diagramas de bifurcação, caracteriza a presença de multiestabilidade. No segundo estudo, com acoplamento bidirecional e forçamento aplicado a ambos os neurônios, são analisadas três combinações: caótico-caótico, caótico-periódico e periódico-periódico. Nos planos de parâmetros (β, γ) , em que ambos são as intensidades do acoplamento, também são observadas estruturas periódicas com propriedades como autossimilaridade, espirais descontínuas e padrões em forma de camarão. Com relação aos efeitos da intensidade de acoplamento na sincronização do sistema, foram observadas transições suaves entre estados assíncronos, sincronização intermitente e sincronização quase perfeita. A bidirecionalidade do acoplamento suprime o caos e estabiliza a dinâmica do sistema acoplado, reduzindo o impacto das dinâmicas individuais. As análises foram conduzidas com o uso de ferramentas como espectros de Lyapunov, diagramas de bifurcação, retratos de fase, planos de parâmetros e bacias de atração. Na construção dos planos de parâmetros, foram adotadas estratégias complementares: condições iniciais fixas e o método de seguir o atrator, que permite evidenciar fenômenos como a multiestabilidade. Os resultados indicam que a dinâmica dos neurônios FHN acoplados é fortemente modulada pela configuração de acoplamento, bem como a sua intensidade, e pelo forçamento externo, enquanto o acoplamento unidirecional favorece a propagação hierárquica da dinâmica do neurônio mestre e a emergência de hipercaos, o acoplamento bidirecional atua como um mecanismo de regulação e controle dinâmico, promovendo sincronização e estabilidade. Estes resultados reforçam a relevância dos modelos FHN acoplados para a compreensão da atividade oscilatória e da variabilidade funcional em redes neurais reais e artificiais.

Palavras-chave: FitzHugh-Nagumo. Espectro de Lyapunov. Caos. Sincronização. Multiestabilidade.

ABSTRACT

This dissertation investigates the effects of electrical coupling and external sinusoidal forcing on the dynamics of two FitzHugh–Nagumo (FHN) neurons, considering both unidirectional and bidirectional coupling configurations. The study analyzes the dynamic behaviors exhibited by the coupled system, including periodic, quasi-periodic, chaotic, and hyperchaotic regimes, as well as phenomena such as synchronization and multistability. In the first study, the unidirectional coupling scenario is examined, where the master neuron (N_1) is subjected to external forcing and coupled to a second neuron (N_2). Three scenarios are considered, depending on the dynamical regime of N_1 . The results show that the master dynamics qualitatively organizes the parameter plane (γ, a_2) , where γ denotes the coupling strength and a_2 is a control parameter associated with N_2 , promoting the emergence of periodic structures (Arnold tongues, shrimp-shaped domains, and period-adding windows) when N_1 operates in a periodic regime. For quasi-periodic regimes, only quasi-periodic and chaotic regions are observed in the parameter space, with suppression of periodic behaviors. When N_1 operates in a chaotic regime, the system exhibits regions characterized by hyperchaotic and transient hyperchaotic dynamics. The coexistence of periodic and chaotic attractors, evidenced by bifurcation diagrams and basins of attraction, characterizes the presence of multistability. In the second study, the system with bidirectional coupling and external forcing applied to both neurons is analyzed, considering three configurations: chaotic-chaotic, chaotic-periodic, and periodic-periodic coupling. In the (β, γ) parameter planes, where both represent coupling strengths, periodic structures also appear, including self-similar patterns, discontinuous spirals, and shrimp-shaped structures. Regarding the effects of coupling strength on synchronization, smooth transitions are observed between asynchronous states, intermittent synchronization, and near-complete synchronization. Bidirectional coupling suppresses chaos and stabilizes the dynamics of the coupled system, reducing the influence of individual neuron dynamics. The analysis employs tools such as Lyapunov spectra, bifurcation diagrams, phase portraits, parameter planes, and basins of attraction. For the construction of parameter planes, two complementary strategies were adopted: fixed initial conditions and the method of following the attractor, which highlights phenomena such as multistability. The results demonstrate that the dynamics of coupled FHN neurons are strongly shaped by the coupling configuration and its strength, as well as by the external forcing. While unidirectional coupling favors the hierarchical propagation of the master neuron's dynamics and the emergence of hyperchaos, bidirectional coupling acts as a regulatory mechanism, promoting synchronization and dynamic stability. These findings reinforce the relevance of coupled FHN models as theoretical and computational frameworks for understanding oscillatory activity and functional variability in real and artificial neural networks.

Keywords: FitzHugh-Nagumo. Lyapunov Spectra. Chaos. Synchronization. Multistability.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Representação bidimensional da evolução temporal de uma esfera de raio inicial $\rho_0(x_0)$	46
Figura 2 – Representação bidimensional de uma esfera sofrendo deformações.	48
Figura 3 – Representação esquemática da estrutura de um neurônio.	53
Figura 4 – Representação esquemática da distribuição desigual de íons entre os meios intra e extracelular, que dá origem ao potencial de repouso da membrana.	54
Figura 5 – Representação esquemática das fases do potencial de ação em um neurônio, mostrando as variações de potencial de membrana durante os processos de despolarização, repolarização e hiperpolarização.	59
Figura 6 – Retrato de fases e nulclinas do sistema 3.3.13. Neste caso, $a = 0,4$, $b = 0,8$, $c = 12,5$ e $z = 0$	74
Figura 7 – Retrato de fases e diagrama de estados fisiológicos do modelo FHN.	77
Figura 8 – Visão esquemática da interação entre os dois neurônios. Neurônio 1 (esquerda) é forçado senoidalmente e influencia o comportamento do neurônio 2 (direita) com a intensidade do parâmetro de acoplamento γ	82
Figura 9 – Atratores e espectros de potências correspondentes: a coluna da esquerda apresenta projeções bidimensionais dos atratores no espaço de fases, enquanto a coluna da direita exibe o espectro de potências calculados para a variável x_1 do sistema (4.1.2), ilustrando comportamentos dinâmicos distintos do neurônio N_1 . Os painéis (a) e (b) representam o regime periódico, (c) e (d) o regime quase-periódico, e (e) e (f) o regime caótico.	87
Figura 10 – Regiões de comportamentos dinâmicos variados no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2). (a) Fornece uma perspectiva global para $0 \leq \gamma \leq 0,05$ e $0 \leq a_2 \leq 0,5$. (b) Oferece uma ampliação da área destacada pela caixa ciano em (a). (c) Ampliação da região indicada pela caixa ciano em (b).	88
Figura 11 – Diagrama de bifurcação ao longo do segmento de reta $a_2 = -4,182\gamma + 0,440$ cruzando as estruturas periódicas estáveis (estruturas semelhantes a Arnold Tongues) dentro da região quase-periódica da Fig. 10(c).	89
Figura 12 – Mapeamento dos variados regimes dinâmicos no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2). Os painéis (a) e (d) correspondem a ampliações da região destacada pela caixa verde na Fig. 10(c). Os painéis (b) e (e) mostram ampliações da área indicada pela caixa verde na Fig. 12(a). Já os painéis (c) e (f) apresentam ampliações da região demarcada pela caixa verde na Fig. 10(b).	90
Figura 13 – Diagramas de bifurcação ao longo do segmento de reta horizontal $a_2 = 0,428$ da Fig. 12(e). O diagrama em preto representa o crescimento do parâmetro γ , enquanto o diagrama em vermelho mostra seu decrescimento.	91

Figura 14 – Projeções no plano das condições iniciais (x_{20}, y_{20}) do sistema (4.1.2), com $x_{10} = -1,0$, $y_{10} = 0,5$ e $a_2 = 0,428$. (a) As regiões preta e verde representam, respectivamente, as bacias de atração associadas a atratores periódicos de períodos 15 e 30, para $\gamma = 0,325$. (b) As regiões preta e amarela indicam as bacias de atração correspondentes a um atrator periódico de período 15 e a um atrator caótico, para $\gamma = 0,330$	92
Figura 15 – Regimes dinâmicos no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2), para $0 \leq \gamma \leq 0,05$ e $0 \leq a_2 \leq 0,5$. Os diferentes comportamentos assintóticos são classificados com base no espectro de Lyapunov, conforme os critérios estabelecidos nas Tabelas 5 e 6.	94
Figura 16 – Regiões de comportamentos diversos no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2). Após o descarte de 1×10^6 etapas de integração transientes, os espectros de Lyapunov foram avaliados em (a) 2×10^5 e (b) 1×10^6 etapas de integração.	95
Figura 17 – Ambos os neurônios são forçados senoidalmente, cada um deles influenciando o comportamento do outro, com a força do acoplamento dependendo dos parâmetros β e γ	99
Figura 18 – Projeções dos atratores para o sistema de dois neurônios (N_i , para $i = 1, 2$) 5.1.1 considerando os seguintes cenários: (a) Dois neurônios caóticos idênticos desacoplados ($\beta = \gamma = 0$) com parâmetros $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$ e $A_1 = A_2 = 0,265$. (b) Um neurônio periódico e um neurônio caótico, desacoplados ($\beta = \gamma = 0$), obtida usando parâmetros $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$, $A_1 = 0,18$ e $A_2 = 0,265$. As condições iniciais usadas para obter esses atratores para N_1 e N_2 são dadas por $(x_{10}; y_{10}) = (-1,0; -0,5)$ e $(x_{20}; y_{20}) = (0,1; -1,5)$, respectivamente.	101
Figura 19 – (a) Visão global do plano de parâmetros (β, γ) mostrando regiões com diferentes domínios de estabilidade, para $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$ e $A_1 = A_2 = 0,265$. (b) Ampliação da região destacada na caixa em verde em (a). (c) Ampliação da região dentro da caixa A em (b). (d) Ampliação da região dentro da caixa B em (b). (e) Ampliação da região dentro da caixa C em (b). (f) Ampliação da região da caixa verde em (e). A cor em cada diagrama refere-se à magnitude do maior expoente de Lyapunov (λ_1), conforme respectiva escala na coluna à direita.	103
Figura 20 – (a) Diagrama de bifurcação para pontos ao longo do segmento de reta $\gamma = 0,1, 0,0448 \leq \beta \leq 0,0452$. (b) Diagrama de bifurcação para pontos ao longo do segmento de reta $\gamma = 0,1, 0,1172 \leq \beta \leq 0,1176$	104

Figura 21 – Dois diagramas de bifurcação para pontos pertencentes ao segmento de reta $0,01 \leq \beta \leq 0,02$ e $\gamma = 0,03$. O diagrama em preto (vermelho) refere-se ao crescimento (decrescimento) de β .	106
Figura 22 – Seções transversais de bacias de atração para sistema 5.1.2 no plano de condições iniciais (x_{10}, y_{10}) , para $x_{20} = -1,5$ e $y_{20} = -0,75$. Vermelho (Preto) está relacionado a um atrator caótico (período 3).	107
Figura 23 – Projeções bidimensionais de atratores coexistentes de período 3 (linha superior) e caóticos (linha inferior) para o sistema 5.1.2.	108
Figura 24 – (a) Visão global do plano de parâmetros (β, γ) mostrando regiões com diferentes domínios de estabilidade, para $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$ e $A_1 = 0,18$, $A_2 = 0,265$. (b) Ampliação da região dentro na caixa em verde em (a). (c) Ampliação da região dentro da caixa A em (b). (d) Ampliação da região dentro da caixa B em (b). As cores em cada diagrama referem-se à magnitude do maior expoente de Lyapunov (λ_1), conforme a escala na coluna à direita.	109
Figura 25 – Diagramas de bifurcação para pontos pertencentes ao segmento de reta $0,015 \leq \beta \leq 0,040$ e $\gamma = 0,04$. O diagrama em preto (vermelho) refere-se ao crescimento (descrescimento) de β .	111
Figura 26 – Seções bidimensionais de bacias de atração para sistema de dois neurônios 5.1.2 no plano de condições iniciais (x_{10}, y_{10}) , para $x_{20} = -1,5$ e $y_{20} = -0,75$. Vermelho (Preto) está relacionado à bacia atrativa caótica (período 6).	111
Figura 27 – Projeções bidimensionais dos atratores de período 6 (linha superior) e caótico (linha inferior) coexistentes para o sistema 5.1.2.	112
Figura 28 – Evolução temporal dos potenciais de membrana x_i e fase $\Delta\Psi$ do modelo de dois neurônios (com dinâmica individual caótica), para diferentes intensidades de acoplamento: (a1,b1) $(\beta, \gamma) = (0,0)$, (a2,b2) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-3}, 1 \times 10^{-3})$, (a3,b3) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-2}, 1 \times 10^{-2})$, (a4,b4) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-1}, 1 \times 10^{-1})$, (a5,b5) $(\beta, \gamma) = (3 \times 10^{-1}, 3 \times 10^{-1})$, (a6,b6) $(\beta, \gamma) = (4 \times 10^{-1}, 4 \times 10^{-1})$ e (a7,b7) $(\beta, \gamma) = (1,1)$. Os parâmetros restantes para os dois neurônios caóticos acoplados são os listados na legenda da Fig. 18.	115
Figura 29 – Evolução temporal dos potenciais de membrana x_i e fase $\Delta\Psi$ do modelo de dois neurônios, em que um neurônio exibe dinâmica periódica e o outro exibe dinâmica caótica, para diferentes intensidades de acoplamento: (a1,b1) $(\beta, \gamma) = (0,0)$, (a2,b2) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-3}, 1 \times 10^{-3})$, (a3,b3) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-2}, 1 \times 10^{-2})$, (a4,b4) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-1}, 1 \times 10^{-1})$, (a5,b5) $(\beta, \gamma) = (3 \times 10^{-1}, 3 \times 10^{-1})$, (a6,b6) $(\beta, \gamma) = (4 \times 10^{-1}, 4 \times 10^{-1})$ e (a7,b7) $(\beta, \gamma) = (1,1)$. Os parâmetros restantes para o acoplamento de dois neurônios, periódico e caótico, acoplados estão listados na legenda da Fig. 18.	117

Figura 30 – Gráfico de contorno da medida de sincronização anti-fase, χ , representada com cores discretas de acordo com o barra de cores da escala logarítmica. . 118

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Classificações da estabilidade dos pontos de equilíbrio de acordo com os autovalores $\mu_{1,2}$	39
Tabela 2 – Comparação entre sinapses elétricas e químicas	61
Tabela 3 – Comparação entre sinapses químicas excitatórias e inibitórias	64
Tabela 4 – Combinações dos valores dos parâmetros mantidos fixos no sistema (4.1.2) para a construção dos planos de parâmetros. Cada conjunto de valores induz um regime dinâmico específico no neurônio mestre N_1 , classificado como periódico (P), quase-periódico (Q) ou caótico (C).	83
Tabela 5 – Combinações possíveis do espectro de expoentes de Lyapunov do sistema (4.1.2), associadas aos distintos regimes dinâmicos que podem emergir conforme os parâmetros e as condições iniciais adotados.	84
Tabela 6 – Classificação dos regimes dinâmicos do sistema (4.1.2) com base nas diferentes combinações dos expoentes de Lyapunov. Cada regime é associado a um tipo distinto de atrator no espaço de fases e representado por uma cor específica nos planos de parâmetros: comportamento periódico (P), quase-periódico (Q), caótico (C) e hipercaótico (H)	84

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

FHN FitzHugh-Nagumo

HH Hodgkin-Huxley

CI Condição Inicial

LISTA DE SÍMBOLOS

Ca^{2+}	Cálcio
Cl^-	Cloro
K^+	Potássio
Na^+	Sódio

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	18
1.1	OBJETIVOS GERAIS	22
1.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	23
1.3	ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO	24
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	26
2.1	SISTEMAS DINÂMICOS	26
2.1.1	Espaço de fases (Espaço de estados)	30
2.1.2	Sistemas autônomos e não autônomos	31
2.1.3	Estabilidade e pontos de equilíbrio	32
2.1.3.1	<i>Estabilidade em sistemas unidimensionais</i>	34
2.1.3.2	<i>Estabilidade de sistemas bidimensionais</i>	36
2.1.3.3	<i>Pontos de equilíbrio e linearização</i>	39
2.1.3.4	<i>Método das isóclinas</i>	41
2.1.4	Sistemas conservativos e dissipativos	41
2.1.5	Ciclo-limite	43
2.1.6	Caracterização da dinâmica caótica	44
2.1.7	Bifurcações	45
2.1.8	Expoentes de Lyapunov	45
2.1.8.1	<i>Cálculo do espectro de Lyapunov</i>	47
3	NEURÔNIOS, POTENCIAL DE AÇÃO E MODELOS TEÓRICOS . .	50
3.1	NEURÔNIOS	50
3.1.1	Propriedades elétricas e potencial de ação	52
3.1.2	Sinapses	61
3.1.2.1	<i>Sinapses elétricas</i>	62
3.1.2.2	<i>Sinapses químicas</i>	64
3.2	MODELO DE HODGKIN-HUXLEY (HH)	66
3.3	MODELO DE FITZHUGH-NAGUMO (FHN)	70
4	DOIS NEURÔNIOS DE FHN NÃO AUTÔNOMOS: ACOPLAGEMTO ELÉTRICO UNIDIRECIONAL	81
4.1	MODELO	81
4.2	METODOLOGIA	82
4.3	RESULTADOS NUMÉRICOS	85
4.3.1	Dinâmica periódica	86
4.3.2	Dinâmica quase-periódica	93
4.3.3	Dinâmica caótica	94

4.4	CONCLUSÕES PARCIAIS	96
5	DOIS NEURÔNIOS DE FHN NÃO AUTÔNOMOS: ACOPLAMENTO ELÉTRICO BIDIRECIONAL	98
5.1	MODELO	98
5.2	METODOLOGIA	99
5.3	ACOPLAMENTO DE DOIS NEURÔNIOS CAÓTICOS IDÊNTICOS	102
5.4	ACOPLAMENTO ENTRE NEURÔNIOS PERIÓDICO E CAÓTICO	108
5.5	SINCRONIZAÇÃO	112
5.6	CONCLUSÕES PARCIAIS	119
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS	124
	REFERÊNCIAS	132

1 INTRODUÇÃO

A compreensão do funcionamento do sistema nervoso, desde os mecanismos eletrofisiológicos que regem a atividade de neurônios individuais até os padrões emergentes em populações neuronais, constitui um dos maiores desafios da ciência contemporânea. A neurociência, como campo essencialmente interdisciplinar, tem se desenvolvido de forma expressiva desde o final do Século XIX, integrando contribuições da biologia, medicina, física, psicologia, matemática e, mais recentemente, da ciência da computação (Kandel et al., 2023; Dayan; Abbott, 2001).

O sistema nervoso central é formado por bilhões de neurônios interconectados, cuja atividade coordenada sustenta funções como percepção sensorial, controle motor, regulação autonômica (controle automático e inconsciente das funções fisiológicas vitais do corpo) e processos cognitivos complexos (Kandel et al., 2023). Cada neurônio é uma célula excitável especializada em gerar, conduzir e transmitir sinais elétricos, em resposta a diversos estímulos, os chamados *potenciais de ação* (ou *spikes*), que constituem o principal mecanismo de codificação e propagação de informações no sistema nervoso. A base da sinalização neural está nas rápidas alterações do potencial de membrana, isto é, os potenciais de ação. Essas respostas exibem limiar de iniciação, comportamento do tipo “tudo ou nada”, propagação sem atenuação e período refratário (Kandel et al., 2023). A comunicação entre neurônios ocorre por meio de *sinapses*, que podem ser *químicas* ou *elétricas*, que apresentam estruturas e mecanismos distintos para a passagem do sinal entre os neurônios e são organizadas em circuitos neurais que exibem comportamentos coletivos complexos (Bear, 2017).

A dinâmica individual de um neurônio é determinada por propriedades biofísicas da membrana celular, como a distribuição e o comportamento dos *canais iônicos*, que controlam o fluxo de íons e, portanto, o potencial de membrana (Hille, 2001). Esses mecanismos são fundamentais para a excitabilidade, o padrão de disparo e a resposta a estímulos, mas também afetam diretamente o comportamento de redes neuronais. Pequenas alterações nas propriedades individuais dos neurônios, causadas, por exemplo, por mutações genéticas ou disfunções em canais iônicos, podem comprometer a estabilidade da rede e levar à perda de sincronização, hiperexcitabilidade ou outros distúrbios neurológicos (Boareto et al., 2021).

A neurociência teórica constitui uma vertente fundamental da investigação em neurociência contemporânea, baseada na premissa de que métodos formais da matemática, da física e da ciência da computação oferecem ferramentas essenciais para compreender o funcionamento do sistema nervoso (Dayan; Abbott, 2001). Essa área busca integrar diferentes níveis de análise (molecular, celular, sistêmico e comportamental) por meio da construção de modelos matemáticos capazes de descrever, explicar e prever dinâmicas neuronais. Três classes de modelagem são geralmente identificadas: modelos descritivos, que têm como principal objetivo sintetizar grandes volumes de dados experimentais de maneira concisa, caracterizando o que os neurônios e circuitos fazem, sem necessariamente explicar os mecanismos subjacentes; modelos mecanicistas, que abordam a questão de como o sistema nervoso opera, com base em sua anatomia,

fisiologia e conectividade conhecidas, formando frequentemente uma ponte entre modelos em diferentes escalas; e modelos interpretativos, que se valem de princípios da computação e da teoria da informação para investigar o significado funcional, comportamental e cognitivo de aspectos específicos da atividade neural, buscando responder à pergunta de por que certos padrões operacionais emergem no cérebro (Dayan; Abbott, 2001).

Nesse contexto, a modelagem teórica e computacional não apenas complementa a investigação experimental, como também promove o diálogo entre subdisciplinas da neurociência ao propor representações unificadas e compactas de fenômenos complexos (Dayan; Abbott, 2001). Essa abordagem torna possível investigar como propriedades estruturais e dinâmicas dos neurônios contribuem para a geração de padrões de atividade coordenada no cérebro (Dayan; Abbott, 2001).

As características da geração e propagação dos potenciais de ação foram formalmente descritas a partir da década de 1950 pelos trabalhos de Hodgkin, Huxley e Katz, que quantificaram os mecanismos iônicos subjacentes à excitabilidade a partir de experimentos com o axônio gigante da lula (Koch, 1998). Mais precisamente, estes trabalhos constituem o marco fundamental na transição da neurofisiologia descritiva para a neurociência quantitativa, estabelecido em 1952, com a formulação do *modelo de Hodgkin-Huxley (HH)* (Hodgkin; Huxley, 1952d). Desenvolvido a partir de experimentos eletrofisiológicos conduzidos por Alan Hodgkin, Andrew Huxley e Bernard Katz no axônio gigante da lula, esse modelo permitiu, pela primeira vez, descrever quantitativamente os mecanismos de geração e propagação dos potenciais de ação. Com base na medição precisa das correntes iônicas por meio da membrana celular, os autores propuseram um sistema de equações diferenciais que representa a dinâmica das condutâncias dependentes de tensão elétrica dos íons sódio (Na^+) e potássio (K^+), além de uma condutância de vazamento. Essa formulação não apenas reproduziu com alta fidelidade os perfis temporais dos potenciais de ação observados experimentalmente, mas também forneceu uma estrutura conceitual e matemática robusta para a modelagem de neurônios excitáveis (Kandel et al., 2023; Dayan; Abbott, 2001; Hille, 2001).

A partir dessa contribuição fundamental, abriu-se caminho para o desenvolvimento de modelos teóricos subsequentes, simplificados e com foco na análise qualitativa, que buscavam preservar as características essenciais da excitabilidade neuronal com menor complexidade matemática. Entre esses modelos, destaca-se o *modelo de FitzHugh-Nagumo (FHN)*, cuja estrutura bidimensional captura, de forma qualitativa, fenômenos fundamentais como limiar de disparo, refratariedade, oscilação e repouso, tornando-se uma ferramenta amplamente empregada na investigação de propriedades dinâmicas de sistemas neuronais acoplados.

O desenvolvimento do modelo HH representou um marco para a neurociência moderna ao descrever, com elevado rigor quantitativo, os mecanismos biofísicos responsáveis pela geração e propagação dos potenciais de ação em neurônios. Baseado em experimentos realizados no axônio gigante da lula, esse modelo incorporou variáveis de estado que descrevem a dinâmica de abertura e fechamento de canais iônicos associadas a uma equação diferencial para o potencial de

membrana, resultando em um sistema de quatro equações diferenciais não lineares de primeira ordem (Hodgkin; Huxley, 1952d). Essa formulação permitiu reproduzir com notável precisão diversas propriedades observadas experimentalmente, como comportamento limiar, períodos refratários, adaptação e geração de pulsos repetitivos, mesmo sem o conhecimento direto das estruturas moleculares responsáveis por esses fenômenos (Kandel et al., 2023). Apesar de sua robustez, este modelo exige conhecimento detalhado das condutâncias e cinéticas de múltiplos canais iônicos, além de apresentar alta complexidade computacional. Como alternativa, modelos matemáticos mais simples foram desenvolvidos com o objetivo de capturar os aspectos qualitativos fundamentais da excitabilidade neuronal, ainda que com menor fidelidade quantitativa. Entre eles, o modelo FHN (FitzHugh, 1961; Nagumo; Arimoto; Yoshizawa, 1962), que reduz o sistema a duas equações diferenciais, uma variável rápida representando o potencial de ativação e uma variável lenta relacionada ao processo de recuperação.

O modelo de FHN, além de descrever qualitativamente a gênese de trens de pulsos periódicos, ou oscilações neuronais, induzidos por correntes externas, constitui uma versão biofísica reduzida que, com base na teoria dos sistemas dinâmicos e na análise do espaço de fases, permite compreender aspectos fundamentais também presentes no modelo de HH e em suas variantes. Essa simplificação incorporada no modelo FHN, portanto, permite investigar com maior clareza e flexibilidade matemática propriedades como ciclos-limite, multiestabilidade, limiares de disparo e transições dinâmicas, utilizando ferramentas da teoria dos sistemas dinâmicos. Assim, considerando a expressiva diversidade estrutural e funcional entre os neurônios, modelos simplificados e genericamente formulados como o FHN, revelam-se frequentemente mais eficazes para capturar propriedades essenciais da dinâmica neuronal, sobretudo em contextos de rede, do que abordagens detalhadas e de alta complexidade (Koch, 1998). Por isso, o modelo FHN é amplamente utilizado em estudos teóricos e computacionais para explorar como propriedades locais (como a excitabilidade e o forçamento externo) e fatores estruturais (como intensidade e tipo de acoplamento) modulam o comportamento coletivo de sistemas neuronais, especialmente no estudo de padrões de disparo, sincronização e multiestabilidade (Dayan; Abbott, 2001).

A formulação de um modelo simplificado de disparo neuronal encontra respaldo na análise das equações do modelo HH, onde se observa que o potencial de membrana e a variável de ativação dos canais de Na^+ evoluem em escalas temporais comparáveis durante a ocorrência de um potencial de ação (Koch, 1998). Em contrapartida, as variáveis correspondentes à inativação dos canais de Na^+ e à ativação dos canais de K^+ apresentam dinâmicas também semelhantes entre si, embora characteristicamente mais lentas. Dada a elevada correlação entre essas variáveis rápidas, justifica-se sua unificação em uma única variável de “ativação”, análogo ao se considerar a ativação do K^+ e a inativação do Na^+ , submetidas ao mesmo estímulo. Como essas variáveis lentas exibem variações temporais com amplitudes semelhantes, é apropriado também representá-las conjuntamente por uma variável, a qual expressa o grau de “refratariedade” da membrana. O sistema bidimensional resultante dessas simplificações, com parâmetros constantes, reproduz, de forma qualitativa, o comportamento dinâmico observado no modelo original HH,

de quatro dimensões, cuja estrutura incorpora funções dependentes das alterações do potencial de membrana de uma célula neuronal (Koch, 1998).

As equações que compõem o modelo de FHN têm origem no trabalho de Van der Pol (1926), que introduziu o oscilador de relaxação, um sistema não linear inicialmente aplicado ao estudo do marca-passo cardíaco (Pol; Mark, 1928). Posteriormente, Bonhoeffer (1948) explorou o espaço de fases no contexto de reações químicas com comportamento excitatório semelhante ao de células nervosas (Bonhoeffer, 1948). Com base nesses avanços, FitzHugh (1961) e, de forma independente, Nagumo, Arimoto e Yoshizawa (1962) propuseram uma formulação em duas equações capaz de descrever qualitativamente os principais eventos associados à excitabilidade neuronal (FitzHugh, 1961; FitzHugh, 1969; Nagumo; Arimoto; Yoshizawa, 1962; Koch, 1998). Devido à sua natureza não linear, o modelo de FHN não admite, em geral, soluções analíticas em forma fechada, o que torna necessário o uso de métodos numéricos para sua integração. Ainda assim, é possível obter informações qualitativas sobre o sistema por meio da análise geométrica do espaço de fases, sem a necessidade de resolver explicitamente as equações. Embora sua origem esteja na neurociência, o modelo FHN também é amplamente aplicável em diversos campos, como fisiologia cardíaca, eletrônica, óptica, dinâmica populacional e processos biológicos como divisão celular (Cebrián-Lacasa et al., 2024). A adoção do modelo de FHN utilizado nesta dissertação justifica-se por sua versatilidade e ampla aplicabilidade em diferentes contextos científicos, que vão além da neurociência. Estudos recentes demonstram que esse modelo tem sido empregado com sucesso na descrição de fenômenos em fisiologia cardíaca, biologia celular, engenharia de sistemas e até mesmo em eletrônica e óptica (Cebrián-Lacasa et al., 2024; Rocșoreanu A. Georgescu, 2000).

A análise da dinâmica do modelo de FHN, sob diferentes condições de parâmetros, pode ser feita por meio de representações gráficas como retratos de fase e planos de parâmetros (Santana et al., 2021; Hoff et al., 2014; Santos, 2013). Essas ferramentas fornecem uma visualização direta das propriedades qualitativas do sistema, como a estabilidade dos pontos de equilíbrio, a existência e forma de ciclos-limite, bem como a sensibilidade estrutural a variações nos parâmetros e condições iniciais. Em particular, os planos de parâmetros permitem delimitar regiões associadas a regimes distintos, como repouso, movimentos periódicos ou multiestabilidade, sendo essenciais para a identificação de zonas críticas que orientam tanto análises numéricas quanto teóricas (Cebrián-Lacasa et al., 2024; Longo; Queirolo; Kuehn, 2024).

A escolha do modelo FHN se fundamenta em sua capacidade de representar, de forma simplificada e eficiente, os aspectos fundamentais da excitabilidade neuronal. Embora derivado como uma redução do modelo HH, o modelo FHN preserva características dinâmicas essenciais, como a excitabilidade e as oscilações de relaxamento, ao mesmo tempo em que reduz consideravelmente a complexidade matemática envolvida. Essa simplificação não compromete a variedade de comportamentos dinâmicos, o que o torna particularmente adequado para análises qualitativas de sistemas neurais. Entre suas propriedades mais relevantes, destacam-se a presença de coexistência de estados, regimes oscilatórios e resposta excitatória a estímulos.

Essas dinâmicas permitem descrever, de maneira acessível, padrões típicos de disparo neuronal, bem como transições entre repouso e atividade oscilatória. A possibilidade de capturar esses comportamentos com um modelo de duas equações diferenciais ordinárias de 1^a ordem é uma vantagem considerável, sobretudo para investigações que requerem exploração sistemática de parâmetros e visualização de retratos de fases (Cebrián-Lacasa et al., 2024).

Além disso, o modelo FHN pode ser naturalmente estendido para considerar interações entre neurônios por meio do acoplamento elétrico. Essa extensibilidade permite a investigação de fenômenos emergentes em sistemas de neurônios acoplados, como propagação de sinais e sincronização (Cebrián-Lacasa et al., 2024). O estudo da sincronização entre neurônios torna-se importante, visto que é um fenômeno coletivo que emerge da interação entre unidades acopladas, sendo essencial para a integração de informações e formação de estados funcionais no cérebro. Estados de sincronização excessiva, por outro lado, estão associados a distúrbios como epilepsia e tremores patológicos (Bennett; Zukin, 2004; Connors; Long, 2004). Dessa forma, o modelo de FHN se apresenta como uma base sólida para explorar, nesta dissertação, os efeitos do acoplamento e do forçamento externo sobre a dinâmica individual e do sistema de neurônios acoplados, permitindo uma análise da diversidade de comportamentos dinâmicos emergentes.

1.1 OBJETIVOS GERAIS

Este trabalho propõe o estudo da dinâmica de sistemas formados por dois neurônios modelados pelo sistema de FHN, acoplados eletricamente e submetidos a um forçamento externo senoidal. Duas configurações são analisadas: acoplamento unidirecional, com forçamento aplicado apenas no primeiro neurônio, e acoplamento bidirecional, com forçamento em ambos. O objetivo central é investigar como diferentes configurações de acoplamento, forças externas e padrões de estímulo influenciam a emergência de comportamentos periódicos, quase-periódicos, caóticos, multiestabilidade e estados de sincronização.

Para tanto, são aplicados métodos numéricos para integração das equações diferenciais ordinárias e cálculo dos expoentes de Lyapunov, a fim de caracterizar os regimes dinâmicos do sistema. A análise abrange a exploração dos espaços de parâmetros, projeções bidimensionais de atratores no espaço de fases, diagramas de bifurcação para identificação das transições entre regimes e o estudo da coexistência de múltiplos atratores. Além disso, são investigadas as bacias de atração, que permitem determinar os conjuntos de condições iniciais que levam o sistema a um comportamento assintótico específico.

Este estudo, ao focar na relação entre a dinâmica individual dos neurônios e o comportamento coletivo do sistema acoplado, busca contribuir para a compreensão dos princípios fundamentais que regem a organização funcional em redes neurais, oferecendo contribuições teóricas relevantes para a neurociência computacional. Mais especificamente, pretende-se caracterizar os regimes oscilatórios e os mecanismos dinâmicos subjacentes, incluindo a identificação de bifurcações e transições entre estados periódicos, quase-periódicos e caóticos; investigar a

ocorrência e os efeitos da multiestabilidade sobre a resposta dos modelos de neurônios acoplados a estímulos variados, ampliando o entendimento da dependência do sistema em relação às condições iniciais e parâmetros; e analisar os padrões de sincronização emergentes sob diferentes regimes de acoplamento e forçamento externo, abrangendo desde a sincronização completa até estados parcialmente sincronizados ou desincronizados.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Para alcançar o objetivo geral proposto, esta dissertação estabelece os seguintes objetivos específicos:

- Apresentar os fundamentos teóricos da teoria de sistemas dinâmicos relevantes para a modelagem matemática de neurônios, abordando conceitos essenciais como estabilidade de pontos de equilíbrio, existência e classificação de ciclos-limite, dinâmicas caóticas e cálculo dos expoentes de Lyapunov, com ênfase na aplicação desses conceitos ao contexto neural.
- Discutir aspectos estruturais e funcionais dos neurônios, enfatizando os mecanismos biofísicos envolvidos na geração e propagação dos potenciais de ação, os tipos de sinapses (químicas e elétricas) e o papel da excitabilidade neuronal na transmissão e processamento de sinais eletroquímicos.
- Explorar os principais modelos matemáticos utilizados para descrever a atividade elétrica de neurônios isolados e acoplados, com atenção especial no modelo de FHN. Abordar sua formulação matemática, interpretação fisiológica simplificada e suas aplicações na análise de redes neuronais, justificando sua escolha para os estudos deste trabalho.
- Analisar detalhadamente a dinâmica do modelo isolado de FHN, identificando pontos de equilíbrio, análise de estabilidade linear, ocorrência e natureza dos ciclos-limite, bem como os diferentes regimes oscilatórios em função dos parâmetros intrínsecos do modelo. Essa análise será realizada por meio de métodos qualitativos e numéricos, conforme exposto no Capítulo 3.
- Investigar os efeitos do acoplamento elétrico unidirecional e do forçamento externo periódico aplicado em apenas um neurônio, sobre a dinâmica conjunta de dois neurônios do tipo FHN. Caracterizar os regimes emergentes, incluindo comportamentos periódicos, quase-periódicos e caóticos, avaliar a presença e extensão da multiestabilidade e mapear a estrutura do espaço de parâmetros para estas configurações.
- Estudar a influência do acoplamento bidirecional com forçamento senoidal compartilhado entre os dois neurônios, analisando a emergência de diferentes padrões de sincronização (completa, parcial, desincronização), o espectro completo dos expoentes de Lyapunov e a reorganização dos regimes dinâmicos no espaço de parâmetros.

- Avaliar a sensibilidade do sistema às condições iniciais e variações nos parâmetros de controle, com o objetivo de identificar as transições entre regimes dinâmicos distintos e as regiões do espaço de parâmetros que apresentam sensibilidade estrutural acentuada, especialmente aquelas associadas à coexistência de múltiplos atratores.
- Identificar e caracterizar padrões emergentes de comportamento coletivo nos sistemas acoplados estudados, tais como multiestabilidade, sincronização e transições dinâmicas, avaliando a relevância desses fenômenos para a compreensão de processos fundamentais de codificação e processamento de informações em redes neurais simplificadas, ressaltando seu potencial impacto para a neurociência computacional.

1.3 ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação está organizada em seis capítulos, que se articulam progressivamente para desenvolver os fundamentos teóricos, os métodos analíticos e numéricos, e os resultados obtidos no estudo da dinâmica de dois neurônios do tipo FHN, sob diferentes configurações de acoplamento elétrico e forçamento externo periódico.

- O **Capítulo 2** estabelece a fundamentação teórica de sistemas dinâmicos para as análises e estudos realizados nesta dissertação. São discutidos os principais conceitos da teoria de sistemas dinâmicos, incluindo classificações de equações diferenciais, sistemas autônomos e não autônomos, espaço de fases, estabilidade de pontos de equilíbrio, ciclos-limite, bifurcações, caracterização de regimes caóticos, bem como definição e interpretação dos expoentes de Lyapunov. Este capítulo também apresenta os métodos qualitativos e computacionais utilizados para a caracterização da dinâmica ao longo do trabalho.
- O **Capítulo 3** aborda os fundamentos biológicos e eletrofisiológicos essenciais à compreensão dos modelos matemáticos utilizados ao longo desta dissertação. São apresentados aspectos estruturais e funcionais dos neurônios, incluindo sua anatomia, os mecanismos de geração e propagação dos potenciais de repouso e de ação, e os processos de comunicação sináptica, tanto elétrica quanto química. Esses elementos estabelecem o embasamento conceitual necessário para a introdução dos modelos matemáticos. Em seguida, são discutidos o modelo de HH e, com maior ênfase, o modelo de FHN. A análise concentra-se no estudo do neurônio isolado descrito por este modelo, destacando sua formulação original, a motivação biológica e matemática subjacente (incluindo sua derivação a partir do oscilador de Van der Pol). São realizadas análises qualitativas, com a construção do retrato de fases, identificação dos pontos de equilíbrio, estudo da estabilidade local por meio da linearização e de autovalores, caracterização de ciclos-limite e identificação dos regimes oscilatórios do sistema. Essa abordagem fornece a base teórica e metodológica indispensável para o estudo da dinâmica de neurônios acoplados, desenvolvido nos capítulos seguintes.

- O **Capítulo 4** apresenta os resultados numéricos da análise da dinâmica de um sistema composto por dois neurônios do tipo FHN acoplados eletricamente de forma unidirecional, em que apenas o neurônio mestre (N_1) é submetido a um forçamento externo senoidal. Esta configuração assimétrica permite explorar como a dinâmica individual de N_1 , operando sob três regimes distintos (periódico, quase-periódico e caótico), influencia o comportamento do segundo neurônio (N_2) e a evolução do sistema acoplado. Para isso, são geradas seções transversais do espaço de parâmetros de sete dimensões, representadas em planos de parâmetros, que permitem visualizar as regiões associadas a diferentes regimes dinâmicos, como oscilações periódicas, quase-periódicas, caos e hipercaos. A análise também inclui a identificação de regiões de coexistência de atratores (multiestabilidade) e bacias de atração associadas, evidenciando a forte dependência das soluções com relação às condições iniciais e parâmetros de acoplamento. O capítulo, portanto, enfatiza como o acoplamento unidirecional e o regime oscilatório de N_1 modulam a emergência de determinados comportamentos no sistema.
- O **Capítulo 5** apresenta a análise dos estudos da dinâmica de dois neurônios FHN acoplados eletricamente de forma bidirecional, ambos submetidos a um forçamento externo senoidal, investigando três cenários distintos: (i) acoplamento de dois sistemas caóticos idênticos, (ii) acoplamento entre um sistema periódico e um sistema caótico, e (iii) acoplamento de dois sistemas periódicos idênticos. O objetivo é caracterizar os regimes dinâmicos emergentes e avaliar a transição de estados assíncronos para sincronizados à medida que a intensidade do acoplamento varia. A investigação inclui a identificação de estruturas periódicas organizadas no espaço de parâmetros, a análise da coexistência de atratores (multiestabilidade), e o cálculo do espectro de expoentes de Lyapunov para caracterização dos regimes dinâmicos. A sincronização é analisada com ênfase nos casos (i) e (ii), interpretando os padrões observados a partir da interação entre a dinâmica individual dos neurônios e os efeitos do acoplamento bidirecional.
- O **Capítulo 6** apresenta as considerações finais do trabalho, sintetizando os principais resultados obtidos, discutindo suas implicações para a modelagem de sistemas de neurônios acoplados e sugerindo possíveis extensões, tanto em termos de complexidade dos modelos quanto de configurações e tipos de acoplamento, no âmbito da neurociência computacional e da teoria de sistemas dinâmicos.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Este capítulo estabelece os fundamentos teóricos para a análise desenvolvida ao longo desta dissertação. Inicialmente, apresenta-se a classificação dos sistemas dinâmicos, com ênfase em sua evolução temporal, linearidade, não linearidade e na possível dependência explícita do tempo. Em seguida, são introduzidos conceitos fundamentais como espaço de fases, estabilidade de pontos de equilíbrio, bifurcações e expoentes de Lyapunov. Tais ferramentas serão utilizadas para explorar as propriedades do modelo de FHN, detalhado no Capítulo 3, bem como caracterizar os regimes dinâmicos presentes nos sistemas de dois modelos de FHN sob acoplamento e forçamentos externos, foco central desta dissertação, apresentado nos Capítulos 4 e 5.

2.1 SISTEMAS DINÂMICOS

Sistemas dinâmicos constituem modelos matemáticos que descrevem a evolução temporal das variáveis que definem o estado de um sistema, a partir de condições iniciais especificadas. Em sistemas *determinísticos*, essa evolução é totalmente determinada por essas condições iniciais e pelas equações que regem sua dinâmica (Cencini; Cecconi; Vulpiani, 2010). Quanto à sua natureza temporal, os sistemas dinâmicos podem ser classificados em dois tipos: de tempo contínuo, modelados por *equações diferenciais*, e de tempo discreto, representados por *equações de diferenças* ou *mapas iterativos* (Monteiro, 2019). Equações diferenciais são utilizadas para modelar sistemas cuja evolução ocorre de forma contínua no tempo. Nelas, derivadas representam taxas de variação instantâneas, e o tempo é tratado como uma variável contínua, o que permite descrever o comportamento do sistema em qualquer instante. Essa abordagem é amplamente adotada nas ciências exatas e engenharias (Strogatz, 2015). Por outro lado, equações de diferenças modelam sistemas cuja evolução ocorre em instantes discretos de tempo, com o tempo representado por uma variável discreta, geralmente indexada por inteiros ($n = 0, 1, 2, \dots$). Nesses casos, o estado do sistema em $n + 1$ depende de seu estado em n (ou em estados anteriores), e a solução assume a forma de uma sequência, não de uma função contínua. Mapas iterativos são frequentemente empregados para analisar comportamentos periódicos ou caóticos, especialmente como aproximações ou simplificações de sistemas contínuos (Strogatz, 2015).

As equações diferenciais que envolvem apenas uma variável independente são denominadas *equações diferenciais ordinárias* (EDOs), enquanto aquelas que dependem de duas ou mais variáveis independentes recebem o nome de *equações diferenciais parciais* (EDPs) (Strogatz, 2015). Neste trabalho, bem como nas seções subsequentes, trataremos exclusivamente de EDOs.

A forma geral de um sistema de n EDOs de primeira ordem pode ser expressa como:

$$\begin{aligned}\frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, \dots, x_n), \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, \dots, x_n),\end{aligned}\tag{2.1.1}$$

em que t representa a variável independente (tempo), x_1, \dots, x_n são as variáveis de estado (ou variáveis dependentes) e f_1, \dots, f_n são funções que definem a dinâmica do sistema, variando de acordo com o fenômeno modelado. De forma mais compacta, o sistema (2.1.1) pode ser escrito na notação vetorial:

$$\frac{d\vec{x}}{dt} = \vec{f}(\vec{x}),\tag{2.1.2}$$

em que $\vec{x}(t) \in \mathbb{R}^n$ é o vetor de variáveis de estado e $\vec{f}: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ representa o campo vetorial que define a evolução do sistema.

Os sistemas dinâmicos também podem ser classificados em *lineares* ou *não lineares*, de acordo com a estrutura das equações que os definem. Um sistema é dito *linear* quando a equação diferencial que o descreve envolve apenas termos de primeiro grau na variável dependente e em suas derivadas. Em outras palavras, a equação não contém termos como produtos entre variáveis, potências superiores a um ou funções não lineares, como exponenciais, logarítmicas ou trigonométricas (Monteiro, 2019). A forma geral de uma equação diferencial linear de ordem n é dada por:

$$\alpha_0(t) \frac{d^n x(t)}{dt^n} + \alpha_1(t) \frac{d^{n-1} x(t)}{dt^{n-1}} + \cdots + \alpha_{n-1}(t) \frac{dx(t)}{dt} + \alpha_n(t)x(t) = F(t),\tag{2.1.3}$$

em que os coeficientes $\alpha_i(t)$, com $i = 0, 1, \dots, n$, e o termo de forçamento externo $F(t)$ são funções da variável independente t . Quando esses coeficientes são constantes, o sistema é classificado como um *sistema de parâmetros constantes*. Caso contrário, se os coeficientes variam explicitamente com o tempo, o sistema é dito de *parâmetros variáveis*. A equação (2.1.3) é considerada linear porque representa uma combinação linear da função $x(t)$ e de suas derivadas, ponderadas por funções dependentes apenas de t . A linearidade é uma propriedade que facilita significativamente a análise matemática, permitindo, por exemplo, a aplicação do princípio da superposição e a obtenção de soluções gerais por métodos clássicos.

Sistemas lineares satisfazem o *princípio da superposição*, o qual compreende dois componentes fundamentais: a *aditividade* e a *homogeneidade*. O princípio da aditividade estabelece que, se $x_1(t)$ e $x_2(t)$ são soluções de um sistema linear associadas, respectivamente, aos termos de entrada $F_1(t)$ e $F_2(t)$, então a soma $x_1(t) + x_2(t)$ é solução correspondente à entrada $F_1(t) + F_2(t)$. Por sua vez, a homogeneidade afirma que, se $x(t)$ é solução associada a uma entrada $F(t)$, então $kx(t)$ é solução associada à entrada $kF(t)$, para qualquer constante escalar k . Essas duas propriedades podem ser reunidas no chamado *princípio da superposição de efeitos*, segundo o qual a

entrada $k_1F_1(t) + k_2F_2(t)$ gera, como resposta, a solução $k_1x_1(t) + k_2x_2(t)$. Esse comportamento é consequência direta da estrutura linear das equações diferenciais, nas quais todos os termos aparecem como combinações proporcionais da variável de estado e de suas derivadas (Monteiro, 2019).

Por outro lado, sistemas dinâmicos *não lineares* são definidos por equações que apresentam termos não lineares, como produtos entre variáveis, potências superiores a um, ou funções não lineares, tais como exponenciais, trigonométricas ou logarítmicas (Monteiro, 2019). Essas equações não podem ser expressas como combinações lineares das variáveis de estado e de suas derivadas, e, portanto, não satisfazem o princípio da superposição. Isso significa que a soma de duas soluções não é, em geral, uma solução válida, e que multiplicar uma solução por uma constante não garante a obtenção de uma nova solução. Além disso, diferentemente dos sistemas lineares, que frequentemente admitem soluções analíticas em forma fechada (descritas por expressões explícitas envolvendo funções conhecidas) os sistemas não lineares, em sua maioria, não possuem soluções exatas acessíveis. A complexidade introduzida pela não linearidade exige o uso de métodos alternativos, como a análise qualitativa do espaço de fases, técnicas de linearização das equações, simulações numéricas e métodos perturbativos. Tais ferramentas são indispensáveis para a investigação da dinâmica desses sistemas e permitem aplicar análises feitas em equações lineares, como estabilidade, temas que serão abordados com maior profundidade nas seções.

No estudo da dinâmica de sistemas descritos por equações diferenciais de ordem n , é comum reescrever essas equações na forma de um sistema equivalente composto por n equações diferenciais de primeira ordem. Essa reformulação é amplamente adotada tanto por razões teóricas quanto computacionais: ela permite representar a evolução do sistema no espaço de fases, viabilizando análises qualitativas, além de permitir a implementação em algoritmos de integração numérica, que operam sobre equações de primeira ordem. Considerando a equação linear geral da forma (2.1.3), é possível realizar uma mudança de variáveis que transforma a equação de ordem n em um sistema de n equações de primeira ordem. Definindo $x_1(t) \equiv x(t)$, tem-se:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1(t)}{dt} &= x_2(t), \\ \frac{dx_2(t)}{dt} &= x_3(t), \\ &\vdots \\ \frac{dx_{n-1}(t)}{dt} &= x_n(t), \\ \frac{dx_n(t)}{dt} &= \frac{F(t)}{\alpha_0(t)} - \frac{\alpha_n(t)}{\alpha_0(t)}x_1(t) - \frac{\alpha_{n-1}(t)}{\alpha_0(t)}x_2(t) - \cdots - \frac{\alpha_1(t)}{\alpha_0(t)}x_n(t). \end{aligned} \tag{2.1.4}$$

A principal vantagem dessa abordagem está na adequação aos métodos numéricos de integração, como os métodos de Euler, Runge-Kutta e suas variantes, que são formulados para operar sobre sistemas de primeira ordem (Monteiro, 2019). Além disso, essa transformação permite empregar

técnicas de análise qualitativa, como a construção de retratos de fase, a avaliação da estabilidade de pontos de equilíbrio e a identificação de ciclos-limite. Ao representar explicitamente as variáveis de estado em um espaço n -dimensional, essa forma facilita a interpretação geométrica da dinâmica do sistema e torna possível aplicar ferramentas clássicas da teoria de sistemas dinâmicos (Monteiro, 2019).

A investigação do comportamento de sistemas dinâmicos descritos por equações diferenciais pode ser conduzida, em termos gerais, por três abordagens complementares: *analítica*, *numérica* e *qualitativa* (Monteiro, 2019). Cada uma dessas estratégias oferece ferramentas específicas para a compreensão da dinâmica do sistema, e sua aplicabilidade depende da estrutura das equações envolvidas. A abordagem *analítica* tem como objetivo a obtenção de *soluções fechadas*, ou seja, expressões explícitas obtidas por integração direta das equações diferenciais, válidas para quaisquer condições iniciais e valores dos parâmetros. Quando tal solução geral é conhecida, basta substituir os parâmetros e as condições iniciais específicas para descrever completamente a evolução do sistema. Contudo, a aplicação desse método é limitada: em sistemas não lineares ou de alta complexidade, a obtenção de soluções analíticas torna-se, em geral, inviável. Diante dessa limitação, recorre-se frequentemente à *abordagem numérica*, que consiste em integrar as equações diferencialmente de forma aproximada, avaliando o sistema em instantes discretos de tempo. A partir de condições iniciais e valores fixados dos parâmetros, calcula-se a trajetória correspondente de maneira computacional. Diferentemente da abordagem analítica, a solução numérica é restrita ao cenário específico adotado, o que limita sua generalização. Ainda assim, trata-se de uma ferramenta essencial, especialmente para modelos nos quais não há solução exata disponível (Monteiro, 2019). Por fim, a *abordagem qualitativa* permite a análise do comportamento dinâmico do sistema sem a necessidade de resolver as equações explicitamente. Por meio da construção e interpretação de retratos de fase, campos vetoriais e propriedades geométricas das soluções, é possível identificar características fundamentais, como a existência e a estabilidade de pontos de equilíbrio, a presença de ciclos-limite, bifurcações e o comportamento assintótico das trajetórias. Essa abordagem é especialmente útil em sistemas não lineares.

Como será detalhado no Capítulo 3, em especial na seção 3.3, o modelo de FHN é formulado como um sistema de duas equações diferenciais ordinárias de primeira ordem. Essa representação resulta da reformulação de uma equação diferencial de segunda ordem por meio da introdução de uma variável auxiliar, permitindo reescrever o modelo em uma forma mais adequada para análise teórica e implementação computacional. A investigação da dinâmica desse modelo é conduzida principalmente por meio de técnicas *qualitativas*, com base na análise do espaço de fases. Serão examinados aspectos como a estabilidade dos pontos de equilíbrio, a descrição das trajetórias das variáveis de estado no espaço de fases e implicações no contexto da excitabilidade neuronal.

Nos Capítulos 4 e 5, são adotadas técnicas *numéricas* para a integração das equações diferenciais que descrevem sistemas de modelos de FHN acoplados e sujeitos a forçamentos externos periódicos. Trata-se de sistemas não lineares e acoplados, cuja complexidade inviabiliza

soluções analíticas. O objetivo dessas simulações computacionais é caracterizar os regimes dinâmicos emergentes a partir da exploração do espaço de parâmetros. Para isso, são construídos diagramas de bifurcação, projeções bidimensionais das bacias de atração e de atratores no espaço de fases. Essas ferramentas permitem caracterizar os regimes dinâmicos, coexistência de atratores no espaço de fases e estudo da influência do acoplamento e do forçamento externo no comportamento do sistema.

2.1.1 Espaço de fases (Espaço de estados)

Espaço de fases (ou *espaço de estados*) é um espaço onde podemos visualizar todos os estados possíveis de um sistema, em que cada ponto nesse espaço representa um estado diferente do sistema. Em outras palavras, o estado de um sistema dinâmico pode ser representado por um ponto em um espaço abstrato n -dimensional denominado *espaço de fases*. Cada dimensão desse espaço corresponde a uma variável de estado do sistema, denotada por $x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)$, que, em conjunto, determinam completamente sua configuração em um instante de tempo t (Monteiro, 2019; Strogatz, 2015). A dimensão do espaço de fases é determinada pelo número de equações diferenciais de primeira ordem necessárias para descrever a evolução temporal do sistema. A evolução do sistema é governada pela Eq. (2.1.2), em que $\vec{x}(t) = [x_1(t), \dots, x_n(t)]$ é o vetor de estado e \vec{f} representa o campo vetorial, como discutido anteriormente. A solução $\vec{x}(t)$, também chamada de *fluxo*, corresponde a uma trajetória contínua no espaço de fases, cuja trajetória depende da condição inicial atribuída ao sistema. A derivada temporal $d\vec{x}(t)/dt$ representa a velocidade com que o sistema percorre essa trajetória, indicando a direção local de evolução do sistema (Strogatz, 2015). O conjunto de todas as trajetórias geradas a partir de diferentes condições iniciais define o chamado *retrato de fases* (Monteiro, 2019). A análise do retrato de fases possibilita inferir o comportamento assintótico das soluções e compreender a evolução do sistema.

No âmbito mais amplo da teoria dos sistemas dinâmicos, que inclui sistemas dissipativos, não hamiltonianos e sujeitos a forçamentos externos, o termo “espaço de fases” é utilizado de maneira mais geral para denotar o espaço das variáveis de estado que descrevem a configuração instantânea do sistema. Trata-se, portanto, de uma extensão conceitual que mantém a ideia fundamental de representar geometricamente a evolução temporal do sistema por meio de trajetórias no espaço das variáveis de estado.

Como exemplo, no modelo de FHN analisado nesta dissertação, o espaço de fases é bidimensional, composto por duas variáveis de estado. Cada ponto nesse plano representa o estado do sistema e pode ser associado aos estados fisiológicos assumidos por um neurônio na geração de um potencial de ação, e sua trajetória revela a evolução da atividade da célula neuronal ao longo do tempo. A interpretação geométrica dessas trajetórias será central para a análise qualitativa desenvolvida no Capítulo 3, mais especificamente, na seção 3.3.

2.1.2 Sistemas autônomos e não autônomos

Um sistema de equações diferenciais, sejam elas lineares ou não lineares, é dito *autônomo* quando não há dependência explícita do tempo em suas equações, isto é, a variável temporal t não aparece diretamente nas funções que definem a dinâmica do sistema. O sistema apresentado na Eq. (2.1.1) é um exemplo típico de sistema autônomo, pois as funções f_n dependem exclusivamente das variáveis de estado x_1, \dots, x_n .

Em contraste, um sistema é classificado como *não autônomo* quando há dependência explícita do tempo em pelo menos uma das equações, seja por meio de uma função de entrada externa, uma força periódica ou pela presença da variável temporal em coeficientes do sistema (Monteiro, 2019). A forma geral de um sistema não autônomo com n variáveis de estado pode ser escrita como:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, \dots, x_n, t), \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, \dots, x_n, t), \end{aligned} \tag{2.1.5}$$

Do ponto de vista analítico e computacional, é frequentemente conveniente transformar um sistema não autônomo em um sistema autônomo de dimensão superior, por meio da introdução explícita do tempo como uma variável dinâmica adicional. Definindo-se $x_{n+1} \equiv t$, reescreve-se o sistema (2.1.5) na forma:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, \dots, x_n, x_{n+1}), \\ &\vdots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, \dots, x_n, x_{n+1}), \\ \frac{dx_{n+1}}{dt} &= 1. \end{aligned} \tag{2.1.6}$$

Assim, o sistema resultante é autônomo, porém com uma dimensão adicional no espaço de fases, que passa a ser $(n + 1)$ -dimensional (Monteiro, 2019). Essa transformação permite a aplicação direta de diversas ferramentas analíticas e numéricas desenvolvidas para sistemas autônomos, incluindo a construção de retratos de fase e análise de estabilidade, por exemplo.

Além disso, muitos métodos numéricos para integração, como os métodos de Euler e Runge-Kutta, são formulados para sistemas autônomos. A transformação para uma forma autônoma simplifica a implementação computacional e assegura a consistência na avaliação da estabilidade numérica, visto que o tempo passa a ser tratado como uma variável de estado sujeita à dinâmica interna do sistema.

No contexto desta dissertação, o modelo de FHN, apresentado no Capítulo 3, é um sistema autônomo quando considerado sem corrente ou forçamento externo. Por outro lado, os sistemas compostos por dois neurônios acoplados estudados nos Capítulos 4 e 5 configuram-se como

sistemas não autônomos, uma vez que incluem termos de forçamento externo com dependência explícita do tempo, refletindo a influência de estímulos temporais na dinâmica neuronal.

2.1.3 Estabilidade e pontos de equilíbrio

No estudo de sistemas dinâmicos, os pontos de equilíbrio representam soluções estacionárias das equações diferenciais, ou seja, estados em que o sistema permanece invariável ao longo do tempo, desde que não sofra perturbações. Em sistemas autônomos descritos por equações da forma

$$\frac{d\vec{x}}{dt} = \vec{f}(\vec{x}), \quad (2.1.7)$$

um ponto \vec{x}^* é chamado de *ponto de equilíbrio* se satisfaz $\vec{f}(\vec{x}^*) = \vec{0}$. A análise da estabilidade desses pontos é essencial para a compreensão do comportamento do sistema dinâmico em sua vizinhança.

Um ponto de equilíbrio é *estável* se pequenas perturbações no estado inicial do sistema, isto é, desvios suficientemente pequenos em relação ao ponto de equilíbrio, não causam afastamentos significativos da trajetória original. Mais precisamente, a solução permanece dentro de uma região tolerável ao redor do equilíbrio ao longo do tempo. Se, além disso, essas trajetórias convergem para o ponto de equilíbrio conforme $t \rightarrow \infty$, o ponto é classificado como *assintoticamente estável*. Caso pequenas perturbações resultem em trajetórias que se afastam do equilíbrio com o tempo, o ponto é dito *instável* (Strogatz, 2015).

A estabilidade é, portanto, uma propriedade que depende não apenas da solução em si, mas também do comportamento do campo vetorial na vizinhança do ponto considerado. Essa abordagem local permite estender conclusões qualitativas sobre a dinâmica do sistema para além das soluções obtidas numericamente, que são sempre restritas a condições iniciais e parâmetros específicos (Monteiro, 2019).

Além da estabilidade de soluções individuais, também se pode considerar a estabilidade da própria equação diferencial frente a perturbações estruturais. Nesse contexto, analisa-se se sistemas com pequenas variações em seus parâmetros ou na forma funcional das equações mantêm características qualitativas similares. Quando isso ocorre, diz-se que o sistema é *estruturalmente estável*, o que confere maior robustez ao modelo sob incertezas ou flutuações nos dados (Monteiro, 2019).

Quando a condição inicial coincide com um ponto de equilíbrio, ou seja, $\vec{x}(0) = \vec{x}^*$, o sistema permanece nesse estado para todo tempo t , pois, por definição, a derivada temporal da solução é nula: $d\vec{x}/dt = 0$. Assim, a solução constante $\vec{x}(t) = \vec{x}^*$ descreve uma trajetória trivial do sistema. No entanto, o interesse maior recai sobre o comportamento de soluções $\vec{x}(t)$ cujas condições iniciais estão próximas, mas não coincidem exatamente com \vec{x}^* . É com base nessa análise que se define a *estabilidade no sentido de Lyapunov* (Monteiro, 2019).

De acordo com essa definição, um ponto de equilíbrio \vec{x}^* é considerado *estável* se, para todo desvio inicial suficientemente pequeno, isto é, para toda condição inicial dentro de uma

vizinhança de tolerância prescrita, a solução $\vec{x}(t)$ permanecer confinada a essa vizinhança para todo o tempo t . Se, além disso, tais trajetórias convergem para \vec{x}^* ao longo do tempo, o ponto é classificado como *assintoticamente estável*. Essa condição garante não apenas a permanência nas proximidades do equilíbrio, mas o retorno gradual a ele após perturbações. Quando essa propriedade vale apenas em uma vizinhança finita ao redor do ponto, trata-se de *estabilidade assintótica local*. Já se todas as trajetórias do espaço de fases, independentemente da condição inicial, convergirem para \vec{x}^* , o ponto é dito *globalmente assintoticamente estável*. Em ambos os casos, o ponto de equilíbrio é um *atrator*, e o conjunto de todas as condições iniciais que resultam em convergência para ele constitui sua *bacia de atração* (Monteiro, 2019). Por outro lado, se toda trajetória suficientemente próxima de \vec{x}^* permanece nas suas imediações para todo tempo, mas não converge para o ponto quando ao longo do tempo, então \vec{x}^* é classificado como *neutramente estável* ou *marginalmente estável*. Em tais casos, a distância entre a trajetória $\vec{x}(t)$ e o ponto de equilíbrio pode oscilar ou permanecer constante, mas sem crescimento nem decaimento ao longo do tempo (Monteiro, 2019).

Se pequenas perturbações aplicadas a uma condição inicial próxima a um ponto de equilíbrio \vec{x}^* resultam no afastamento progressivo da trajetória $\vec{x}(t)$ ao longo do tempo, então \vec{x}^* é classificado como um ponto de equilíbrio *instável*. Nesse caso, apesar de a trajetória iniciar-se nas imediações de \vec{x}^* , ela não permanece próxima indefinidamente e, eventualmente, diverge de forma significativa, caracterizando a perda de estabilidade (Monteiro, 2019).

Em sistemas não autônomos, o conceito de ponto de equilíbrio generaliza-se para uma solução constante \vec{x}^* que satisfaz $\vec{f}(\vec{x}^*, t) = \vec{0}$ para todo t . Embora a definição formal se assemelhe à do caso autônomo, a presença da variável temporal explícita introduz particularidades importantes, especialmente no que diz respeito à influência do instante inicial t_0 sobre a evolução da trajetória. Nesse contexto, um ponto de equilíbrio \vec{x}^* é dito *estável* se, dada qualquer tolerância pré-definida para o afastamento, existe um desvio inicial suficientemente pequeno que garante que a solução permaneça dentro dessa tolerância para todo $t > t_0$. Se essa propriedade for independente da escolha de t_0 , o ponto é denominado *uniformemente estável*. De maneira análoga, o equilíbrio é *assintoticamente estável* se, além de permanecer próximo de \vec{x}^* , a trajetória converge para ele ao longo do tempo; e é *uniformemente assintoticamente estável* se essa convergência também for independente do instante inicial. Caso haja, mesmo para desvios arbitrariamente pequenos, a possibilidade de afastamento progressivo da trajetória, o ponto é considerado *instável*.

Por outro lado, em sistemas autônomos, o ponto de equilíbrio \vec{x}^* é obtido diretamente da condição $\vec{f}(\vec{x}^*) = \vec{0}$, e sua estabilidade pode ser investigada por meio da análise dos autovalores da matriz Jacobiana. No entanto, quando o mesmo fenômeno é descrito por um sistema não autônomo com forçamento externo aditivo, na forma $d\vec{x}/dt = \vec{f}(\vec{x}) + \vec{g}(t)$, o conceito clássico de ponto de equilíbrio pode não se aplicar, sobretudo se $\vec{g}(t)$ for explicitamente variável. Nesse caso, a equação $d\vec{x}/dt = \vec{f}(\vec{x}) + \vec{g}(t)$ pode não admitir nenhuma solução constante ao longo do tempo (Monteiro, 2019). Diante dessa limitação, adota-se frequentemente a busca por *soluções*

de referência, como órbitas periódicas, em casos de forçamentos periódicos, ou trajetórias quase-periódicas, em presença de perturbações harmônicas de pequena amplitude. Essas soluções generalizam a noção de equilíbrio e se tornam os novos objetos de análise de estabilidade. O estudo de sua estabilidade requer técnicas específicas, como o uso de *funções de Lyapunov dependentes do tempo* ou o *método de Floquet*, especialmente desenvolvido para tratar soluções periódicas em sistemas lineares ou linearizados com coeficientes periódicos (Monteiro, 2019; Fiedler-Ferrara; Prado, 1994).

Ainda assim, quando o forçamento é pequeno ou apresenta periodicidade estável, e os parâmetros do sistema permanecem constantes, tais soluções costumam preservar propriedades qualitativas do sistema autônomo original. Entre essas propriedades, destacam-se a estabilidade local, o comportamento oscilatório e a convergência assintótica. Essa correspondência entre os regimes autônomo e não autônomo é de especial relevância em aplicações físicas e biológicas, nas quais variações temporais externas não eliminam, necessariamente, a estrutura fundamental do fenômeno modelado. Tais considerações serão particularmente importantes no estudo de neurônios submetidos a forçamentos externos no modelo de FHN, como discutido nos capítulos subsequentes.

Nesta dissertação, a análise de estabilidade e de pontos de equilíbrio será conduzida no contexto do modelo de FHN, apresentado na seção 3.3 do Capítulo 3. Para tal, será utilizada a teoria de estabilidade em sistemas dinâmicos bidimensionais, a qual permite a caracterização qualitativa do comportamento das soluções e será formalmente desenvolvida nas seções seguintes. O modelo adotado, descrito pelas Eqs. (3.3.13), configura-se como um sistema autônomo de equações diferenciais ordinárias quando não há forçamento externo dependente do tempo, ou quando este é constante.

Nos Capítulos 4 e 5, serão considerados sistemas de modelos de FHN sujeitos a forçamentos periódicos, caracterizando sistemas não autônomos. Embora não se realizem, nesses casos, análises formais de pontos de equilíbrio, uma vez que tais soluções deixam de existir ou se tornam dependentes do tempo, destaca-se que, sob forçamentos periódicos ou de pequena amplitude, as soluções resultantes frequentemente mantêm propriedades qualitativas do sistema autônomo original. Essa correspondência justifica a ênfase na análise do caso autônomo ao longo deste trabalho, na medida em que oferece uma base robusta para a compreensão do comportamento dinâmico mesmo diante da introdução de variações temporais, mantendo a fidelidade ao fenômeno físico modelado.

2.1.3.1 Estabilidade em sistemas unidimensionais

Considere um sistema dinâmico autônomo unidimensional descrito por uma equação diferencial ordinária de primeira ordem:

$$\dot{x} = f(x). \quad (2.1.8)$$

Neste caso, o estado do sistema é completamente determinado por um único ponto de fase $x \in \mathbb{R}$, cuja evolução temporal é regida pela função $f(x)$. As soluções $x(t)$ da Eq. (2.1.8), obtidas a partir de condições iniciais $x(0) = x_0$, definem as trajetórias do sistema ao longo do tempo.

Os pontos de equilíbrio, denotados por x^* , são aqueles que satisfazem $f(x^*) = 0$. Nesses pontos, a derivada temporal se anula, e portanto a solução permanece constante: $x(t) = x^*$ para todo t . A análise da estabilidade local desses pontos pode ser conduzida de forma qualitativa por meio de um esboço da função $f(x)$ e de seu campo vetorial associado.

A representação gráfica das soluções em função de suas posições no espaço de fase, conhecida como retrato de fases, permite visualizar a direção e o comportamento das trajetórias próximas aos pontos de equilíbrio. Em particular, a análise do sinal de $f'(x)$ em torno de x^* indica se pequenas perturbações iniciais tendem a se dissipar (caso estável) ou a se amplificar (caso instável). Assim, mesmo em sistemas unidimensionais, é possível determinar a estabilidade de forma intuitiva e rigorosa, sem recorrer a métodos matriciais ou lineares, os quais se tornam indispensáveis em sistemas de dimensão superior.

Além da análise qualitativa por meio do campo vetorial $f(x)$, é possível examinar a estabilidade de um ponto de equilíbrio x^* de forma quantitativa, por meio da linearização da equação diferencial em sua vizinhança. Considerando uma pequena perturbação $\eta(t) = x(t) - x^*$, substituímos na Eq. (2.1.8) e expandimos $f(x)$ em série de Taylor em torno de x^* :

$$\dot{\eta} = f(x^* + \eta) = f(x^*) + f'(x^*)\eta + \mathcal{O}(\eta^2). \quad (2.1.9)$$

Desprezando os termos de ordem superior, válidos apenas para perturbações suficientemente pequenas, e utilizando o fato de que $f(x^*) = 0$, obtemos a aproximação linear:

$$\dot{\eta} \approx f'(x^*)\eta, \quad (2.1.10)$$

denominada equação linearizada em torno do ponto de equilíbrio. Como $\dot{\eta} \equiv d\eta/dt$, temos que:

$$d\eta/dt = f'(x^*)\eta$$

$$d\eta/\eta = f'(x^*)dt.$$

Integrando a Eq. (??):

$$\log(\eta) = f't.$$

$$\eta = \exp(f't). \quad (2.1.11)$$

A dinâmica de $\eta(t)$ é então determinada pelo sinal da derivada $f'(x^*)$. Se $f'(x^*) < 0$, a perturbação decai exponencialmente, de acordo com a Eq. (2.1.11), o que caracteriza x como estável; se $f'(x^*) > 0$, a perturbação cresce com o tempo, indicando instabilidade. No caso limite $f'(x^*) = 0$,

a linearização não é conclusiva, exigindo uma análise mais detalhada, por exemplo, considerando termos de ordem superior, uma vez que podem surgir comportamentos como estabilidade marginal, meia-estabilidade ou instabilidade dependendo da forma local de $f(x)$.

Outro aspecto importante da linearização é a possibilidade de estimar a escala temporal característica da resposta do sistema, dada por $1/|f'(x^*)|$, que fornece uma medida do tempo necessário para que a trajetória se afaste ou retorne ao equilíbrio, em resposta a uma perturbação inicial (Strogatz, 2015).

Por fim, é útil interpretar a equação $\dot{x} = f(x)$ como um campo vetorial unidimensional, definido ao longo do eixo real. Esse campo pode ser visualizado como o escoamento de um fluido, que se desloca para a direita quando $f(x) > 0$ e para a esquerda quando $f(x) < 0$. Os pontos onde $f(x) = 0$ correspondem a regiões de equilíbrio, nas quais o fluxo se anula. A direção do escoamento nas vizinhanças desses pontos permite identificar a estabilidade: se o fluxo converge para o ponto de equilíbrio, este é atrator; se diverge, é repulsor. Essa analogia fornece uma intuição visual valiosa para a análise de sistemas unidimensionais.

2.1.3.2 Estabilidade de sistemas bidimensionais

Os sistemas lineares bidimensionais constituem a classe mais simples de modelos em dimensão superior a um. (Strogatz, 2015). Apesar de sua simplicidade estrutural, exercem papel central na classificação de estabilidade de pontos de equilíbrio e sistemas não lineares. Essa importância decorre do fato de que, nas vizinhanças de pontos de equilíbrio, sistemas não lineares podem ser aproximados por sistemas lineares via linearização. A partir da formulação geral do sistema linear, mostra-se como este pode ser escrito na forma matricial e a existência de um ponto de equilíbrio no espaço de fase. Em seguida, abordaremos a resolução do sistema por meio da busca de soluções exponenciais, o que conduz ao conceito de autovalores e autovetores da matriz associada. A partir da equação característica, exploraremos a relação entre o traço e o determinante da matriz. Com isso, classificaremos os pontos de equilíbrio quanto à sua estabilidade (assintótica, instável ou estável) e quanto à natureza das trajetórias (nós, focos, espirais, pontos de sela e centros), fornecendo uma base para a construção de retratos de fase, estudo das soluções do sistema e para a análise local de sistemas não lineares via linearização.

Seja o sistema linear bidimensional:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= a_{11}x + a_{12}y, \\ \dot{y} &= a_{21}x + a_{22}y,\end{aligned}\tag{2.1.12}$$

em que a_{11} , a_{12} , a_{21} e a_{22} são parâmetros constantes, $\dot{x} = dx/dt$ e $\dot{y} = dy/dt$. Esse sistema pode ser reescrito na forma matricial:

$$\vec{\dot{u}} = A\vec{v},\tag{2.1.13}$$

em que $\dot{\vec{u}} = d\vec{v}/dt$ e:

$$\vec{u}(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}, \quad A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}. \quad (2.1.14)$$

Para $(x, y) = (0, 0)$, temos $\dot{\vec{u}} = \vec{0}$, portanto, é ponto de equilíbrio P em $(x^*, y^*) = (0, 0)$ para quaisquer que sejam os valores dos parâmetros constantes. Procuramos por soluções do sistema (2.1.12) na seguinte forma:

$$\begin{aligned} x(t) &= x_0 e^{\mu t}, \\ y(t) &= y_0 e^{\mu t}. \end{aligned} \quad (2.1.15)$$

Substituindo as Eqs. (2.1.15) em (2.1.12) e cancelando os termos $e^{\mu t}$, obtemos o seguinte sistema:

$$\begin{aligned} (a_{11} - \mu)x_0 + a_{12}y_0 &= 0, \\ a_{21}x_0 + (a_{22} - \mu)y_0 &= 0, \end{aligned} \quad (2.1.16)$$

que admite solução trivial $(x_0, y_0) = (0, 0)$. Para obter soluções não triviais, a matriz associada deve ter determinante nulo:

$$\det(A - \mu I) = 0, \quad (2.1.17)$$

sendo que I é a matriz identidade 2×2 . Isso conduz à equação:

$$(a_{11} - \mu)(a_{22} - \mu) - a_{12}a_{21} = 0, \quad (2.1.18)$$

da qual é obtido polinômio característico da matriz A :

$$\mu^2 - \tau\mu + \Delta = 0, \quad (2.1.19)$$

sendo $\text{tr}(A)$ o traço e Δ o determinante da matriz A :

$$\begin{aligned} \tau &= \text{tr}(A) = a_{11} + a_{22}, \\ \Delta &= \det(A) = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}. \end{aligned} \quad (2.1.20)$$

As raízes desse polinômio, que são os autovalores μ_1 e μ_2 , são dadas por:

$$\mu_{1,2} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}. \quad (2.1.21)$$

Cada autovalor μ associado a um autovetor \vec{v}_0 satisfaz:

$$A\vec{v}_0 = \mu\vec{u}_0. \quad (2.1.22)$$

Se \vec{u}_0 é um autovetor, então qualquer múltiplo não nulo $\alpha\vec{u}_0$ também é autovetor associado ao mesmo autovalor. A solução geral do sistema (2.1.13) pode ser expressa como uma combinação linear das soluções associadas a cada autovalor:

$$\vec{u}(t) = \alpha_1 \vec{u}_{01} e^{\mu_1 t} + \alpha_2 \vec{u}_{02} e^{\mu_2 t}, \quad (2.1.23)$$

em que \vec{u}_{01} e \vec{u}_{02} são autovetores linearmente independentes de A e α_1, α_2 são constantes determinadas pelas condições iniciais.

A estabilidade do ponto de equilíbrio $P = (x^*, y^*)$ de um sistema linear, bem como o comportamento das trajetórias em sua vizinhança, são determinados pelos autovalores μ_1 e μ_2 . Especificamente, a natureza das raízes (reais, complexas conjugadas, com sinais iguais ou opostos, ou imaginárias puras) é relevante para a classificação de estabilidade dos pontos de equilíbrio (Monteiro, 2019). A análise pode, portanto, ser realizada com base no traço $\tau = \text{tr}(A)$ e no determinante $\Delta = \det(A)$.

Se os autovalores $\mu_{1,2}$ são reais, isto é, $\tau^2 - 4\Delta > 0$, temos as seguintes possibilidades (Strogatz, 2015):

- Para $\tau < 0$ e $\Delta < 0$, os autovalores $\mu_{1,2}$ são ambos negativos e o ponto de equilíbrio é um *nó estável*. Nesse caso, as trajetórias do sistema convergem para o ponto.
- Para $\tau > 0$ e $\Delta < 0$, os autovalores $\mu_{1,2}$ são ambos positivos e o ponto de equilíbrio é um *nó instável*. As trajetórias divergem do ponto.
- Para $\Delta > 0$, os autovalores $\mu_{1,2}$ possuem sinais o postos e o ponto de equilíbrio é um *ponto de sela (instável)*. As trajetórias convergem para o ponto de equilíbrio em uma direção e divergem em outra. Devido à existência dessa direção de afastamento, o ponto de sela é sempre instável.

Se os autovalores $\mu_{1,2}$ são complexos conjugados, ou seja, $\tau^2 - 4\Delta < 0$, a classificação dos pontos de equilíbrio depende da parte real dos autovalores $\mu_{1,2}$:

$$\mu_{1,2} = \sigma \pm i\omega, \quad (2.1.24)$$

sendo que $\sigma = \tau/2$ e $\omega = \frac{1}{2}\sqrt{4\Delta - \tau^2}$. A classificação de estabilidade nesse caso depende do sinal de σ :

- Para $\sigma < 0$, o ponto de equilíbrio é um *foco* ou uma *espiral estável* e as trajetórias oscilam em torno da origem.
- Para $\sigma > 0$, o ponto de equilíbrio é um *foco* ou uma *espiral instável* e as soluções apresentam crescimento oscilatório e divergem da origem.
- Para $\sigma = 0$, os autovalores são puramente imaginários, e as soluções descrevem órbitas fechadas em torno da origem, sem convergência nem divergência. O ponto de equilíbrio é então um *centro* ou *marginalmente estável*.

Casos em que os autovalores são reais e iguais ($\mu_1 = \mu_2$) não serão analisados em profundidade nesta dissertação. De modo geral, quando há apenas um autovetor associado, o ponto de equilíbrio é denominado *nó degenerado*. A estabilidade depende da estrutura do campo vetorial nas proximidades da origem: se as trajetórias convergem para o equilíbrio, o nó degenerado é estável;

caso contrário, é instável (Strogatz, 2015). A Tabela ??, a seguir, sintetiza os principais casos de classificação da estabilidade de pontos de equilíbrio em sistemas bidimensionais lineares, com base na natureza dos autovalores da matriz linearizada.

Tabela 1 – Classificações da estabilidade dos pontos de equilíbrio de acordo com os autovalores $\mu_{1,2}$

Autovalores $\mu_{1,2}$	$\tau^2 - 4\Delta$	Ponto de equilíbrio	Estabilidade
$\mu_{1,2} < 0$	> 0	nó	estável
$\mu_{1,2} > 0$	> 0	nó	instável
$\mu_{1,2}$ de sinais opostos	> 0	ponto de sela	instável
$\text{Re}\{\mu_{1,2}\} > 0$	< 0	espiral	instável
$\text{Re}\{\mu_{1,2}\} < 0$	< 0	espiral	estável
$\text{Re}\{\mu_{1,2}\} = 0$	< 0	centro	marginalmente estável

Fonte: Elaborado pela autora (2025).. Adaptado de (Fiedler-Ferrara; Prado, 1994)

2.1.3.3 Pontos de equilíbrio e linearização

O estudo da estabilidade dos pontos de equilíbrio em um sistema não linear pode ser feito por meio do estudo de seu sistema linear correspondente, a partir da linearização do sistema (Monteiro, 2019). A seguir, apresentamos a técnica de linearização de sistemas não lineares bidimensionais em torno de seus pontos de equilíbrio, visando o estudo de estabilidade local. Tal procedimento é essencial para a análise qualitativa de sistemas como o modelo de FHN, que será discutido em detalhes no Capítulo 3.

Seja um sistema de equações diferenciais não lineares de primeira ordem, dado por:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(x, y),\end{aligned}\tag{2.1.25}$$

em que $\dot{x} = dx/dt$ e $\dot{y} = dy/dt$. Seja também $P = (x^*, y^*)$ um ponto de equilíbrio deste sistema, portanto:

$$f(x^*, y^*) = 0 \quad e \quad g(x^*, y^*) = 0.\tag{2.1.26}$$

Seja também $u = x - x^*$ e $w = y - y^*$ uma pequena perturbação em torno do ponto $P = (x^*, y^*)$. Fazendo uma expansão em série de Taylor das funções $f(x, y)$ e $g(x, y)$ em torno do ponto de equilíbrio, é possível identificar crescimento ou decaimento da perturbação (Strogatz, 2015; Monteiro, 2019). Denotando $\dot{u} = du/dt$ e $\dot{w} = dw/dt$, as equações que descrevem a evolução temporal de u e w são dadas por:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \frac{du}{dt} = \frac{dx}{dt}, \\ \dot{w} &= \frac{dw}{dt} = \frac{dy}{dt}.\end{aligned}\tag{2.1.27}$$

Expandindo as funções em série de Taylor, temos que:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \dot{x} = f(x^*, y^*) + \left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_P (x - x^*) + \left. \frac{\partial f}{\partial y} \right|_P (y - y^*) + \dots, \\ \dot{w} &= \dot{y} = g(x^*, y^*) + \left. \frac{\partial g}{\partial x} \right|_P (x - x^*) + \left. \frac{\partial g}{\partial y} \right|_P (y - y^*) + \dots.\end{aligned}\tag{2.1.28}$$

Lembrando que $f(x^*, y^*) = g(x^*, y^*) = 0$, $u = x - x^*$ e $w = y - y^*$, e desprezando os termos a partir de segunda ordem, pois são muito pequenos, podemos escrever as equações acima como:

$$\begin{aligned}\dot{u} &= \left. \frac{\partial f}{\partial x} \right|_P u + \left. \frac{\partial f}{\partial y} \right|_P w, \\ \dot{w} &= \left. \frac{\partial g}{\partial x} \right|_P u + \left. \frac{\partial g}{\partial y} \right|_P w,\end{aligned}\tag{2.1.29}$$

que podem também ser reescritas na forma matricial:

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{P=(x^*, y^*)} \begin{pmatrix} u \\ w \end{pmatrix}.\tag{2.1.30}$$

A matriz

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{P=(x^*, y^*)},\tag{2.1.31}$$

é a *matriz Jacobiana* no ponto $P = (x^*, y^*)$. Para sistemas não lineares, portanto, a estabilidade de ponto de equilíbrio pode ser estudada linearizando as funções $f(x, y)$ e $g(x, y)$ em torno do ponto, visto que as variáveis $u(t)$ e $w(t)$ descrevem o comportamento das soluções do sistema (2.1.25) na vizinhança do ponto. O estudo da estabilidade dos pontos de equilíbrio em sistemas não lineares se reduz, portanto, ao estudo do sistema linear correspondente, obtido após a linearização do sistema (Monteiro, 2019). Com relação à validade dos resultados obtidos para a aproximação linear, alguns teoremas (que não serão discutidos neste trabalho) estabelecem as condições mínimas necessárias para que tais resultados sejam válidos (Strogatz, 2015; Monteiro, 2019; FitzHugh, 1961).

De forma resumida, o *teorema de Hartman-Grobman* estabelece que, na vizinhança de um ponto de equilíbrio hiperbólico, isto é, um ponto de equilíbrio isolado cujos autovalores da matriz Jacobiana associada possuem parte real não nula, o comportamento de um sistema dinâmico não linear é qualitativamente equivalente ao de seu sistema linearizado. Mais precisamente, na vizinhança desse ponto de equilíbrio, o sistema não linear e seu correspondente linearizado apresentam o mesmo tipo de comportamento qualitativo: suas trajetórias têm formas semelhantes e evoluem de maneira compatível no tempo, de modo que a dinâmica local de um pode ser compreendida a partir do outro. (Monteiro, 2019). Por outro lado, quando o ponto de equilíbrio

não é hiperbólico, ou seja, quando algum autovalor possui parte real nula, a linearização não permite concluir sobre a estabilidade local, sendo necessário considerar termos de ordem superior na expansão em série. Nesses casos, a *teoria da variedade central* permite analisar a estabilidade, mesmo quando a linearização falha. Outra abordagem importante é o *método direto de Lyapunov*, que possibilita estudar a estabilidade de pontos de equilíbrio sem recorrer à linearização, obtendo um conjunto de condições iniciais por meio das quais as trajetórias convergem para o ponto de equilíbrio (Monteiro, 2019).

Portanto, as ferramentas apresentadas nesta subseção serão fundamentais para a análise qualitativa do modelo de FHN (Capítulo 3), permitindo inferir a estabilidade de seus pontos de equilíbrio e sua relação com o fenômeno do potencial de ação em neurônios.

2.1.3.4 Método das isóclinas

O método das isóclinas é utilizado para o estudo qualitativo de sistemas de equações diferenciais ordinárias, autônomos e bidimensionais, sejam eles lineares ou não lineares. A partir desse método, é possível esboçar o retrato de fases do sistema com base na geometria do campo vetorial. Em particular, as isóclinas são curvas no plano de fase ao longo das quais a inclinação das trajetórias permanece constante (Monteiro, 2019).

Considere o sistema não linear dado pelas Eqs. (2.1.25). A inclinação instantânea das trajetórias no espaço de fases é dada pela razão entre as derivadas, isto é:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{g(x,y)}{f(x,y)}. \quad (2.1.32)$$

As curvas ao longo das quais essa razão assume valores constantes definem as *isóclinas* do sistema. Em particular, quando essa razão se anula, temos curvas chamadas *nulclinas*. As nulclinas da variável x são obtidas da condição $f(x,y) = 0$, e as da variável y da condição $g(x,y) = 0$. Ao longo dessas curvas, portanto, temos que $dx/dt = dy/dt = 0$. Os pontos de interseção entre as nulclinas correspondem aos *pontos de equilíbrio* do sistema, pois neles se tem $f(x^*,y^*) = g(x^*,y^*) = 0$.

Uma vez identificados os pontos de equilíbrio, sua estabilidade pode ser analisada a partir da linearização do sistema, como discutido anteriormente, por meio do cálculo dos autovalores da matriz Jacobiana nestes pontos.

Este método será empregado no Capítulo 3, na seção 3.3, para obter o ponto de equilíbrio do modelo proposto por FitzHugh. A construção das nulclinas permite, portanto, uma a análise qualitativa do comportamento do sistema no seu retrato de fases.

2.1.4 Sistemas conservativos e dissipativos

Sistemas dinâmicos podem ser classificados, entre outros critérios, como *conservativos* ou *dissipativos*, a depender do comportamento do volume (considerando um sistema tridimensional) no espaço de fases ao longo do tempo. Em sistemas conservativos, esse volume é preservado,

enquanto em sistemas dissipativos ocorre uma contração deste volume. Esta subseção apresenta o formalismo matemático que permite distinguir essas duas classes de sistemas com base na *derivada de Lie* do fluxo, que expressa a taxa de variação do volume no espaço de fases (Strogatz, 2015). Determinar se um sistema é conservativo ou dissipativo é particularmente relevante porque o sistema ser dissipativo, juntamente com a dimensão do espaço de fases maior ou igual a três, constitui uma condição mínima necessária para a existência de atratores caóticos, como será visto em detalhes nas seções seguintes.

Considere o sistema autônomo descrito por (2.1.2), um sistema tridimensional com $\vec{x} = (x_1, x_2, x_3)$ e $\vec{f} = (f_1, f_2, f_3)$, em que:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= f_1(x_1, x_2, x_3), \\ \dot{x}_2 &= f_2(x_1, x_2, x_3), \\ \dot{x}_3 &= f_3(x_1, x_2, x_3).\end{aligned}\tag{2.1.33}$$

Considere agora um volume V no espaço de fases contendo um conjunto de condições iniciais com densidade ρ . O fluxo de pontos através da superfície A que delimita V é dado por:

$$\int_V \frac{\partial \rho}{\partial t} dV = - \int_A (\rho \vec{f} \cdot \hat{n}) dA,\tag{2.1.34}$$

sendo que \vec{f} representa o campo vetorial que rege a dinâmica e \hat{n} é o vetor unitário normal à superfície A . Aplicando o teorema da divergência, obtemos a equação de continuidade:

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = -\nabla \cdot (\rho \vec{f}).\tag{2.1.35}$$

Ao acompanhar a evolução de ρ ao longo do fluxo gerado por \vec{f} , tem-se:

$$\frac{d\rho}{dt} = -\rho (\nabla \cdot \vec{f}).\tag{2.1.36}$$

Sabendo que o número total de condições iniciais $N = \rho V$ permanece constante, temos:

$$\frac{dN}{dt} = V \frac{d\rho}{dt} + \rho \frac{dV}{dt} = 0,$$

de onde se conclui que:

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = \nabla \cdot \vec{f}.\tag{2.1.37}$$

A Eq. (2.1.37), chamada *derivada de Lie*, relaciona a taxa de variação do volume no espaço de fases com a divergência do campo vetorial \vec{f} . Assim:

- Se $\nabla \cdot \vec{f} = 0$, o volume no espaço de fases é preservado, e o sistema é *conservativo*.
- Se $\nabla \cdot \vec{f} < 0$, ocorre uma contração de volume, e o sistema é *dissipativo*.

Além da contração de volume no espaço de fases, uma característica fundamental dos sistemas dissipativos é a irreversibilidade da dinâmica: as trajetórias tendem, ao longo do tempo, a convergir para pontos de equilíbrio estáveis, ciclos-limite ou atratores caóticos, isto é, converge para um estado ao longo do tempo. Em contraste, os sistemas conservativos preservam o volume no espaço de fases e não possuem mecanismos de dissipação de energia. Como resultado, as trajetórias não convergem para um estado e sua evolução é reversível no tempo. (Strogatz, 2015).

2.1.5 Ciclo-limite

Um *ciclo-limite* é uma trajetória fechada e isolada no espaço de fases, característica de sistemas dinâmicos não lineares. Neste caso, “isolada” refere-se ao fato de que não existem outras trajetórias fechadas em sua vizinhança imediata (Strogatz, 2015). Trajetórias próximas a um ciclo-limite não permanecem fechadas, mas espiralam em direção a ele ou afastam-se dele, o que permite classificá-lo de acordo com o comportamento das trajetórias do sistema quando iniciadas próximas a ele. Quando todas as trajetórias vizinhas convergem assintoticamente para o ciclo-limite, este é considerado *estável* ou *atrator*. Caso as trajetórias se afastem, o ciclo-limite é dito *instável*. Em situações particulares, chamadas *semiestáveis*, as trajetórias podem se aproximar de um lado e se afastar por outro (Strogatz, 2015).

Essa característica de estabilidade confere aos ciclos-limite um papel fundamental na modelagem de comportamentos oscilatórios autossustentáveis. Sistemas que apresentam ciclos-limite estáveis são capazes de manter oscilações periódicas mesmo na ausência de forçamento externo periódico. Nestes casos, o período, a amplitude e a forma da oscilação são determinados pelos parâmetros do sistema e não pelas condições iniciais. Pequenas perturbações apenas desviam temporariamente a trajetória, que posteriormente retorna ao ciclo-limite (Strogatz, 2015).

É essencial distinguir os ciclos-limite das trajetórias fechadas que surgem em sistemas lineares ou conservativos, especialmente em torno de pontos de equilíbrio do tipo centro. Nestes sistemas, existe uma família contínua de órbitas fechadas, e a dinâmica é inteiramente determinada pelas condições iniciais. Não há atrator: qualquer perturbação na amplitude permanece indefinidamente. Em contraste, nos sistemas não lineares que apresentam ciclos-limite, a estrutura do sistema impõe um padrão de oscilação (Strogatz, 2015).

A existência de ciclos-limite em sistemas bidimensionais pode ser estabelecida por meio de resultados clássicos da teoria qualitativa das EDOs. O *teorema de Poincaré-Bendixson* garante que, sob certas condições, uma trajetória limitada que não tende a um ponto de equilíbrio necessariamente tende a um ciclo-limite (Monteiro, 2019; Strogatz, 2015). Já o *critério de Bendixson*, e sua extensão pelo *critério de Dulac*, estabelecem condições suficientes para a não existência de ciclos-limite em regiões do plano. Os teoremas de índice de Poincaré também são ferramentas importantes para a contagem e caracterização de órbitas periódicas, ao relacionarem o valor do índice do campo vetorial com a presença de trajetórias fechadas (Monteiro, 2019).

Uma classe especial de sistemas onde é possível demonstrar analiticamente a existência

de ciclos-limite é composta pelas equações de Liénard:

$$\frac{d^2x}{dt^2} + F(x) \frac{dx}{dt} + G(x) = 0, \quad (2.1.38)$$

em que, sob hipóteses apropriadas sobre $F(x)$ e $G(x)$, pode-se garantir a existência de um único ciclo-limite estável. O exemplo mais notável dessa classe é o *oscilador de van der Pol*, introduzido em 1926 para descrever oscilações em circuitos eletrônicos com triodos (Pol, 1926). Van der Pol usou o termo “oscilações de relaxamento” para descrever dinâmicas com transições rápidas entre fases lentas, comportamento que passou a ser referência na análise de sistemas autossustentados e deu origem à formulação moderna de ciclos-limite (Ginoux; Letellier, 2012; Ginoux; Letellier, 2014).

Essa fundamentação teórica serviu de base para o desenvolvimento do modelo de FHN, discutido em detalhes no Capítulo 3. O modelo FHN, uma simplificação do modelo de HH, incorpora a estrutura do oscilador de Van der Pol, possibilitando a descrição matemática de neurônios por meio de ciclos-limite (Brizard, 2021; Gaiko, 2011). Para certos valores de parâmetros, o sistema apresenta um ciclo-limite estável correspondente a oscilações repetitivas da variável de membrana, característica típica da excitabilidade exibida pelas células neuronais. Estudos analíticos e numéricos demonstram bifurcações múltiplas de ciclos-limite nesse modelo (Gaiko, 2011). A estrutura oscilatória do modelo FHN reforça sua aplicabilidade na neurociência teórica e computacional, ligando os princípios dos circuitos elétricos aos fenômenos biológicos.

Ademais, oscilações de relaxamento semelhantes às descritas por Van der Pol também aparecem em contextos bioquímicos, como na glicólise celular (Sel'kov, 1968), e nos ritmos circadianos e outros ciclos biológicos (Roenneberg et al., 2008), evidenciando a presença dos ciclos-limite como ferramenta essencial na descrição de comportamentos periódicos em sistemas não lineares.

2.1.6 Caracterização da dinâmica caótica

Em sistemas dissipativos, as trajetórias no espaço de fases apresentam uma contração de volume, o que implica que, com o avanço do tempo, elas convergem para um conjunto particular denominado *atrator*. Um atrator é um conjunto para o qual as trajetórias tendem assintoticamente, representando estados ou comportamentos dinâmicos estáveis do sistema (Strogatz, 2015). De maneira geral, os atratores podem ser classificados em quatro categorias frequentemente observadas em sistemas dinâmicos: *pontos de equilíbrio*, correspondentes a estados estacionários independentes do tempo; *ciclos-limite*, que exibem oscilações periódicas; *torus*, associados a dinâmicas quase-periódicas com múltiplas frequências incommensuráveis; e *atratores caóticos*, cuja evolução é caracterizada por comportamento complexo e alta sensibilidade às condições iniciais (Strogatz, 2015).

A dinâmica caótica é um fenômeno típico de sistemas não lineares contínuos de dimensão três ou superior. Em sistemas bidimensionais autônomos, sua ocorrência é impedida pelo teorema

de Poincaré–Bendixson, que limita as soluções assintóticas a pontos de equilíbrio e ciclos-limite. Em dimensões mais elevadas, pequenas diferenças nas condições iniciais podem ser amplificadas exponencialmente ao longo do tempo, um fenômeno formalmente quantificado pelos *expoentes de Lyapunov*, os quais medem a taxa média de divergência entre trajetórias inicialmente próximas (Strogatz, 2015). A presença de ao menos um expoente de Lyapunov positivo constitui um critério para a existência de caos, conforme será visto com mais detalhes na subseção 1. Além da sensibilidade às condições iniciais, atratores caóticos exibem uma estrutura geométrica fractal, caracterizada por dimensão não inteira e autossimilaridade em diferentes escalas.

Exemplos clássicos de sistemas com atratores caóticos incluem o sistema de Lorenz, o sistema de Rössler e diversas redes neurais modeladas por equações diferenciais não lineares, nas quais a coexistência de regimes periódicos e caóticos pode influenciar de forma decisiva o comportamento coletivo e a resposta a estímulos externos. A compreensão da dinâmica caótica e de seus atratores é, portanto, fundamental para a análise de sistemas complexos em diversas áreas científicas, incluindo a neurociência computacional. Nesse contexto, a presença de regimes caóticos pode estar associada à variabilidade e à flexibilidade do comportamento neuronal, como se observa em redes de neurônios acoplados sujeitas a forçamentos externos, tema explorado nos capítulos seguintes desta dissertação.

2.1.7 Bifurcações

A análise de bifurcações constitui uma ferramenta fundamental no estudo de sistemas dinâmicos não lineares, permitindo identificar transições qualitativas no comportamento do sistema à medida que parâmetros são continuamente modificados. Em regiões de um diagrama de fases em que o comportamento do sistema muda qualitativamente, diz-se que ocorreu uma *bifurcação*. Nessas transições, novos pontos de equilíbrio podem ser criados ou pontos anteriormente estáveis podem se tornar instáveis (Fiedler-Ferrara; Prado, 1994). Em sistemas dinâmicos, o surgimento de comportamentos caóticos está sempre relacionado à ocorrência de bifurcações, que frequentemente marcam alterações estruturais na dinâmica. Neste contexto, os diagramas de bifurcação possibilitam a caracterização dos limiares entre regimes distintos, como comportamento periódico ou comportamento caótico. Tais transições podem ser associadas a bifurcações locais, como a de Hopf ou sela-nó, que sinalizam mudanças na estabilidade dos pontos de equilíbrio ou o surgimento de ciclos-limite.

2.1.8 Expoentes de Lyapunov

É possível quantificar a sensibilidade às condições iniciais utilizando os *expoentes de Lyapunov*. Esse quatificador permite medir a taxa de divergência de trajetórias. Considere um sistema descrito por n EDOs. Seja também um hiper-volume esférico infinitesimal, de condições iniciais de raio $\delta_0(x_0)$, em torno de um ponto inicial arbitrário x_0 . Com a evolução temporal do

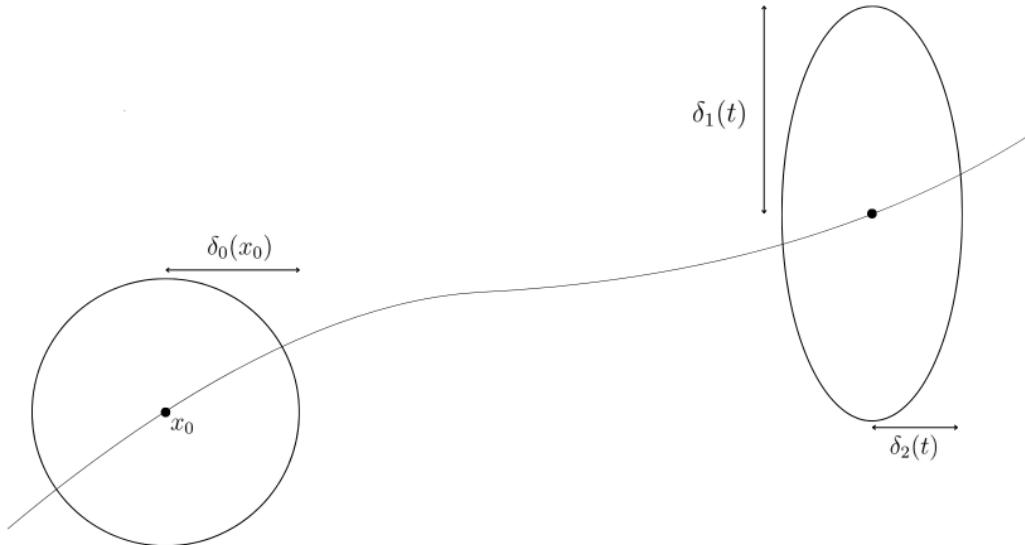
sistema, a hiper-esfera se deformará em um hiper-elipsoide, com eixos principais $\rho_i(t)$, sendo $i = 1, 2, \dots, n$. Na Fig. 1 está representada essa deformação de forma bidimensional. Portanto, podemos quantificar o comportamento assintótico da taxa de expansão ou contração local dos eixos principais $\rho_i(t)$, isto é, medir o *crescimento exponencial* de $\rho_i(t)$ por meio dos *expoentes de Lyapunov*, definidos por:

$$\lambda_i = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \frac{\rho_i(t)}{\rho_0(x_0)}, \quad (2.1.39)$$

sendo $i = 1, 2, \dots, n$. A partir desta eq., temos também que:

$$\rho_i(t) \approx \rho_0(x_0) e^{\lambda_i t}. \quad (2.1.40)$$

Figura 1 – Representação bidimensional da evolução temporal de uma esfera de raio inicial $\rho_0(x_0)$.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Os λ_i são ordenados de forma descrescente e dependem do estado inicial. Ao caracterizar, portanto, a dinâmica do sistema com base em seus expoentes de Lyapunov, é possível concluir que para um ou mais expoentes positivos, temos uma instabilidade orbital nas direções associadas. A sensibilidade à condições iniciais de um sistema, associada à existência de um atrator caótico no espaço de fases, implica na existência de pelo menos *um* expoente de Lyapunov positivo, ou seja, $\lambda_i > 0$ para $i = 1$. Nos casos de solução periódica ou quase-periódica, $\lambda_i < 0$ nas direções perpendiculares ao movimento, e $\lambda_i = 0$ ao longo da trajetória (Fiedler-Ferrara; Prado, 1994).

Considerando o elemento de hiper-volume no espaço de fases em um instante t , dado por:

$$\delta V(t) = \prod_{i=1}^n \rho_i(t). \quad (2.1.41)$$

Mas, lembrando que $\rho_i(t) \approx \rho_0(x_0) \exp(\lambda_i t)$ e substituindo na eq. (2.1.41), temos:

$$\delta V(t) = \delta V_0 \exp\left(\sum_{i=1}^n \lambda_i t\right). \quad (2.1.42)$$

Temos, portanto, duas situações em que o hiper-volume no espaço de fases não diverge:

- para quando $\delta V(t) = \delta V_0$, e $\sum_{i=1}^n \lambda_i = 0$ e o sistema é *conservativo* (em acordo com o Teorema de Liouville);
- para quando $\delta V(t) < \delta V_0$, e $\sum_{i=1}^n \lambda_i < 0$ e o sistema é *dissipativo*.

Podemos ainda identificar o atrator no espaço de fases de um sistema com base nos sinais dos expoentes de Lyapunov. Considerando um sistema 3D, podemos ter os seguintes atratores associados a cada dinâmica:

- *ponto de equilíbrio*, sendo os sinais dos expoentes $(-, -, -)$, isto é, as trajetórias convergem para um único ponto;
- *ciclo limite*, sendo os sinais dos expoentes $(0, -, -)$, com o expoente nulo correspondendo à direção ao longo da trajetória;
- *toro*, sendo os expoentes de Lyapunov $(0, 0, -)$;
- *atrator caótico*, sendo os expoentes de Lyapunov $(+, 0, -)$, e o expoente positivo associado à dependência às condições iniciais.

Com base na discussão feita anteriormente, podemos identificar a existência de três condições fundamentais para a existência de atratores caóticos em sistemas dinâmicos de tempo contínuo: o sistema deve ser composto por $n \geq 3$ equações diferenciais; $\sum_{i=1}^n \lambda_i < 0$ (sistemas dissipativos), o que implica na contração de seu volume no espaço de fases; e a existência de pelo menos um expoente de Lyapunov positivo, isto é, $\lambda_i > 0$.

2.1.8.1 Cálculo do espectro de Lyapunov

Considere o sistema dinâmico dado por $\dot{\vec{x}} = \vec{f}(\vec{x})$. Sendo \vec{x}_0 uma condição inicial e \vec{u}_0 uma perturbação em torno de \vec{x}_0 , sendo $\vec{x}_0 + \vec{u}_0$ uma condição inicial vizinha. Sendo $\vec{x}_u(t)$ a solução para a condição inicial perturbada, temos que:

$$\vec{x}_u(t) - \vec{x}(t) = D_{x_0} \vec{f}(x_0) \cdot \vec{u}_0 = \vec{u}(t), \quad (2.1.43)$$

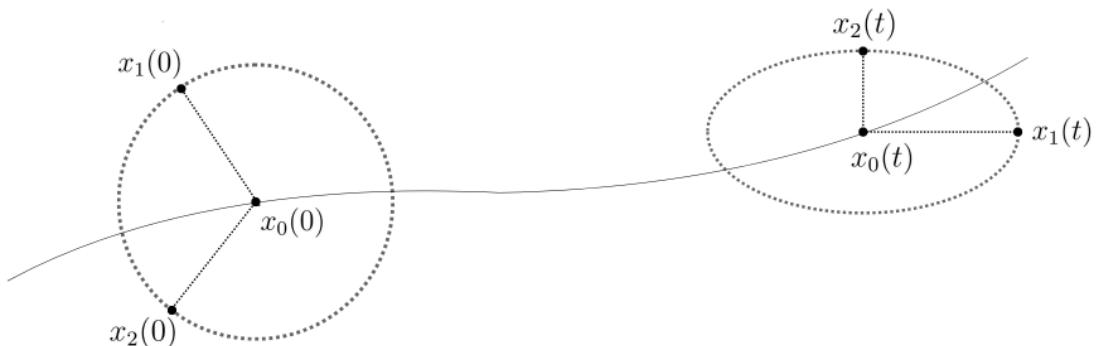
em que Df é a matriz Jacobiana. A taxa exponencial de divergência ou convergência entre as trajetórias iniciais será dada por:

$$\lambda_1 = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \left| \frac{\vec{u}(t)}{\vec{u}_0} \right| = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln |D\vec{f}(x_0) \cdot \vec{u}_0|, \quad (2.1.44)$$

sendo λ_1 o *maior expoente de Lyapunov*.

Para o cálculo dos n expoentes de Lyapunov, considere a mesma situação anterior, mas desta vez, considere uma trajetória fiducial que passa no centro da hiper-esfera, centrada na condição inicial \vec{x}_0 . Considere também, outras trajetórias infinitesimalmente próximas à trajetória fiducial, centrados em pontos pertencentes à superfície da hiper-esfera, conforme a Fig. 2 (Galdino, 2018). Por meio das equações linearizadas do sistema, os eixos principais são

Figura 2 – Representação bidimensional de uma esfera sofrendo deformações.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

determinados pela evolução de um conjunto de vetores inicialmente ortonormais, associados à trajetória fiducial. Deste modo, as equações linearizadas do movimento são integradas para n condições iniciais distintas, gerando uma estrutura de n vetores ortonormais com orientação arbitrária.

Para o cálculo dos n expoentes, associados aos autovalores μ da matriz Jacobiana, temos que:

$$\lambda_i = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \ln |\mu_i|, \quad (2.1.45)$$

sendo $i = 1, 2, \dots, n$. Os $|\mu_i|$ são os módulos dos autovalores da matriz dada por:

$$M = \prod_{i=1}^N J(x_i), \quad (2.1.46)$$

sendo $J(x_i)$ as matrizes Jacobianas. Entretanto, as trajetórias divergem e há outra dificuldade associada ao cálculo do produto das Jacobianas e seus autovalores. Neste sentido, um método proposto por A. Wolf et al. (1985), permite estimar os expoentes de Lyapunov a partir de uma série temporal, escolhendo um novo ponto nas proximidades da trajetória fiducial quando a distância entre dois pontos cresce. Esta substituição é realizada de forma a minimizar, ao máximo, simultaneamente, o comprimento do novo segmento e a mudança de orientação do vetor (Fiedler-Ferrara; Prado, 1994; Wolf et al., 1985).

Considerando um sistema de EDO's não-autônomas, transformado em um sistema de EDO's autônomas, considere um atrator reconstruído no espaço de fases $n + 1$ dimensional. Seja uma trajetória fiducial, que passa pelo atrator reconstruído, descrita pelo conjunto de pontos $x(t_0), x(t_1), x(t_2) \dots$, e seja $y_0(t_0)$ o ponto mais próximo de $x(t_0)$. A distância entre esses pontos é dada por $L_0 = |x(t_0) - y_0(t_0)|$, sendo que $L_0 < \rho$. Ou seja, $y_0(t_0)$ está dentro da hiper-esfera de raio ρ centrada em $x(t_0)$. A partir da evolução temporal de x_0 e y_0 , até um dado instante t_1 , a distância entre esses pontos, agora dada por L'_0 ultrapassa o raio ρ . Portanto, y_0 é substituído por um ponto mais próximo de $x(t_1)$, na direção de L'_0 , sendo $L_1 = |x(t_1) - y_1(t_1)|$ e $L_1 < \rho$. Este processo é feito até que todos os pontos $x(t_j)$ tenham sido percorridos e o maior expoente de Lyapunov positivo é calculado como a média ao longo da trajetória fiducial:

$$\lambda_1 = \frac{1}{t_M - t_0} \sum_{j=0}^{M-1} \log_2 \frac{L'_j}{L_j}, \quad (2.1.47)$$

sendo M o número total de vezes em que um novo ponto foi escolhido próximo à trajetória fiducial. É possível ainda, estimar $\lambda_1 + \lambda_2$. Neste caso, dois pontos vizinhos ($y_j(t_j)$ e $y'_j(t_j)$) são escolhidos próximos ao ponto $x(t_j)$ da trajetória fiducial. A área A obtida do triângulo formado a partir destes pontos é analisada, e um processo de substituição é feito, no qual deve-se preservar a orientação da área do triângulo. Teremos então que:

$$\lambda_1 + \lambda_2 = \frac{1}{t_M - t_0} \sum_{j=1}^M \log_2 \frac{A'(t_j)}{A(t_{j-1})}. \quad (2.1.48)$$

A soma $\lambda_1 + \lambda_2$ nos fornece a divergência com relação a área A (Fiedler-Ferrara; Prado, 1994; Wolf et al., 1985).

3 NEURÔNIOS, POTENCIAL DE AÇÃO E MODELOS TEÓRICOS

Este capítulo aborda os fundamentos biológicos e eletrofisiológicos necessários para a compreensão dos modelos matemáticos de neurônios discutidos nas seções subsequentes. Inicialmente, são apresentados aspectos estruturais e anatômicos dos neurônios, seguidos por uma descrição dos potenciais de repouso e de ação, bem como dos mecanismos de comunicação sináptica, tanto elétrica quanto química. Esses conceitos estabelecem a base conceitual para a introdução de dois importantes modelos matemáticos do comportamento neuronal: o modelo de HH e, com maior ênfase, o modelo de FHN. Este último será explorado em profundidade, com destaque para sua derivação a partir das equações de Van der Pol e sua capacidade de reproduzir as principais propriedades dinâmicas de células excitáveis. Tal abordagem é essencial para o entendimento dos resultados obtidos nos capítulos posteriores, nos quais se investigam sistemas de neurônios acoplados e submetidos a forçamentos externos.

3.1 NEURÔNIOS

O cérebro humano é composto por mais de 80 bilhões de células nervosas individuais, denominadas *neurônios*. Esses neurônios se interconectam em redes organizadas conhecidas como *circuitos neurais*, que são responsáveis por diversas funções cognitivas e comportamentais complexas. Eles permitem a percepção do ambiente, o processamento e a filtragem de estímulos sensoriais, a orientação da ação, o controle da atenção, da memória e da tomada de decisões, além da execução de respostas motoras (Kandel et al., 2023).

O estudo do sistema nervoso é resultado de contribuições interdisciplinares oriundas da medicina, da fisiologia e da neuroanatomia (Bear, 2017; Glickstein, 2014). Ainda no Século XVIII, o físico e médico italiano Luigi Galvani observou que músculos e nervos podiam gerar eletricidade, estabelecendo os primeiros vínculos entre eletricidade e atividade biológica. Já no Século XIX, fisiologistas alemães como Johannes Müller, Emil du Bois-Reymond e Hermann von Helmholtz mediram a velocidade de propagação do impulso nervoso ao longo dos axônios, demonstrando que sinais elétricos percorrem as fibras neuronais de forma mensurável e previsível. Paralelamente, os avanços em neuroanatomia permitiram as primeiras observações detalhadas da morfologia dos neurônios. O método de coloração com sais de prata desenvolvido por Camillo Golgi tornou possível visualizar toda a estrutura celular ao microscópio, marcando uma etapa crucial na caracterização das conexões neurais. No Século XX, essas descobertas fundamentaram o progresso contínuo na compreensão da organização funcional do cérebro, das propriedades estruturais dos neurônios e de suas interações sinápticas (Kandel et al., 2023; Glickstein, 2014).

A neurociência moderna é composta por diversas subáreas especializadas, entre as quais se destacam a neuroanatomia, a neuropsicologia e a neurofisiologia. Esta última foi fundamental para esclarecer o funcionamento elétrico das células nervosas, incluindo os mecanismos de reflexo (respostas rápidas e automáticas a estímulos sensoriais específicos), o que permitiu a compreensão inicial da base física da atividade elétrica no sistema nervoso (Glickstein, 2014).

Outras áreas como a neuroquímica e a neurofarmacologia, em conjunto com os avanços da neurofisiologia, contribuíram para estudar a diversidade e o funcionamento das substâncias responsáveis pela comunicação entre os neurônios: os neurotransmissores. Estas moléculas, liberadas nos terminais sinápticos, podem ativar ou inibir células adjacentes, ajustando a dinâmica do funcionamento das redes neuronais (grupos interconectados de neurônios que processam informações) com alta seletividade. A compreensão dos neurotransmissores constitui, atualmente, a base conceitual para o desenvolvimento e uso de fármacos que atuam diretamente sobre a atividade cerebral. Além disso, desde o século XIX, observações clínicas de lesões cerebrais e suas consequências comportamentais contribuíram significativamente para o mapeamento funcional do cérebro, permitindo associar regiões específicas a funções como a fala, a linguagem e a visão (Glickstein, 2014).

Os neurônios, apesar da ampla diversidade morfológica e funcional, compartilham uma organização estrutural básica composta por três componentes principais: os *dendritos*, o *corpo celular* (ou soma) e o *axônio*, cada um especializado em diferentes etapas do processamento da informação neural (Kandel et al., 2023). Os dendritos, por exemplo, com sua estrutura ramificada semelhante a uma árvore, atuam na recepção de sinais provenientes de outras células, conduzindo-os até o corpo celular. Este abriga o núcleo, o material genético e as organelas responsáveis pelo metabolismo celular, além de integrar os sinais recebidos. Embora existam variações anatômicas entre diferentes tipos neuronais, os princípios fundamentais que regem a geração e a propagação do sinal elétrico, o *potencial de ação*, são amplamente conservados. Essa uniformidade funcional permite que o estudo detalhado de um único tipo de neurônio revele aspectos importantes da fisiologia neural em geral.

Do ponto de vista funcional, a maioria dos neurônios pode ser descrita como composta por quatro regiões principais, cada um associado a uma etapa distinta do processamento de sinais: o *componente receptivo*, geralmente localizado nos dendritos e no corpo celular, é responsável por receber estímulos sinápticos e gerar potenciais graduados (variações locais do potencial de membrana cuja amplitude depende da intensidade do estímulo). O *componente integrador*, localizado no início do axônio, realiza a integração dos sinais recebidos e determina, por meio da soma temporal e espacial dos potenciais graduados, se um potencial de ação será iniciado. O *componente condutor*, correspondente ao axônio propriamente dito, conduz o sinal elétrico de maneira ativa e regenerativa, com a característica de um fenômeno do tipo “tudo ou nada”. Por fim, o *componente de saída sináptica*, localizado nas terminações do axônio, é responsável pela liberação de neurotransmissores para outras células, permitindo a comunicação com outros neurônios ou células-alvo. Todas essas etapas dependem criticamente das propriedades eletrofisiológicas da membrana plasmática, em especial da distribuição e do comportamento dinâmico dos canais iônicos, que regulam o fluxo de íons e, consequentemente, os potenciais elétricos ao longo da célula (Kandel et al., 2023).

Para avançar na compreensão dos comportamentos gerados pelo sistema nervoso, é necessário investigar tanto a estrutura das células nervosas quanto os mecanismos de geração

e transmissão dos sinais intra e intercelulares, além da organização dos padrões de conectividade (acoplamento) e da relação entre diferentes formas de acoplamento e os comportamentos observados (Kandel et al., 2023). Com esse objetivo, modelos matemáticos começaram a ser desenvolvidos entre as décadas de 1930 e 1940 (FitzHugh, 1969; Koch, 1998), e permanecem como ferramentas fundamentais para a pesquisa em neurociência. Tais modelos permitem, por meio de simulações numéricas, testar hipóteses, simular fenômenos experimentais e realizar previsões teóricas acerca de propriedades emergentes de células individuais e redes neuronais (Dayan; Abbott, 2001; Carelli, 2008). Um dos mais influentes é o modelo de HH, formulado a partir de uma série de estudos eletrofisiológicos experimentais e capaz de descrever com precisão os mecanismos iônicos subjacentes à iniciação e propagação do potencial de ação (Manchein et al., 2022; Hodgkin; Huxley, 1952d). Posteriormente, surgiram modelos simplificados, como o modelo de FHN, desenvolvido com o intuito de capturar de maneira qualitativa as principais características da excitabilidade neuronal.

A modelagem matemática de sistemas neuronais pode ser feita em diferentes níveis de descrição, variando desde abordagens que representam detalhes da estrutura física, o comportamento elétrico e as propriedades eletrofisiológicas de neurônios individuais, até representações mais abstratas que focam no comportamento coletivo de grandes populações neuronais. De modo geral, o objetivo central dessas modelagens é compreender como propriedades como a dinâmica da membrana, os padrões de disparo e o acoplamento sináptico influenciam a função neuronal, tanto em neurônios isolados quanto em circuitos mais complexos. Por meio dessas abordagens, busca-se estudar de que forma a estrutura e a dinâmica dos neurônios, individualmente ou em rede, contribuem para o processamento da informação no sistema nervoso. Nesse contexto, o uso de modelos matemáticos torna-se essencial para a análise dos processos de geração e propagação dos potenciais de ação, bem como para a compreensão dos mecanismos de codificação temporal da atividade neural.

A comunicação entre neurônios no cérebro depende diretamente da capacidade dessas células de responder a estímulos que alteram significativamente a diferença de potencial elétrico através da membrana celular (Kandel et al., 2023). Esse fenômeno desencadeia o surgimento de um potencial de ação, essencial para a transmissão de informações entre os neurônios. Essa alta sensibilidade a estímulos demonstra que a dinâmica individual de um neurônio pode ter papel decisivo na codificação e propagação de sinais, mesmo em redes com milhares de unidades interconectadas. Esse fato motiva a investigação da influência das propriedades individuais na dinâmica de neurônios acoplados (Boaretto et al., 2021), tema que será aprofundado nos capítulos seguintes.

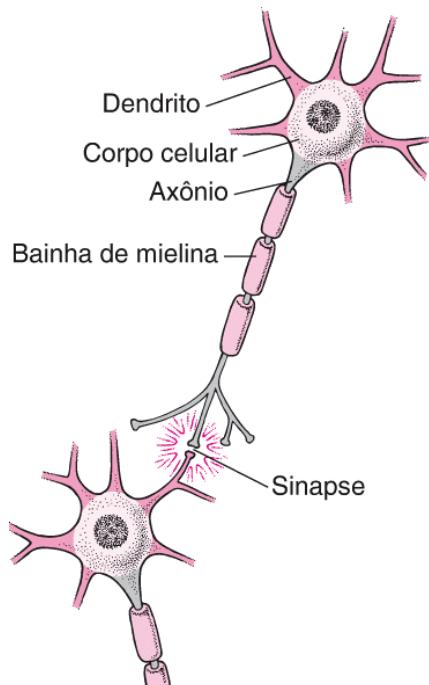
3.1.1 Propriedades elétricas e potencial de ação

Os neurônios, principais unidades funcionais do sistema nervoso, são geralmente constituídos por três componentes estruturais fundamentais: os *dendritos*, o *corpo celular* (ou soma) e o *axônio*, cada qual com funções específicas relacionadas à recepção, integração e transmissão

de sinais neurais (Kandel et al., 2023), respectivamente. A Fig. 3 ilustra a estrutura típica de um neurônio. Os dendritos, com estrutura ramificada semelhante a uma árvore, especializam-se na recepção de estímulos provenientes de outros neurônios, conduzindo esses sinais ao corpo celular. No corpo celular, por sua vez, localizam-se o núcleo, as organelas citoplasmáticas e o material genético, sendo também responsável tanto pelo processamento dos sinais recebidos quanto pela manutenção das atividades metabólicas essenciais à sobrevivência e ao funcionamento da célula.

Conectado ao corpo celular, o axônio constitui uma fibra alongada responsável por conduzir os impulsos elétricos gerados na região do cone axonal (área de transição entre o corpo celular e o início do axônio) em direção a outras células. Em muitos neurônios, especialmente aqueles com axônios mais longos, essa fibra é envolta por uma camada lipídica denominada *bainha de mielina*, que atua como isolante elétrico, promovendo um aumento significativo na velocidade de propagação dos potenciais de ação (Kandel et al., 2023). Os axônios podem apresentar diâmetros variando entre aproximadamente 0,2 µm e 20 µm, consideravelmente menores que o corpo celular, cuja dimensão típica é em torno de 50 µm ou mais. Apesar de sua fina espessura, os axônios são capazes de conduzir sinais elétricos por distâncias que vão desde 0,1 mm até cerca de 1 m (Kandel et al., 2023).

Figura 3 – Representação esquemática da estrutura de um neurônio.



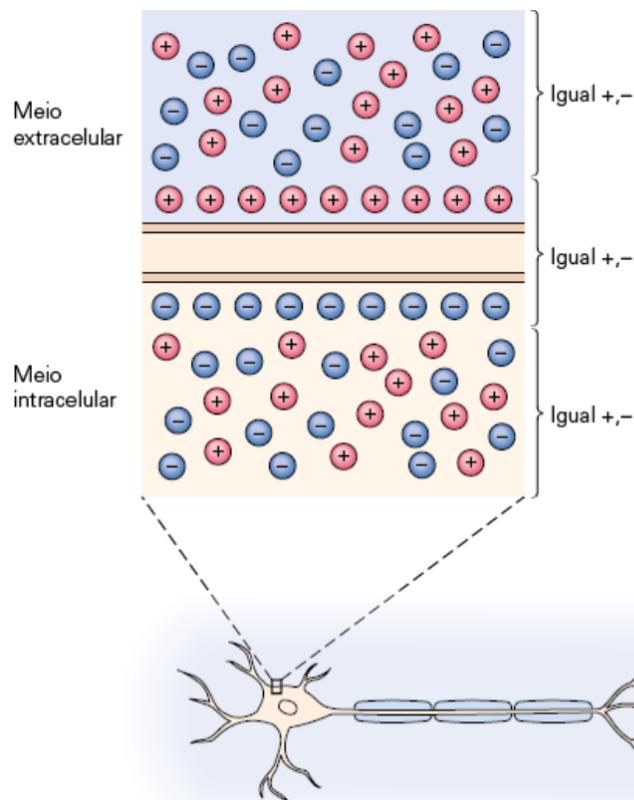
Fonte: MSD Manuals

Estrutura típica de um neurônio. Disponível em: <https://www.msmanuals.com/pt/casa/multimedia/table/estrutura-t%C3%ADpica-de-um-neur%C3%B4nio>.

Entre o meio intracelular e o meio extracelular da célula neuronal, encontra-se uma membrana lipoprotéica que desempenha um papel fundamental na transmissão de sinais elétricos. Em condições de repouso, há uma distribuição desigual de íons entre os dois lados dessa

membrana, resultando em uma diferença de potencial elétrico conhecida como *potencial de repouso* ou *potencial de membrana* (Kandel et al., 2023). Tal potencial é mantido por um equilíbrio dinâmico entre os gradientes eletroquímicos, principalmente dos íons K^+ e Na^+ , e pela ação da bomba de sódio-potássio, que transporta ativamente íons contra seus gradientes de concentração, mantendo elevadas concentrações de Na^+ no meio extracelular e de K^+ no interior celular (Kandel et al., 2023). Essa distribuição desigual de cargas está ilustrada na Fig. 4.

Figura 4 – Representação esquemática da distribuição desigual de íons entre os meios intra e extracelular, que dá origem ao potencial de repouso da membrana.



Fonte: KANDEL, Eric R.; KOESTER, John D.; MACK, Sarah H.; et al. *Princípios de neurociências*. 6. ed. Porto Alegre: AMGH, 2023.

Os principais íons envolvidos nesse processo são os íons Na^+ , K^+ , cloro (Cl^-), e ânions orgânicos (A^- , como proteínas intracelulares). Enquanto o Na^+ e o Cl^- predominam no meio extracelular, o K^+ e os A^- concentram-se no meio intracelular. Essa separação iônica é mantida pela bicamada lipídica da membrana, que atua como um isolante elétrico e permite a passagem de íons apenas por meio de canais iônicos específicos e bombas ativas especializadas (Kandel et al., 2023).

O potencial de repouso de um neurônio é determinado pela combinação entre a permeabilidade seletiva da membrana a diferentes íons e os respectivos *potenciais de equilíbrio*, que correspondem ao ponto em que as forças elétrica e química que atuam sobre um íon se compensam, eliminando seu fluxo líquido. O potencial de equilíbrio de um íon X pode ser

calculado pela *equação de Nernst*:

$$E_x = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[X]_e}{[X]_i}, \quad (3.1.1)$$

em que R é a constante universal dos gases, T é a temperatura absoluta (em Kelvin), z é a valência do íon, F é a constante de Faraday, e $[X]_e$ e $[X]_i$ são as concentrações extracelular e intracelular do íon X , respectivamente. Considerando o meio extracelular como referência, o potencial de repouso típico da membrana é da ordem de -65 mV, podendo variar entre -40 e -80 mV, a depender do tipo celular (Kandel et al., 2023).

Dois fatores principais determinam e mantém o potencial de repouso da membrana: (i) a distribuição desigual de íons eletricamente carregados entre o interior e o exterior da célula, especialmente dos íons Na^+ e K^+ , e (ii) a permeabilidade seletiva da membrana, que permite o fluxo de determinados íons através da membrana (Kandel et al., 2023). Essa distribuição iônica desigual é sustentada por dois mecanismos complementares. O primeiro é a ação da bomba de sódio-potássio, uma proteína transmembranar (proteína de membrana que atravessam a bicamada lipídica da membrana celular) que transporta ativamente três íons Na^+ para fora da célula e dois íons K^+ para o interior, processo que envolve o consumo de energia. Isso mantém a concentração intracelular de Na^+ aproximadamente dez vezes menor que a extracelular, e a de K^+ cerca de vinte vezes maior no interior celular (Kandel et al., 2023; Monteiro, 2019). O segundo mecanismo envolve a alta permeabilidade da membrana ao K^+ , que permite que esses íons se movam passivamente do interior para o exterior da célula, processo conhecido como *difusão*. Esse movimento ocorre porque há uma concentração maior de K^+ dentro da célula do que fora, e os íons tendem a se deslocar espontaneamente ao longo desse gradiente de concentração. À medida que o K^+ sai da célula, deixa para trás cargas negativas (principalmente ânions orgânicos), contribuindo para a negatividade do potencial de repouso (Kandel et al., 2023). Além disso, a regulação das concentrações extracelulares de Na^+ e K^+ também é essencial, sendo realizada principalmente pelos rins e pelas células da glia, estas últimas atuando como elementos de suporte e manutenção do ambiente extracelular no sistema nervoso (Kandel et al., 2023).

Como já mencionado, a capacidade do cérebro de processar informações depende da habilidade dos neurônios de responder a estímulos extremamente sutis, gerando rápidas e amplas variações na diferença de potencial elétrico da membrana celular. Essas alterações são mediadas por estruturas especializadas presentes na membrana, denominadas *canais iônicos*, que permitem o fluxo controlado de determinadas espécies iônicas (Kandel et al., 2023). Tais canais são formados por proteínas integrais de membrana, encontradas em todas as células do organismo. Nos neurônios, os canais são rigidamente regulados para responder a estímulos físicos e químicos distintos, ou seja, diferentes sinais ambientais ou internos ativam canais específicos, adaptados para reagir seletivamente a cada tipo de estímulo. Por seu papel essencial na sinalização elétrica, disfunções nesses canais podem desencadear diversas doenças neurológicas (Kandel et al., 2023). Além disso, sua atividade afeta também tecidos como músculos esqueléticos e cardíacos, podendo, por exemplo, causar arritmias cardíacas. Devido a sua relevância na fisiologia e na

fisiopatologia, os canais iônicos são alvos frequentes de fármacos, venenos e toxinas, uma vez que participam diretamente da geração e condução dos potenciais de ação, da transmissão sináptica e da integração de sinais em redes neuronais (Kandel et al., 2023).

As principais características dos canais iônicos incluem: seletividade iônica, ou seja, a capacidade de reconhecer e permitir a passagem de íons específicos; mecanismos de ativação, isto é, sua abertura e fechamento em resposta a estímulos elétricos, químicos ou mecânicos; e condução eficiente, permitindo o fluxo rápido e seletivo de íons através da membrana. Por exemplo, canais de K^+ apresentam uma permeabilidade cerca de cem vezes maior para os íons K^+ do que para o Na^+ , o que contribui significativamente para a manutenção do potencial negativo da membrana dos neurônios (Kandel et al., 2023).

A regulação do fluxo iônico através da membrana ocorre por diferentes tipos de canais iônicos. Os canais ativados por variações no potencial elétrico da membrana se abrem quando ocorrem mudanças específicas na diferença de potencial entre o interior e o exterior da célula. Já os canais ativados por ligantes se abrem em resposta à ligação de neurotransmissores ou outras moléculas sinalizadoras específicas à sua estrutura. Os canais dependentes de estímulos mecânicos, por sua vez, são ativados por estímulos físicos, como estiramento ou deformação da membrana. Além desses, há também canais de vazamento, que permanecem abertos mesmo em condições de repouso, permitindo um fluxo contínuo de íons e contribuindo para a manutenção do potencial de repouso da membrana neuronal (Bear, 2017; Kandel et al., 2023).

No estado de repouso, os canais ativos da membrana celular apresentam alta permeabilidade ao K^+ e baixa permeabilidade ao Na^+ . Nessas condições, os íons K^+ tendem a sair da célula por meio dos chamados *canais de vazamento* (ou *canais abertos*), seguindo seu gradiente de concentração, ou seja, deslocando-se do meio intracelular, onde estão mais concentrados, para o extracelular, onde estão em menor concentração (Monteiro, 2019; Kandel et al., 2023). O fluxo de K^+ para fora da célula resulta no acúmulo de cargas negativas na superfície interna da membrana, tornando o interior da célula eletricamente mais negativo que o exterior. Essa separação de cargas é o que caracteriza o potencial de membrana em repouso. Alterações nesse potencial ocorrem quando há fluxo significativo de cátions ou ânions através da membrana. Por exemplo, a entrada de íons positivos como o Na^+ , que se encontram em maior concentração no meio extracelular, reduz a diferença de potencial entre os lados da membrana, tornando-a menos negativa. Esse processo é denominado *despolarização* (Kandel et al., 2023). Esse fenômeno será explicado com mais detalhes adiante. No entanto, é importante destacar que esse processo inicial é essencial para compreender como os neurônios convertem um estímulo em um sinal elétrico que possa ser propagado e transmitido a outras células, permitindo o funcionamento do sistema nervoso.

O movimento dos íons através dos canais iônicos ocorre de forma passiva, ou seja, sem gasto de energia pela célula. O fluxo iônico é impulsionado por dois tipos de gradiente: o *gradiente de concentração*, que leva os íons de regiões mais concentradas para menos concentradas, e o *gradiente elétrico*, que atrai íons positivos para áreas mais negativas e íons negativos para

áreas mais positivas. Assim, o sentido do fluxo é determinado por forças físico-químicas, como difusão e eletrostática (Kandel et al., 2023). Entretanto, esse fluxo espontâneo tenderia, ao longo do tempo, a dissipar os gradientes eletroquímicos essenciais para a excitabilidade neuronal. Para restaurar e manter esses gradientes, a célula recorre a mecanismos ativos, como as bombas iônicas. A principal delas é a bomba de sódio-potássio, que consome energia para transportar Na^+ para fora e K^+ para dentro da célula, em oposição aos seus gradientes. Dessa forma, canais e bombas atuam de forma complementar: enquanto os canais permitem o fluxo rápido e controlado de íons conforme os estímulos, as bombas garantem a manutenção das condições elétricas e químicas necessárias para a geração e propagação dos sinais elétricos no sistema nervoso (Kandel et al., 2023).

A transmissão de sinais nos neurônios ocorre fundamentalmente por meio de impulsos elétricos, mediados pela abertura e fechamento de canais iônicos que controlam o fluxo de íons através da membrana celular. Essa membrana é composta por uma bicamada lipídica semipermeável, que impede a passagem livre de íons eletricamente carregados, como Na^+ , K^+ , Ca^{2+} e Cl^- . O transporte desses íons entre os meios intra e extracelular é rigidamente controlado por proteínas especializadas presentes na membrana, incluindo canais iônicos, bombas e transportadores (Bear, 2017).

Os sinais elétricos gerados pelos neurônios, denominados *potenciais de ação*, iniciam-se em uma região próxima à origem do axônio, conhecida como *zona de disparo*. A partir desse ponto, propagam-se ao longo do axônio em velocidades que podem variar de 1 a 100 m/s (Kandel et al., 2023). O potencial de ação é um impulso do tipo “tudo ou nada”, que se regenera continuamente ao longo do axônio, mantendo sua amplitude praticamente constante, geralmente em torno de 100 mV (Kandel et al., 2023). É por meio desses potenciais que o cérebro recebe, processa e transmite informações (Kandel et al., 2023).

Quatro propriedades fundamentais caracterizam o potencial de ação: (i) ele só é disparado quando o potencial de membrana alcança um determinado limiar; (ii) é um fenômeno “tudo ou nada”, ou seja, sua amplitude é invariável, independentemente da intensidade do estímulo, desde que este ultrapasse o limiar; (iii) propaga-se ao longo do axônio sem perda de amplitude; e (iv) é seguido por um período refratário, durante o qual o neurônio não consegue gerar outro potencial de ação imediatamente após o primeiro (Kandel et al., 2023).

O potencial de ação consiste em três fases principais: *despolarização*, *repolarização* e *hiperpolarização*. De forma geral, a despolarização tem início quando o potencial de membrana atinge um determinado limiar, o que provoca a abertura de canais de Na^+ ativados por mudanças no potencial de membrana, permitindo a entrada rápida desses íons no interior da célula. Esse influxo de Na^+ intensifica a despolarização, promovendo a abertura de ainda mais canais por meio de um mecanismo de retroalimentação positiva (mecanismo no qual a despolarização promove a sua própria intensificação por meio da ativação progressiva dos canais iônicos). Em seguida, durante a fase de repolarização, os canais de K^+ se abrem, possibilitando a saída de K^+ da célula, o que leva o potencial de membrana de volta a valores próximos ao repouso. Finalmente, ocorre

a hiperpolarização, quando o potencial de membrana torna-se temporariamente mais negativo do que o valor de repouso, à medida que os canais de Na^+ e K^+ se fecham gradualmente e os íons começam a retornar às suas distribuições originais (Ulbricht, 2005).

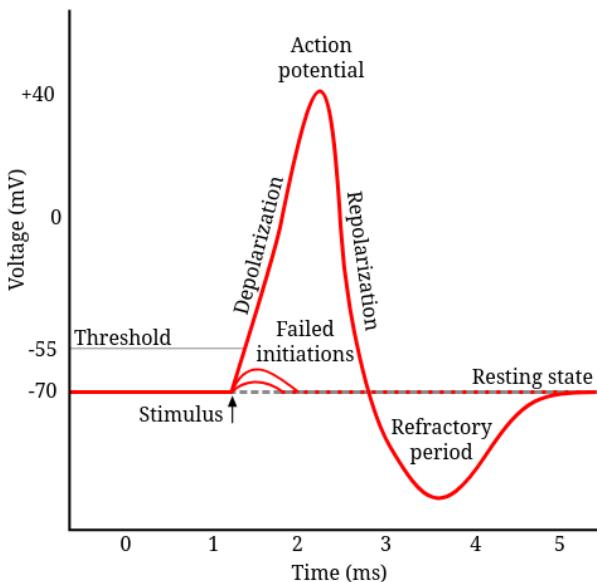
A geração do potencial de ação depende de uma classe específica de canais de Na^+ , cuja permeabilidade ao Na^+ pode ser de 10 a 20 vezes maior do que a do K^+ . Uma pequena alteração local no potencial de membrana, por exemplo, de -65 mV para -55 mV, torna a membrana muito mais permeável ao Na^+ , ao mesmo tempo em que reduz sua permeabilidade ao K^+ . Como consequência, há um rápido influxo de Na^+ , que neutraliza as cargas negativas intracelulares e promove maior despolarização. Esse processo, por sua vez, ativa a abertura de mais canais de Na^+ , intensificando o fluxo de íons e aumentando ainda mais a permeabilidade da membrana ao Na^+ . Durante essa fase de alta condutância, o Na^+ move-se a favor de seu gradiente eletroquímico, ou seja, em direção ao interior da célula, tanto por razões de concentração quanto pelo potencial elétrico.

O resultado desse processo é uma mudança súbita no potencial de membrana, que atinge valores positivos da ordem de +40 mV, caracterizando o potencial de ação. Células cuja membrana pode ser despolarizada de forma rápida e significativa são chamadas de *excitáveis*. Em resposta à despolarização, também ocorre a abertura de canais adicionais permeáveis ao K^+ , que permite a saída desses íons da célula. Esse processo leva à repolarização da membrana, restabelecendo a distribuição de cargas e a predominância da permeabilidade ao K^+ , típica do estado de repouso. O potencial de ação então se propaga ao longo do axônio até atingir os terminais sinápticos, onde desencadeia uma resposta química que permite a comunicação com outros neurônios ou outras células-alvo, como as musculares. A condução ocorre por meio da ativação sequencial de canais iônicos ao longo do axônio, mantendo constante a amplitude do sinal. A duração típica de um potencial de ação é de aproximadamente 1 ms (Kandel et al., 2023).

A despolarização, caracterizada pela redução da negatividade do potencial de membrana, facilita a ativação neuronal, tornando a célula mais propensa a disparar um potencial de ação. Por isso, é considerada um evento *excitatório*. Em contraste, a hiperpolarização, que corresponde a um aumento da negatividade em relação ao valor de repouso, dificulta a ativação da célula, inibindo a geração de novos potenciais de ação. Assim, a hiperpolarização exerce um efeito *inibitório* sobre a atividade neuronal. Esse comportamento está ilustrado na Fig. 5:

O potencial de ação, resultante de breves alterações no potencial de membrana, é causado pelo fluxo de íons através da membrana celular, ou seja, por correntes elétricas (ou *correntes iônicas*) conduzidas por cátions (íons positivos) e ânions (íons negativos). A direção da corrente, por convenção, é definida como o sentido do movimento das cargas positivas. Os canais iônicos dependentes de diferença de potencial abrem-se quando a despolarização da membrana atinge um limiar específico, desencadeando a geração do potencial de ação. A rápida entrada de íons Na^+ por meio desses canais, ativados pela despolarização local causada por sinais sinápticos recebidos, é o mecanismo responsável por desencadear esse evento. Esses sinais, originados da

Figura 5 – Representação esquemática das fases do potencial de ação em um neurônio, mostrando as variações de potencial de membrana durante os processos de despolarização, repolarização e hiperpolarização.



Fonte: WIKIMEDIA COMMONS. Action potential. 2012. Disponível em: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Action_potential.svg.

atividade de outros neurônios, propagam-se passivamente ao longo da membrana do neurônio, isto é, sem geração de novos potenciais de ação, até atingir a *zona de gatilho*, localizada no início do axônio. Nessa região, a alta densidade de canais de Na^+ dependentes de alterações no potencial elétrico da membrana celular reduz o limiar necessário para o disparo. Assim, caso a soma dos sinais recebidos seja suficiente para despolarizar a membrana além desse limiar, um potencial de ação será iniciado e propagado ativamente ao longo do axônio até os terminais sinápticos, onde poderá desencadear a transmissão do sinal para outros neurônios ou células-alvo (Monteiro, 2019; Kandel et al., 2023).

Como mencionado anteriormente, o potencial de ação apresenta um comportamento do tipo tudo-ou-nada: estímulos que não atingem o limiar de despolarização não geram resposta, enquanto aqueles que o ultrapassam desencadeiam potenciais de ação com amplitude e duração constantes, independentemente da intensidade do estímulo. Esse mecanismo garante a condução eficiente do sinal ao longo de todo o axônio, pois o potencial de ação é regenerado periodicamente em pontos sucessivos da membrana (Kandel et al., 2023). O disparo de um potencial de ação é seguido de um período refratário, durante o qual o neurônio não pode ser estimulado novamente. Isso ocorre porque muitos canais iônicos, como os de Na^+ , apresentam um mecanismo de inativação após a abertura, impedindo que se reativem imediatamente, mesmo na presença de um novo estímulo. É necessário que o potencial de membrana retorne a valores próximos ao repouso para que esses canais recuperem sua sensibilidade. Modelos matemáticos, como o de HH, descrevem esse processo com maior precisão, incluindo o mecanismo de abertura dos canais iônicos. Já o modelo de FHN representa esse fenômeno por meio de uma variável

de recuperação lenta, que regula a excitabilidade da célula e modula a frequência de disparo. Embora não modele explicitamente os canais iônicos e seus mecanismos moleculares, esse modelo simplificado captura as propriedades essenciais da dinâmica de ativação e inativação que sustentam a propagação de sinais no sistema nervoso (Assis; Miranda; Cavalcante, 2010; Monteiro, 2019).

Dessa forma, a informação codificada por uma sequência de potenciais de ação não reside na forma individual de cada evento, mas sim em dois aspectos fundamentais: a frequência de disparo e o padrão temporal dos potenciais de ação. A frequência está geralmente relacionada à intensidade do estímulo, enquanto o padrão temporal pode transmitir informações mais sutis, como duração, regularidade ou até mesmo a natureza do estímulo. Além disso, alguns neurônios exibem atividade espontânea em repouso, disparando potenciais de ação de forma regular ou em salvas. Essa característica os torna particularmente sensíveis à modulação por sinais excitatórios ou inibitórios, que podem alterar significativamente o seu padrão de atividade. Em neurônios espontaneamente ativos, podem impor períodos de silêncio, gerando padrões rítmicos com funções específicas na codificação e transmissão da informação (Kandel et al., 2023).

A transmissão eficaz das informações no sistema nervoso depende não apenas do padrão de disparo dos neurônios, mas também da organização anatômica das vias neurais. Embora os potenciais de ação sejam sinais elétricos estereotipados, sua função depende da via específica em que se propagam. Cada tipo de sensação, como visão, dor ou tato, é processado por circuitos específicos formados por grupos de neurônios conectados entre si. Esses circuitos criam caminhos bem definidos que levam as informações desde os receptores sensoriais no corpo até as áreas correspondentes do cérebro. Isso significa que sinais elétricos semelhantes podem ter significados diferentes, dependendo de onde eles se originam e para onde são enviados no sistema nervoso (Kandel et al., 2023). Por exemplo, um estímulo tático na pele da mão e um estímulo semelhante na pele do pé produzem impulsos elétricos parecidos, mas esses sinais são transmitidos por vias neuronais diferentes que chegam a regiões específicas do cérebro responsáveis por cada parte do corpo. Dessa forma, o cérebro consegue identificar com precisão a localização do estímulo. Assim, a complexidade da percepção sensorial e do controle motor surge da combinação entre os padrões de atividade elétrica dos neurônios e a organização funcional das redes neurais envolvidas. (Kandel et al., 2023).

As finas ramificações de um axônio conectam-se a outros neurônios por meio de zonas especializadas de comunicação chamadas *sinapses*. A célula nervosa que transmite o sinal é denominada célula pré-sináptica, enquanto a que o recebe é a célula pós-sináptica. Além dos dendritos, corpo celular e axônio, os neurônios possuem regiões especializadas chamadas terminais pré-sinápticos ou terminais nervosos. Um único axônio pode emitir ramificações que formam sinapses com até mil neurônios pós-sinápticos diferentes (Kandel et al., 2023). Cada comportamento comandado pelo encéfalo é mediado por conjuntos específicos de neurônios interconectados, e a função comportamental de cada célula nervosa é determinada, em grande parte, por suas sinapses com outras células (Kandel et al., 2023).

3.1.2 Sinapses

Anteriormente, discutimos como o potencial de ação é iniciado e gerado por um neurônio. No entanto, para que a informação seja processada pelo sistema nervoso, esses sinais precisam ser transmitidos para outros neurônios. Essa transmissão ocorre em regiões especializadas de contato entre os neurônios, ou seja, por meio da *transmissão sináptica*. Portanto, a transmissão sináptica desempenha um papel fundamental no desempenho das funções neurais do sistema nervoso. Essa comunicação se dá através das *sinapses*, zonas especializadas que permitem que os neurônios se comuniquem entre si ou com outras células-alvo (como as células musculares, por exemplo) (Kandel et al., 2023; Bear, 2017).

A informação é geralmente transmitida em uma única direção: da célula pré-sináptica, que envia o sinal, para a célula pós-sináptica, que o recebe (Bear, 2017). A transmissão sináptica pode ocorrer por meio de *sinapses elétricas* ou *sinapses químicas* (Kandel et al., 2023), que apresentam estruturas e mecanismos distintos para a passagem do sinal entre os neurônios. As sinapses elétricas caracterizam-se pela transferência direta de corrente iônica de uma célula para outra, através de regiões especializadas chamadas *junções comunicantes* (ou *gap junctions*) (Bear, 2017). Elas são usadas principalmente para a propagação rápida e estereotipada de sinais de despolarização (Kandel et al., 2023). Já as sinapses químicas possuem uma separação entre as células pré-sinápticas e pós-sinápticas, chamada *fenda sináptica*, e a comunicação ocorre por meio de substâncias químicas chamadas *neurotransmissores*. Essas sinapses promovem interações mais complexas, sendo responsáveis pela maior parte da comunicação neuronal no sistema nervoso, além de amplificarem os sinais transmitidos (Kandel et al., 2023; Bear, 2017). A Tabela 2 apresenta, de forma resumida, uma comparação entre as principais características das sinapses elétricas e químicas.

Tabela 2 – Comparaçao entre sinapses elétricas e químicas

Tipo de sinapse	Distância entre células	Continuidade entre as celulas	Estrutura de transmissão	Agente transmissor
Elétrica	4 nm	Sim	Canais de junções comunicantes	Corrente iônica
Química	20–40 nm	Não	Vesículas sinápticas e receptores pós-sinápticos	Transmissor químico

Fonte: Elaborado pela autora (2025).. Adaptado de (Kandel et al., 2023)

A característica comum a ambas as sinapses envolve o processo de despolarização da membrana da célula pós-sináptica. Em ambos os casos, a informação é transmitida por meio

de uma corrente iônica que sai da célula pré-sináptica e chega à célula pós-sináptica, alterando seu potencial de membrana (Kandel et al., 2023). Essa alteração ocorre pela entrada de íons positivos na célula pós-sináptica, o que reduz a polaridade da membrana (despolarização) e a torna capaz de gerar um novo potencial de ação, caso o limiar seja atingido, conforme discutido na seção 3.1.1. Quanto à principal diferença, nas sinapses elétricas, uma parte da corrente iônica gerada pela entrada de íons positivos na célula pré-sináptica passa diretamente para a célula pós-sináptica por meio das junções comunicantes, depositando cargas positivas no interior da membrana e provocando sua despolarização. Se essa despolarização ultrapassa o limiar, os canais iônicos dependentes de alterações no potencial de membrana na célula pós-sináptica se abrem, gerando um potencial de ação (Kandel et al., 2023). Nas sinapses químicas, o processo é distinto: a despolarização da célula pré-sináptica pode gerar um potencial de ação que provoca a liberação de neurotransmissores na fenda sináptica. Esses neurotransmissores se ligam a receptores específicos na membrana da célula pós-sináptica, induzindo mudanças no potencial da célula que resultam em sua despolarização (Kandel et al., 2023).

3.1.2.1 Sinapses elétricas

As sinapses elétricas são caracterizadas pela presença de canais especializados, ou junções comunicantes, que estabelecem uma conexão direta entre as células pré- e pós-sinápticas. A ativação dos canais iônicos dependentes de mudanças no potencial da célula pré-sináptica gera uma corrente iônica que, além de despolarizar sua própria membrana até o limiar necessário para o disparo de um potencial de ação, é parcialmente transferida para a célula pós-sináptica por meio dessas junções. Esse fluxo iônico contribui para a despolarização da membrana da célula pós-sináptica e pode, caso atinja o limiar, desencadear um novo potencial de ação (Kandel et al., 2023). Esse tipo de sinapse permite uma transmissão extremamente rápida, pois não depende de processos intermediários: a comunicação ocorre por meio da condução direta da corrente iônica entre os neurônios, reduzindo significativamente o atraso sináptico. Além disso, as sinapses elétricas são altamente eficazes, sendo capazes de gerar um potencial de ação na célula pós-sináptica quase instantaneamente após o disparo do neurônio pré-sináptico. Essas propriedades as tornam especialmente importantes para a sincronização precisa da atividade elétrica entre grupos de neurônios, sendo fundamentais em circuitos neurais cuja função depende de uma coordenação temporal rigorosa, como aqueles envolvidos na geração de ritmos oscilatórios, no controle motor fino e na regulação de estados comportamentais, como sono e atenção (Bennett; Zukin, 2004; Connors; Long, 2004; Galarreta; Hestrin, 1999; Gibson; Beierlein; Connors, 1999; Traub et al., 2001). Os neurônios conectados por junções comunicantes são ditos *eletricamente acoplados*, que caracteriza a passagem direta da corrente iônica através dos canais formados por essas estruturas (Bear, 2017).

As sinapses elétricas caracterizam-se, em sua maioria, por serem estruturalmente bidimensionais, uma vez que as junções comunicantes permitem a passagem direta e eficiente da corrente iônica em ambos os sentidos (Bear, 2017). No entanto, apesar dessa característica ser

predominante, a transmissão elétrica pode não ocorrer de forma simétrica em todas as condições. Evidências experimentais indicam que, em determinados contextos fisiológicos e estruturais, a condução através das sinapses elétricas pode apresentar-se predominantemente unidirecional ou assimétrica (Bennett; Zukin, 2004; Connors; Long, 2004).

Essa assimetria pode surgir, por exemplo, devido a variações nos tamanhos dos corpos celulares ou na ramificação dos dendritos, características que influenciam a dissipação e a detecção do sinal elétrico, tornando-o mais perceptível em uma direção do que em outra (Bennett; Zukin, 2004). Outro fator relevante são as diferenças nos potenciais de repouso entre as células acopladas, que direcionam a corrente iônica do neurônio mais despolarizado (menos negativo) para o mais hiperpolarizado (mais negativo), mesmo na ausência de disparos de potenciais de ação. Embora essa corrente geralmente tenha baixa magnitude, ela pode modular a excitabilidade neuronal local e estabelecer um viés funcional na direção da transmissão, promovendo uma condução preferencial (Connors; Long, 2004). Além disso, condições bioquímicas locais, como alterações no pH intracelular ou nas concentrações de Ca^{2+} , podem afetar de forma desigual a condutância dos canais das junções comunicantes, resultando em assimetrias temporárias na eficiência da transmissão entre os dois sentidos da sinapse elétrica.

Conforme mencionado anteriormente, as sinapses elétricas desempenham um papel fundamental na sincronização da atividade neuronal. Como a corrente iônica atravessa simultaneamente a membrana de todas as células acopladas, as células podem disparar de forma coordenada, como se fossem uma célula única maior. Assim, a transmissão sináptica elétrica é especialmente útil para orquestrar a atividade conjunta de grupos neuronais (Kandel et al., 2023). Neurônios eletricamente acoplados apresentam um limiar de disparo maior e, quando esse limiar é superado, as correntes de Na^+ geradas pela alteração da diferença de potencial em uma célula são rapidamente transmitidas às demais, o que explica por que esses neurônios disparam de modo *sincrônico* (Kandel et al., 2023).

O papel das sinapses elétricas varia conforme a região do cérebro onde estão presentes, refletindo as demandas funcionais específicas de diferentes circuitos neuronais (Bear, 2017). Elas são comuns em redes que exigem alta sincronização entre neurônios, ou seja, em situações onde vários neurônios precisam disparar simultaneamente e de forma coordenada. Essa sincronização é essencial para o funcionamento eficiente de atividades neurais como a geração de ritmos cerebrais, a rápida propagação de sinais sensoriais, e a execução de movimentos finos e precisos, tais como escrever, tocar um instrumento musical ou manipular objetos pequenos. Esses movimentos dependem de uma coordenação eficaz entre múltiplos grupos musculares, controlados por circuitos motores que exigem respostas neuronais rápidas e precisas. A presença de sinapses elétricas nesses contextos permite uma comunicação quase instantânea entre células vizinhas, favorecendo o disparo sincronizado dos grupos neuronais (Bear, 2017; Kandel et al., 2023).

Nos Capítulos 4 e 5 desta dissertação, será realizado um estudo detalhado da dinâmica de neurônios eletricamente acoplados utilizando o modelo de FHN. Nesse contexto, o termo “acoplamento elétrico” passa a designar, no formalismo matemático, a interação direta entre

neurônios, modelada por termos adicionais nas equações diferenciais que representam o fluxo de corrente iônica entre neurônios conectados por junções comunicantes. Esses termos capturam a influência mútua entre neurônios acoplados, permitindo investigar como diferentes configurações e parâmetros de acoplamento afetam a dinâmica do sistema. No capítulo 5, o fenômeno da sincronização entre neurônios eletricamente acoplados será estudado sob diferentes regimes dinâmicos. Dessa forma, os conceitos neurofisiológicos discutidos nesta seção fornecem a base conceitual essencial para os fenômenos analisados posteriormente, destacando a importância do estudo da sincronização em sistemas de neurônios acoplados.

3.1.2.2 Sinapses químicas

Nas sinapses químicas, ao contrário das sinapses elétricas, não existe uma conexão física direta entre os neurônios pré e pós-sinápticos, mas sim uma separação muito estreita denominada *fenda sináptica* (Kandel et al., 2023). Nessa modalidade de transmissão, a comunicação ocorre por meio da liberação de substâncias químicas chamadas *neurotransmissores*, que modulam a atividade da célula-alvo ao se ligarem a receptores específicos localizados na membrana pós-sináptica. Os neurotransmissores são liberados pela célula pré-sináptica na fenda sináptica e, ao se difundirem por esse espaço, interagem com os receptores, promovendo alterações no potencial de membrana da célula pós-sináptica. Dependendo do tipo de neurotransmissor e receptor envolvidos, a ação das sinapses químicas pode ser excitatória ou inibitória. Ou seja, alguns neurônios pré-sinápticos estimulam a atividade das células pós-sinápticas, aumentando a probabilidade de geração de potenciais de ação, enquanto outros neurônios têm efeito inibitório, reduzindo essa probabilidade (Kandel et al., 2023; Bear, 2017). A Tabela 3 apresenta uma comparação entre as principais características das sinapses químicas excitatórias e inibitórias:

Tabela 3 – Comparação entre sinapses químicas excitatórias e inibitórias

Característica	Excitatória	Inibitória
Efeito na célula pós-sináptica	Despolarização (aumenta a excitabilidade)	Hiperpolarização ou estabilização (reduz a excitabilidade)
Neurotransmissores principais	Glutamato (no SNC)	GABA, Glicina
Potencial pós-sináptico gerado	Potencial pós-sináptico excitatório (EPSP)	Potencial pós-sináptico inibitório (IPSP)
Tipo de canais iônicos ativados	Canais de Na^+ ou Ca^{2+}	Canais de Cl^- ou K^+
Resultado funcional	Aumenta a chance de potencial de ação	Diminui a chance de potencial de ação

Fonte: Elaborado pela autora (2025). Adaptado de (Kandel et al., 2023) e (Bear, 2017).

Entre os aspectos que distinguem as sinapses químicas das elétricas, destaca-se a trans-

missão essencialmente unidirecional. Essa característica resulta da organização estrutural do terminal pré-sináptico, que contém vesículas sinápticas, pequenas estruturas que armazenam neurotransmissores, canais de cálcio (Ca^{2+}) dependentes de alterações no potencial de membrana e zonas ativas de liberação, ausentes na membrana da célula pós-sináptica. As *zonas ativas* são regiões altamente organizadas da membrana pré-sináptica onde ocorre a fusão das vesículas com a membrana celular. Quando um potencial de ação alcança o terminal pré-sináptico, a despolarização da membrana abre esses canais de Ca^{2+} , permitindo a entrada rápida dos íons que desencadeiam a liberação dos neurotransmissores na fenda sináptica. Os neurotransmissores, por sua vez, atuam exclusivamente em receptores localizados na membrana pós-sináptica, reforçando a direção única da comunicação sináptica. Essa configuração assegura que o fluxo de informação ocorra somente do neurônio pré-sináptico para o pós-sináptico, permitindo que as sinapses químicas organizem o fluxo de informações em etapas sequenciais, ordenadas e cronológicas (Kandel et al., 2023; Purves et al., 2018).

A transmissão sináptica química compreende um conjunto coordenado de eventos, iniciados pela chegada do potencial de ação ao terminal pré-sináptico e culminando na ativação dos receptores pós-sinápticos. Esse processo pode ser dividido em quatro etapas principais: (1) síntese e armazenamento do neurotransmissor, (2) liberação do neurotransmissor na fenda sináptica, (3) interação do neurotransmissor com receptores na membrana pós-sináptica, e (4) remoção do neurotransmissor da fenda sináptica (Kandel et al., 2023). Inicialmente, o potencial de ação despolariza a membrana do terminal pré-sináptico, abrindo canais de Ca^{2+} e permitindo a entrada rápida desses íons. O aumento local da concentração de Ca^{2+} é o sinal que induz a fusão das vesículas sinápticas com a membrana pré-sináptica, liberando o neurotransmissor no espaço extracelular entre os neurônios, a fenda sináptica. Em seguida, as moléculas do neurotransmissor difundem-se até os receptores específicos na membrana da célula pós-sináptica. A ativação desses receptores altera a permeabilidade iônica da célula pós-sináptica, modificando seu potencial de membrana e, assim, podendo promover ou inibir a geração de um novo potencial de ação. Finalmente, os neurotransmissores são rapidamente removidos da fenda sináptica para encerrar o sinal e preparar a sinapse para uma nova transmissão (Kandel et al., 2023).

Devido à complexidade envolvida na liberação de neurotransmissores, as sinapses químicas são caracterizadas por um atraso sináptico. No entanto, essas sinapses também apresentam a capacidade de amplificação, uma vantagem funcional que compensa esse atraso. A amplificação ocorre porque um pequeno estímulo elétrico inicial pode desencadear uma resposta amplificada na célula pós-sináptica, com um grande fluxo iônico, tornando a transmissão mais eficaz, principalmente quando se trata de ativar neurônios maiores ou que exigem um estímulo mais intenso para responder (Kandel et al., 2023).

A ação dos neurotransmissores na célula pós-sináptica não depende apenas das propriedades químicas do transmissor, mas principalmente das características dos receptores expressos na membrana pós-sináptica, que reconhecem e se ligam ao neurotransmissor (Kandel et al., 2023). Um mesmo neurotransmissor pode produzir efeitos distintos, ou até opostos, dependendo do

tipo de receptor presente na célula-alvo. Além disso, a separação entre os processos de transmissão e recepção sináptica não é rígida: muitos terminais axonais também expressam receptores sensíveis ao próprio neurotransmissor liberado, modulando, assim, a liberação sináptica por meio de mecanismos de autorregulação. Em outros casos, os terminais pré-sinápticos podem ser alvo da ação de neurotransmissores liberados por axônios diferentes (Kandel et al., 2023). Esses fenômenos evidenciam a complexidade funcional das sinapses químicas e sua importância na regulação dinâmica da comunicação neuronal.

Além do seu papel central na comunicação neuronal, as sinapses químicas podem ser representadas e analisadas em modelos matemáticos por meio do *acoplamento químico* entre neurônios. Nesses modelos, o acoplamento químico é geralmente descrito por termos funcionais que simulam a ação dos neurotransmissores, incorporando atrasos temporais, dinâmicas de ativação dependentes de alterações no potencial de membrana e a resposta dos receptores pós-sinápticos. Esse formalismo permite estudar, de forma abstrata, como a transmissão unidirecional e os efeitos excitatórios ou inibitórios das sinapses químicas influenciam a dinâmica coletiva de populações neuronais. Embora esta dissertação concentre-se nas propriedades e nos efeitos do acoplamento elétrico, a compreensão da estrutura e do funcionamento das sinapses químicas fornece um referencial importante para contrastar os diferentes mecanismos de acoplamento e suas distintas dinâmicas.

3.2 MODELO DE HODGKIN-HUXLEY (HH)

Compreendidos os mecanismos fundamentais da comunicação neuronal, incluindo os tipos de sinapses e suas propriedades funcionais, torna-se essencial abordar modelos matemáticos capazes de descrever com precisão a dinâmica eletrofisiológica dos neurônios. Por décadas, os potenciais de ação foram considerados fenômenos do tipo tudo ou nada, o que influenciou o desenvolvimento inicial dos modelos de redes neurais nas décadas de 1930 e 1940. A compreensão dos mecanismos iônicos subjacentes a esses potenciais foi alcançada a partir dos estudos conduzidos por A. L. Hodgkin e A. F. Huxley no axônio gigante da lula (trabalho que rendeu o Prêmio Nobel em 1963, juntamente com John Eccles). O modelo proposto tornou-se um marco na biofísica celular, permitindo a análise quantitativa dos fenômenos relacionados à excitabilidade neuronal (Koch, 1998).

Em 1952, Hodgkin e Huxley publicaram um modelo matemático baseado em experimentos que investigaram o fluxo de correntes elétricas através da membrana do axônio gigante da lula. O objetivo era explicar os mecanismos que controlam a iniciação, propagação e finalização do potencial de ação nesse sistema (Hodgkin; Huxley, 1952d; Hodgkin; Huxley; Katz, 1952; Hodgkin; Huxley, 1952b; Hodgkin; Huxley, 1952a; Hodgkin; Huxley, 1952c). Sua formulação permitiu descrever, com rigor quantitativo, os processos biofísicos envolvidos na excitabilidade neuronal, tornando-se um referencial central nos estudos da fisiologia e modelagem neuronal (Hodgkin; Huxley, 1952d).

A escolha do axônio gigante da lula deve-se ao seu diâmetro ampliado, que facilitava a inserção de eletrodos e a manipulação experimental. Para manter o potencial uniforme ao longo do axônio, foi empregada a técnica de *voltage clamp*, que possibilitou o controle da tensão elétrica da membrana e a separação das correntes iônicas e capacitivas. O uso de bloqueadores farmacológicos seletivos permitiu o isolamento de correntes específicas, enquanto soluções com substituição de íons auxiliaram na distinção entre as contribuições de Na^+ e K^+ , fortalecendo as conclusões sobre seus papéis na geração do potencial de ação (Koch, 1998). Com base nesses experimentos, os autores construíram um modelo capaz de descrever quantitativamente os processos de condução e excitação. O modelo evidencia como as condutâncias de Na^+ e K^+ variam ao longo do tempo durante a despolarização e repolarização da membrana, aspectos essenciais para compreender a geração do potencial de ação (Koch, 1998). Mais especificamente, descreve como alterações no potencial de membrana afetam a sua permeabilidade a esses íons, resultando nos sinais elétricos característicos da atividade neuronal: a despolarização inicial provoca um aumento rápido da condutância de Na^+ , promovendo sua entrada e intensificando a despolarização. Em seguida, ocorre o aumento da condutância de K^+ , que induz a saída desses íons e a repolarização da membrana. A descrição precisa dessas transições permite compreender a sequência temporal de eventos que compõem o potencial de ação (Koch, 1998; Hodgkin; Huxley, 1952d).

O modelo também quantifica a relação entre o potencial de membrana e as correntes iônicas. Após o pico do potencial de ação, as condutâncias de Na^+ e K^+ retornam gradualmente aos níveis originais, da célula em repouso, restabelecendo o potencial de repouso e preparando o neurônio para a geração de novos potenciais.

Uma das principais contribuições do modelo foi demonstrar que a condutância de Na^+ não é estática, mas sim um processo dinâmico, dependente de mudanças no potencial elétrico da membrana celular. Até então, modelos simplificados tratavam a membrana como uma barreira de permeabilidade constante. Os dados de Hodgkin e Huxley mostraram que, durante a despolarização, a condutância de Na^+ aumenta de forma abrupta, mas transitória: mesmo com a tensão elétrica mantida, essa condutância é rapidamente inativada. Esse mecanismo é essencial para explicar tanto o término do potencial de ação quanto o período refratário subsequente.

Adicionalmente, a condutância de Na^+ foi descrita como uma função contínua do tempo e da tensão elétrica da membrana, governada por equações diferenciais dependentes de constantes de taxa ajustadas experimentalmente. Essa formulação representou um avanço significativo em relação aos modelos qualitativos da época. Além disso, ao revelar as propriedades dinâmicas das condutâncias iônicas e quantificar com precisão sua evolução temporal, o modelo de HH estabeleceu os fundamentos teóricos para o entendimento do comportamento elétrico dos neurônios. Sua relevância permanece até hoje, tanto em contextos experimentais quanto na formulação de modelos computacionais em neurociência, fornecendo uma base sólida para a modelagem da atividade elétrica dos neurônios (Koch, 1998).

O modelo matemático proposto por Hodgkin e Huxley representa a membrana celular

como um circuito elétrico equivalente, no qual a corrente total é composta por uma corrente capacitativa, decorrente da variação do potencial de membrana, e por correntes iônicas específicas. Essa relação é expressa por:

$$I = C_M \frac{dV}{dt} + I_i, \quad (3.2.1)$$

sendo que I é a densidade total de corrente de membrana, C_M é a capacidade da membrana, V é o deslocamento do potencial de membrana em relação ao potencial de repouso, I_i é a densidade da corrente iônica total, e t é o tempo. A corrente iônica I_i é composta pelas contribuições dos íons sódio (I_{Na}), potássio (I_K) e de outras correntes residuais (I_l):

$$I_i = I_{Na} + I_K + I_l. \quad (3.2.2)$$

Cada corrente iônica é modelada, segundo a forma:

$$I_{Na} = g_{Na}(E - E_{Na}), \quad (3.2.3)$$

$$I_K = g_K(E - E_K), \quad (3.2.4)$$

$$I_l = g_l(E - E_l), \quad (3.2.5)$$

em que g_{Na} , g_K e g_l são as condutâncias correspondentes, e E , E_{Na} , E_K , E_l são os potenciais de membrana e de equilíbrio para cada íon, respectivamente. Tomando como referência o potencial de repouso E_r , define-se:

$$V = E - E_r, \quad (3.2.6)$$

$$V_{Na} = E_{Na} - E_r, \quad (3.2.7)$$

$$V_K = E_K - E_r, \quad (3.2.8)$$

$$V_l = E_l - E_r, \quad (3.2.9)$$

o que nos permite reescrever as correntes em função dos potenciais relativos:

$$I_{Na} = g_{Na}(V - V_{Na}), \quad (3.2.10)$$

$$I_K = g_K(V - V_K), \quad (3.2.11)$$

$$I_l = g_l(V - V_l). \quad (3.2.12)$$

A equação completa do modelo de HH possui a seguinte forma:

$$I = C_M \frac{dV}{dt} + \bar{g}_K n^4 (V - V_K) + \bar{g}_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + \bar{g}_l (V - V_l), \quad (3.2.13)$$

em que \bar{g}_{Na} , \bar{g}_K e \bar{g}_l são as condutâncias máximas dos canais iônicos correspondentes, e as variáveis m , h e n representam as probabilidades de abertura (ou fechamento) dos canais de Na^+ e K^+ . Mais especificamente, m representa a ativação dos canais de Na^+ ; h representa a inativação dos canais de Na^+ ; e n representa a ativação dos canais de K^+ . Essas variáveis refletem

o comportamento coletivo de múltiplos canais individuais, sendo suas potências (como m^3 ou n^4) interpretadas como o número de subunidades necessárias para a abertura completa do canal. A dinâmica das variáveis m , h e n é modelada pelas seguintes EDO's:

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n, \quad (3.2.14)$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(1 - m) - \beta_m m, \quad (3.2.15)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(1 - h) - \beta_h h, \quad (3.2.16)$$

em que as funções α e β , determinadas empiricamente, dependem da tensão de membrana V . Elas representam, respectivamente, as taxas de transição do estado fechado para o aberto e do estado aberto para o fechado dos canais iônicos, controlando a dinâmica de ativação e inativação dos canais ao longo do tempo. Como vimos na seção 3 deste mesmo capítulo, à medida que o potencial de membrana sofre uma despolarização, seja por influência sináptica ou estímulo externa, ocorre a abertura inicial de canais de Na^+ dependentes de tensão elétrica. A abertura desses canais permite a entrada de íons Na^+ na célula, o que intensifica a despolarização da membrana. Essa despolarização adicional, por sua vez, provoca a abertura de ainda mais canais deste mesmo íon, resultando em uma entrada ainda maior de Na^+ na célula. Esse mecanismo forma um ciclo de *retroalimentação positiva*, no qual a despolarização promove mais despolarização, levando ao disparo do potencial de ação. Esse processo ocorre até que o sistema atinja um pico de tensão, momento em que outros mecanismos (como a inativação dos canais de Na^+ e a abertura de canais de K^+) entram em ação para encerrar o disparo e restaurar o potencial de repouso. Essa dinâmica de ativação e inativação, impulsionada por interações não lineares entre o potencial de membrana e a permeabilidade iônica, é o fundamento da excitabilidade neuronal. As taxas de transição dos canais iônicos dependentes de tensão são descritas e representadas pelas seguintes funções:

$$\alpha_n = \frac{0,01(V + 10)}{\exp\left(\frac{V+10}{10}\right) - 1}, \quad (3.2.17)$$

$$\beta_n = 0,125 \exp\left(\frac{V}{80}\right), \quad (3.2.18)$$

$$\alpha_m = \frac{0,1(V + 25)}{\exp\left(\frac{V+25}{10}\right) - 1}, \quad (3.2.19)$$

$$\beta_m = 4 \exp\left(\frac{V}{18}\right), \quad (3.2.20)$$

$$\alpha_h = 0,07 \exp\left(\frac{V}{20}\right), \quad (3.2.21)$$

$$\beta_h = \frac{1}{\exp\left(\frac{V}{80}\right) + 1}. \quad (3.2.22)$$

O modelo de HH é amplamente reconhecido como o marco mais importante da modelagem quantitativa na neurociência, por sua capacidade de descrever com precisão os mecanismos

responsáveis pela geração e propagação do potencial de ação (Koch, 1998; Kandel et al., 2023). O modelo caracteriza a dinâmica das condutâncias dos íons Na^+ e K^+ por meio de variáveis associadas ao estado dos canais iônicos na membrana do neurônio, cuja evolução temporal é regida por equações diferenciais de primeira ordem, dependentes do potencial de membrana. A interação entre os processos de ativação e inativação desses canais permite capturar o comportamento não linear da despolarização e da repolarização da membrana, incluindo o limiar característico do disparo do potencial de ação (Koch, 1998).

Apesar de sua precisão, o modelo HH apresenta grande complexidade matemática, o que limita sua aplicação em estudos e simulações computacionais de neurônios acoplados, por exemplo, e redes neurais. Devido a essa limitação, foram propostos modelos reduzidos que capturam, de forma qualitativa, os principais aspectos da excitabilidade neuronal com um número menor de variáveis e equações. Dentre esses, destaca-se o *modelo de FHN*, que oferece uma descrição simplificada do comportamento excitatório dos neurônios, preservando a essência dos mecanismos de disparo e recuperação observados no potencial de ação. Desta forma, esse modelo torna-se útil para análises matemáticas e computacionais da dinâmica neuronal, sendo amplamente utilizado em estudos de osciladores acoplados, sincronização e comportamento coletivo em redes neurais.

3.3 MODELO DE FITZHUGH-NAGUMO (FHN)

O modelo de FHN tem sua origem nas equações de Van der Pol, que descrevem um oscilador com amortecimento não linear (FitzHugh, 1961). Ele é também considerado uma simplificação do modelo de HH (Hodgkin; Huxley, 1952d), conseguindo reproduzir os principais comportamentos do potencial de ação previstos por esse modelo mais complexo (Monteiro, 2019). Devido à sua relação conceitual com as equações de HH, o modelo FHN é amplamente utilizado no estudo da geração e propagação do potencial de ação em neurônios acoplados, além de ser aplicado na modelagem de células cardíacas (Rocșoreanu A. Georgescu, 2000).

Em 1961, Richard FitzHugh propôs um sistema de equações diferenciais para descrever qualitativamente o comportamento do potencial de ação em neurônios, ao qual chamou de “modelo de Bonhoeffer–van der Pol (BVP)” (FitzHugh, 1961). A equação diferencial do oscilador de Van der Pol é derivada da equação do oscilador harmônico amortecido, que descreve uma variável x oscilando com uma constante de amortecimento k :

$$\ddot{x} + k\dot{x} + x = 0, \quad (3.3.1)$$

sendo que $\dot{x} \equiv dx/dt$ e $\ddot{x} \equiv d^2x/dt^2$. A equação de Van der Pol é obtida ao substituir a constante de amortecimento k por um termo que depende quadraticamente de x , resultando em amortecimento não linear (FitzHugh, 1961; Pol, 1926):

$$\ddot{x} + c(x^2 - 1)\dot{x} + x = 0, \quad (3.3.2)$$

sendo c uma constante positiva. Definindo $dy/dt \equiv \dot{y} \equiv -x/c$, temos que:

$$y = \dot{x}/c + x^3/3 - x. \quad (3.3.3)$$

A (3.3.2) pode ser reescrita como:

$$\begin{cases} \dot{x} = c \left(y + x - \frac{x^3}{3} \right), \\ \dot{y} = -x/c. \end{cases} \quad (3.3.4)$$

O modelo BVP de FitzHugh é obtido ao se acrescentarem termos adicionais a esse sistema (FitzHugh, 1961):

$$\begin{cases} \dot{x} = c \left(y + x - \frac{x^3}{3} + z \right), \\ \dot{y} = -\frac{1}{c}(x - a + by), \end{cases} \quad (3.3.5)$$

em que os parâmetros a , b e c obedecem às seguintes condições:

$$1 - \frac{2b}{3} < a < 1, \quad 0 < b < 1, \quad b < c^2, \quad (3.3.6)$$

sendo que z representa a intensidade do estímulo externo. Note que, ao se tomar $a = b = z = 0$, recupera-se a equação de Van der Pol. A variável x está associada ao potencial de membrana e à ativação dos canais de K^+ , enquanto y representa uma variável de recuperação, relacionada à inativação do Na^+ e à ativação do K^+ . Por apresentar dinâmicas em escalas de tempo distintas, x e y são frequentemente denominadas, respectivamente, variável rápida e variável lenta.

Quando comparado às equações do modelo de HH (3.2.13) e (3.2.14), observa-se que as variáveis $V(t)$ e $m(t)$ correspondem funcionalmente à variável $x(t)$ no modelo BVP, enquanto $h(t)$ e $n(t)$ têm comportamento análogo ao de $y(t)$. O estímulo externo z desempenha papel semelhante ao da corrente de membrana I no modelo de HH, como discutido na seção 3.2.

Em seu trabalho original, FitzHugh realizou uma análise qualitativa detalhada do sistema por meio do retrato de fases, o que permitiu interpretar propriedades fundamentais da dinâmica neuronal, como excitabilidade, limiar de disparo e comportamento do tipo “tudo-ou-nada” (FitzHugh, 1961; Cebrián-Lacasa et al., 2024). A identificação de um ponto de equilíbrio instável e de uma separatrix no espaço de fases evidencia a existência de um limiar que separa a repolarização passiva de uma resposta ativa sustentada. A variável lenta $y(t)$ atua como mecanismo inibitório, responsável por regular o intervalo entre disparos, funcionando como um freio que impede oscilações contínuas e não fisiológicas. Assim, o modelo BVP conserva, de forma qualitativa, os principais aspectos do modelo de HH, incluindo limiar, período refratário e comportamento oscilatório, com a vantagem adicional de permitir uma análise geométrica mais acessível, dado seu formato mais simples e representável em um sistema bidimensional. O uso de nulclinas, pontos de equilíbrio e retratos de fase, amplamente explorado por FitzHugh, continua sendo uma ferramenta central no estudo da excitabilidade.

Em 1962, Nagumo, Arimoto e Yoshizawa propuseram um circuito eletrônico equivalente ao modelo BVP, demonstrando sua eficácia como representação física de um sistema excitatório (Nagumo; Arimoto; Yoshizawa, 1962). No artigo, os autores compararam os modelos de HH e FHN, destacando a complexidade da implementação eletrônica do primeiro. O circuito proposto, composto por componentes lineares (resistores, capacitores) e não lineares (diodos), permitiu validar experimentalmente o modelo de FHN. Nesse circuito, o capacitor C representa a capacidade da membrana, $F(V)$ é um túnel de diodo, R é um resistor, L um indutor, e E uma fonte de tensão. A corrente de entrada j modela o estímulo externo. A dinâmica do circuito é descrita pelo seguinte sistema de equações diferenciais, derivado da Lei de Kirchhoff:

$$\begin{cases} j = C \frac{dv}{d\tau} - i - f(e), \\ L \frac{di}{d\tau} + Ri = -v = e - E_0, \end{cases} \quad (3.3.7)$$

em que $v(t)$ representa a tensão no capacitor, $i(t)$ a corrente no ramo indutivo, j a corrente de entrada, e a tensão no túnel de diodo, E_0 a tensão de polarização, e $f(e)$ a característica não linear do diodo, aproximada por:

$$f(e) = i_0 - \frac{1}{\rho} \left((e - e_0) - \frac{(e - e_0)^3}{3K^2} \right), \quad (\rho > 0, K > 0), \quad (3.3.8)$$

com $i_0 = f(e_0)$. Após uma mudança de variáveis e adimensionalização, esse sistema pode ser reduzido à forma padrão do modelo BVP. Essa correspondência estabelece uma ponte conceitual entre os processos eletrofisiológicos da membrana e sua modelagem eletrônica, reforçando a utilidade do modelo FHN como ferramenta teórica e experimental (Nagumo; Arimoto; Yoshizawa, 1962; Cebrián-Lacasa et al., 2024; FitzHugh, 1969).

Nesta dissertação, adotamos uma versão modificada do modelo de FHN, com ajustes nos parâmetros e redefinição das variáveis para facilitar a análise qualitativa e computacional da dinâmica neuronal sob acoplamento e forçamento externo. Essas modificações preservam as propriedades estruturais essenciais do sistema original, como a existência de um ponto de equilíbrio, limiar de disparo, separação de escalas temporais e oscilações autossustentadas, o que nos permite aplicar os mesmos métodos qualitativos utilizados por FitzHugh para explorar as propriedades do sistema. A análise geométrica, por meio do estudo das nulclinas, estabilidade do equilíbrio e retratos de fase, constitui a base da investigação que realizaremos nos Capítulos 4 e 5.

A fim de obter uma forma adimensional e mais conveniente para análise qualitativa do modelo BVP, aplicamos uma mudança de escala temporal e uma redefinição de parâmetro conforme sugerido em (Rocșoreanu A. Georgescu, 2000). Definimos a nova variável de tempo τ e o parâmetro ϵ da seguinte forma:

$$\tau \equiv \frac{t}{c}, \quad \epsilon \equiv \frac{1}{c^2}. \quad (3.3.9)$$

Com essa mudança, as derivadas temporais se transformam da seguinte maneira:

$$\dot{x} = \frac{dx}{dt} = \frac{d\tau}{dt} \frac{dx}{d\tau} = \frac{1}{c} \frac{dx}{d\tau} \Rightarrow \frac{dx}{d\tau} = c\dot{x},$$

$$\dot{y} = \frac{dy}{dt} = \frac{d\tau}{dt} \frac{dy}{d\tau} = \frac{1}{c} \frac{dy}{d\tau} \Rightarrow \frac{dy}{d\tau} = c\dot{y}.$$

Substituindo essas expressões no sistema original, Eq. (3.3.5), teremos:

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = c^2 \left(y + x - \frac{x^3}{3} + z \right), \\ \frac{dy}{d\tau} = -(x - a + by). \end{cases} \quad (3.3.10)$$

Utilizando a definição $\varepsilon \equiv 1/c^2$, o sistema pode ser reescrito como:

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{1}{\varepsilon} \left(y + x - \frac{x^3}{3} + z \right), \\ \dot{y} = -x + a - by, \end{cases} \quad (3.3.11)$$

em que, agora, $\dot{x} \equiv \frac{dx}{d\tau}$ e $\dot{y} \equiv \frac{dy}{d\tau}$.

Realizando uma mudança de variável $y \Rightarrow -y$ e redefinindo $a \Rightarrow -a$, o sistema transforma-se em:

$$\begin{cases} \dot{x} = \frac{1}{\varepsilon} \left(-y + x - \frac{x^3}{3} + z \right), \\ \dot{y} = x + a - by. \end{cases} \quad (3.3.12)$$

Finalmente, para simplificar a notação nos capítulos seguintes, voltamos a definir $c \equiv 1/\varepsilon$, de modo que a forma final adotada aqui é:

$$\begin{cases} \dot{x} = c \left(-y + x - \frac{x^3}{3} + z \right), \\ \dot{y} = x - by + a. \end{cases} \quad (3.3.13)$$

Com o objetivo de investigar as propriedades do sistema descrito pelas equações diferenciais ordinárias de primeira ordem (3.3.13), o retrato de fases se apresenta como uma ferramenta geométrica particularmente eficaz para a compreensão da dinâmica do modelo FHN, bem como da excitabilidade neuronal que este busca representar.

A evolução temporal do sistema (3.3.13) pode ser representada no espaço de fases (x, y) por meio das trajetórias obtidas das soluções das equações diferenciais. Nesse contexto, chamamos de *nullclina* (ou *nullcline*) a curva sobre a qual $\dot{x} = 0$ e $\dot{y} = 0$ (FitzHugh, 1961; Strogatz, 2015). As nulclinas delimitam regiões onde cada variável do sistema permanece constante, e o ponto de intersecção entre essas curvas corresponde a um ponto de equilíbrio do sistema. A análise das trajetórias, a partir de diferentes condições iniciais, permite identificar regimes como retorno ao repouso, disparos isolados ou oscilações sustentadas.

Os pontos de equilíbrio são definidos pelas condições $\dot{x} = \dot{y} = 0$, e correspondem às interseções entre as nulclinas, descritas por:

$$y = x - x^3/3 + z \quad (3.3.14)$$

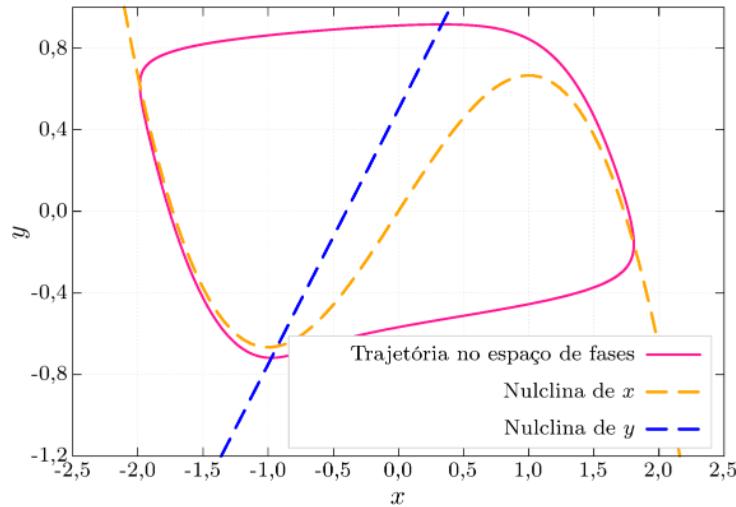
e

$$y = (x + a)/b \quad (3.3.15)$$

Fisicamente, os pontos que satisfazem essas condições representam estados nos quais a diferença de potencial através da membrana, x , não varia com o tempo.

A nulclina associada à variável rápida x , definida por $\dot{x} = 0$, é a função cúbica da eq. (3.3.14). Para a variável lenta, a nulclina, dada por $\dot{y} = 0$ é a curva descrita pela equação (3.3.15) (Strogatz, 2015; FitzHugh, 1961). Usando as condições dadas por (3.3.6) para os parâmetros a e b , para $z = 0$, as nulclinas se intersectam em apenas um ponto, que representa o *ponto de equilíbrio*. Esse ponto de equilíbrio pode ser instável ou estável, também a depender do esímulo externo z aplicado. Na Fig. 6, estão representadas as nulclinas relacionadas às curvas dadas por (3.3.14) e (3.3.15), e a trajetória no espaço de fases, com $a = 0,4$, $b = 0,8$, $c = 12,5$ e $z = 0$ (FitzHugh, 1961).

Figura 6 – Retrato de fases e nulclinas do sistema 3.3.13. Neste caso, $a = 0,4$, $b = 0,8$, $c = 12,5$ e $z = 0$.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Conforme proposto por FitzHugh (FitzHugh, 1961), o espaço de fases pode ser interpretado como um diagrama de estados fisiológicos, onde diferentes regiões correspondem a estados funcionais da atividade neuronal, como repouso, excitação, período refratário relativo ou absoluto. O modelo exibe uma separatriz associada a um fenômeno de quase-limiar (*quasi-threshold phenomenon* (QTP)), em que pequenas variações na condição inicial determinam trajetórias que resultam em excitação ou em retorno ao estado de repouso. Essa transição, quando representada no espaço de fases, define uma região instável denominada por FitzHugh de “NO”

MAN'S LAND", onde a resposta do sistema se torna extremamente sensível a perturbações. O retrato de fases permite, portanto, de representar visualmente as transições dinâmicas do sistema, oferecendo uma interpretação integrada dos mecanismos do potencial de ação em neurônios, de maneira compatível com observações experimentais e com previsões realizadas por modelos quantitativos, como o de HH (FitzHugh, 1961; Nagumo; Arimoto; Yoshizawa, 1962).

Para análise da estabilidade dos pontos de equilíbrio, conforme vimos em 2.1.3, fazendo $\dot{x} = \dot{y} = 0$ na eq. (3.3.5), o ponto de equilíbrio ($P = (x^*, y^*)$) é encontrado pela intersecção das curvas (3.3.14) e (3.3.15). Expressamos o lado direito das eqs. (3.3.5) em uma expansão em série de Taylor em torno do ponto $P = (x^*, y^*)$ (FitzHugh, 1961; Assis; Miranda; Cavalcante, 2010). Definindo $\delta(t) \equiv x(t) - x^*(t)$ e $\eta(t) \equiv y(t) - y^*(t)$, a evolução temporal das novas variáveis será dada por $\dot{\delta} = \dot{x}$ e $\dot{\eta} = \dot{y}$. Para obter um sistema de equações lineares, vamos desprezar os termos de ordem superior:

$$\dot{\delta} = f(x^*, y^*) + c(1 - x^{*2})(x - x^*) - c(y - y^*), \quad (3.3.16)$$

$$\dot{\eta} = g(x^*, y^*) + (x - x^*) - b(y - y^*), \quad (3.3.17)$$

sendo que $f(x^*, y^*) = g(x^*, y^*) = 0$. Portanto:

$$\dot{\delta} = c[(1 - x^{*2})\delta - \eta], \quad (3.3.18)$$

$$\dot{\eta} = \delta + b\eta. \quad (3.3.19)$$

Encontrando os autovalores da matriz M , que corresponde ao sistema linear dado por (3.3.18) e (3.3.19), podemos analisar a estabilidade do ponto de equilíbrio $P = (x^*, y^*)$ (Monteiro, 2019; Assis; Miranda; Cavalcante, 2010):

$$M = \begin{bmatrix} c(1 - x^{*2}) & -c \\ 1 & -b \end{bmatrix}.$$

Usando a equação característica para encontrar os autovalores λ da matriz M , sendo I a matriz identidade:

$$\det(M - \mu I) = \det \begin{pmatrix} c(1 - x^{*2}) - \mu & -c \\ 1 & -b - \mu \end{pmatrix} = 0, \quad (3.3.20)$$

a equação característica de M será dada por:

$$\mu^2 - [(1 - x^{*2})c - b]\mu + [1 - (1 - x^{*2})b]c = 0, \quad (3.3.21)$$

sendo $\mu_{1,2}$ as raízes desta equação e os autovalores da matriz M . Conforme discutido no Capítulo 2, na seção 2.1.3, a classificação da estabilidade de um ponto de equilíbrio em sistemas

bidimensionais pode ser realizada com base nas propriedades dos autovalores $\mu_{1,2}$ da matriz jacobiana avaliada nesse ponto. Mais especificamente, o que importa não são os valores exatos desses autovalores, mas sim se eles são reais ou complexos, bem como o sinal de suas partes reais. Os autovalores $\mu_{1,2}$ são dados por:

$$\mu_{1,2} = \frac{[(1-x^{*2})c - b]}{2} \pm \frac{\sqrt{[(1-x^{*2})c - b]^2 - 4[1 - (1-x^{*2})b]c}}{2}. \quad (3.3.22)$$

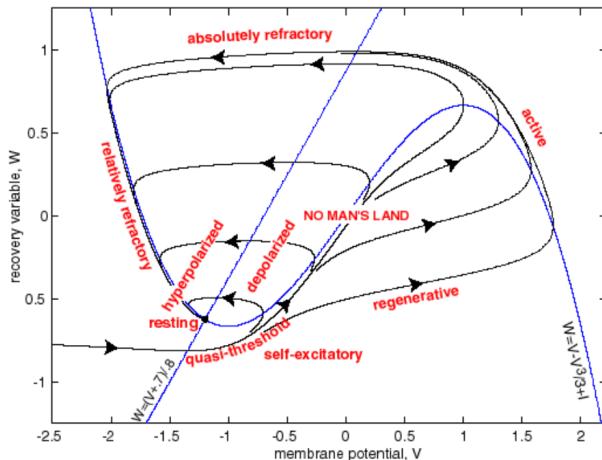
A condição que separa a estabilidade da instabilidade de um ponto de equilíbrio, com base do sinal da parte real de $\lambda_{1,2}$ neste caso é a seguinte:

- Se a parte real dos autovalores $\mu_{1,2}$ é negativa ($(1-x^{*2})c - b < 0$), isto é, $\text{Re}(\mu_1) < 0$ e $\text{Re}(\mu_2) < 0$, o ponto de equilíbrio é assintoticamente estável (atrator).
- Se ao menos um dos autovalores possui parte real positiva ($(1-x^{*2})c - b > 0$), isto é, $\text{Re}(\mu_1) > 0$ ou $\text{Re}(\mu_2) > 0$, o ponto é instável: denomina-se nó instável (source) se ambos forem positivos, ou ponto de sela se os autovalores tiverem sinais opostos.
- Para autovalores complexos conjugados, $\mu_{1,2} = \alpha \pm i\omega$ com $\omega \neq 0$, o comportamento do sistema apresenta componentes oscilatórias. A estabilidade é então determinada pelo sinal da parte real α :
 - Se $\alpha < 0$, o sistema converge para o ponto de equilíbrio por meio de oscilações amortecidas, caracterizando um foco estável (*stable spiral*).
 - Se $\alpha > 0$, as oscilações aumentam exponencialmente e o ponto é um foco instável (*unstable spiral*).
 - Se $\alpha = 0$, o sistema apresenta oscilações de amplitude constante, e o ponto de equilíbrio é denominado centro (*center*), sendo neutro quanto à estabilidade.

Substituindo os valores dos parâmetros no sistema, obtém-se que os autovalores $\mu_{1,2}$ possuem parte real positiva ($\alpha < 0$, em que $\alpha = [(1-x^{*2})c - b]/2$). Isso indica que o ponto de equilíbrio $P = (x^*, y^*)$ é instável. Além disso, como os autovalores são complexos conjugados, ou seja, possuem parte imaginária não nula ($\omega \neq 0$), o sistema apresenta oscilações em torno do ponto de equilíbrio. Devido à parte real positiva ($\alpha < 0$), essas oscilações são amortecidas, o que caracteriza o ponto de equilíbrio como um *foco instável* (ou *espiral instável*) (Fiedler-Ferrara; Prado, 1994). Neste contexto, o comportamento assintótico do sistema é regido por um *ciclo-limite*: um atrator no retrato de fases ao qual convergem não apenas as trajetórias iniciadas nas proximidades do ponto de equilíbrio, mas também aquelas que partem de regiões mais afastadas.

Ao analisar o retrato de fases do sistema dinâmico que descreve o modelo BVP, FitzHugh estabeleceu uma correspondência direta entre as regiões do plano de fases e os estados fisiológicos da membrana neuronal. Essa abordagem permitiu a formulação de um *diagrama de estados*

Figura 7 – Retrato de fases e diagrama de estados fisiológicos do modelo FHN.



Fonte: IZHKEVICH, Eugene M.; FITZHUGH, Richard. FitzHugh-Nagumo model. Scholarpedia, vol. 1, n. 9, p. 1349, 9 set. 2006. Disponível em: http://www.scholarpedia.org/article/FitzHugh-Nagumo_model. Acesso em: 15 set. 2025.

fisiológicos, no qual são categorizadas os diferentes estados assumidos pelo potencial de membrana e suas respectivas transições dinâmicas, proporcionando uma representação qualitativa do comportamento do impulso nervoso (FitzHugh, 1961; Assis; Miranda; Cavalcante, 2010).

A Fig. 7 ilustra os principais *estados fisiológicos* que a membrana neuronal pode assumir, como repouso, despolarização, estado ativo, refratariedade e hiperpolarização, contexto das variáveis dinâmicas do modelo de FHN: x , que representa o *potencial de membrana*, e y , a *variável de recuperação*, associada aos mecanismos de *refratariedade*. Esse diagrama constitui uma ferramenta conceitual poderosa, pois fornece uma compreensão qualitativa sobre quatro propriedades fundamentais da dinâmica eletrofisiológica neuronal: (i) a *geração do potencial de ação*, (ii) a presença de *períodos refratários*, (iii) o *fenômeno de limiar (threshold)* e (iv) os efeitos de *adaptação* a estímulos persistentes.

As regiões *absolutamente refratária* e *relativamente refratária*, também evidenciadas no diagrama, distinguem os dois regimes de refratariedade. Na primeira, a membrana encontra-se completamente incapaz de gerar um potencial de ação, independentemente da intensidade do estímulo aplicado. Na segunda, embora a excitabilidade comece a se restabelecer, apenas estímulos de intensidade superior à usual são capazes de gerar um novo potencial de ação.

O *fenômeno de limiar* é igualmente bem representado. A separatriz funciona como uma *fronteira crítica*: apenas estímulos que transportem o sistema para além dessa linha divisória resultam na transição para o ciclo completo de excitação. Estímulos abaixo do limiar mantêm a trajetória confinada à vizinhança do ponto de equilíbrio (repouso), não provocando disparos.

Além disso, o diagrama permite visualizar o efeito da *adaptação neuronal* a estímulos sustentados ou progressivamente crescentes. Esse comportamento é mediado pela variável y , que se acumula ao longo do tempo e pode elevar o limiar de excitação, *inibindo a geração de novos potenciais de ação*, mesmo na presença de estímulos anteriormente eficazes. O modelo também prevê um *deslocamento temporário do ponto de equilíbrio* para além da separatriz durante o

estímulo, seguido de um retorno abrupto ao repouso com a interrupção do estímulo, podendo, nesse momento, desencadear um potencial de ação.

No diagrama de estados fisiológicos da Figura 7, cada região está associada a um estado funcional da membrana, conforme descrito a seguir:

- **Repouso (Resting):** Estado estável do sistema na ausência de estímulos externos, representado pelo ponto de equilíbrio atrator no retrato de fases.
- **Autoexcitável (Self-Excitatory):** Região próxima ao limiar de excitação, onde pequenos estímulos são suficientes para iniciar um potencial de ação.
- **Despolarizada (Depolarized):** Estado em que a membrana apresenta limiar reduzido, mostrando-se mais suscetível à excitação.
- **Hiperpolarizada (Hyperpolarized):** Estado de baixa excitabilidade, caracterizado por um limiar aumentado.
- **Separatriz QTP (*QTP Separatrix*):** Fronteira crítica entre dinâmicas distintas; pequenas variações no estímulo definem se a resposta será do tipo “tudo-ou-nada”.
- **Regenerativa (Regenerative):** Região onde um estímulo desencadeia uma resposta autoamplificadora que conduz à excitação.
- **Ativa (Active):** Estado correspondente ao pico do potencial de ação, em que o potencial de membrana atinge valores máximos.
- **Refratária Absoluta (*Absolutely Refractory*):** Estado de inexcitabilidade completa, logo após o ápice do potencial de ação.
- **Refratária Relativa (*Relatively Refractory*):** Estado de recuperação parcial da excitabilidade, exigindo estímulos intensos para nova ativação.

A evolução temporal do sistema a partir do repouso pode ser resumida da seguinte forma:

- **Regenerativa:** Fase inicial da resposta, em que o estímulo desencadeia uma transição autoamplificadora.
- **Ativa:** O sistema atinge o ápice da excitação (potencial de ação).
- **Refratária Absoluta:** Período de completa insensibilidade a novos estímulos.
- **Refratária Relativa:** A excitabilidade retorna progressivamente.
- **Retorno ao Repouso:** O sistema reestabelece seu equilíbrio.

Estímulos de intensidade inferior ao limiar não desencadeiam o ciclo completo, mas podem produzir estados intermediários, como:

- Despolarização: Aumenta a excitabilidade sem desencadear um potencial de ação.
- Hiperpolarização: Reduz temporariamente a excitabilidade.
- Retorno ao repouso: O sistema retorna ao ponto de equilíbrio sem gerar impulso.

Por fim, o diagrama destaca a existência de uma região chamada “Terra de Ninguém” (*NO MAN'S LAND*), caracterizada por trajetórias intermediárias entre respostas do tipo “tudo-ou-nada”. Esta região representa estados raramente observados em experimentos fisiológicos, salvo em condições específicas, como nas respostas graduadas.

Quando um estímulo externo de natureza catódica (isto é, uma corrente negativa) com intensidade suficientemente elevada é aplicado, o estado do sistema pode ser deslocado além da separatrix no retrato de fases, iniciando uma trajetória oscilatória que percorre, de forma sequencial, as regiões regenerativa e ativa do retrato de fases. Essa trajetória, orientada no sentido horário, representa o desencadeamento de um potencial de ação. A escolha de um estímulo catódico está fundamentada tanto na fisiologia neuronal quanto na estrutura matemática do modelo FHN. Em termos biofísicos, uma corrente catódica corresponde a uma corrente de entrada que despolariza a membrana celular, isto é, torna o interior do neurônio momentaneamente menos negativo em relação ao exterior. Esse processo aproxima o potencial de membrana do limiar de disparo, podendo desencadear um potencial de ação ao ativar canais iônicos de forma regenerativa. No modelo FHN, esse tipo de estímulo é representado por valores negativos do parâmetro z , que deslocam o sistema no espaço de fases em direção à região ativa. Em contraste, estímulos de corrente positiva, que simulam correntes de saída, tendem a hiperpolarizar a membrana, afastando o sistema do limiar e, portanto, inibindo a excitação.

Quando a corrente externa z passa a ser dependente do tempo, $z = J(t)$, o modelo de FHN incorpora um estímulo dinâmico que pode representar sinais fisiológicos mais realistas, como pulsos ou estímulos periódicos. Essa dependência temporal permite que o sistema seja submetido a variações temporais na intensidade e na polaridade da corrente, modulando continuamente a posição das nulclinas e o comportamento do ponto de equilíbrio. Consequentemente, a trajetória no espaço de fases pode ser forçada a cruzar a separatrix em múltiplos momentos, induzindo respostas oscilatórias complexas, que incluem disparos repetidos, padrões de excitabilidade modulados e até regimes de sincronização com o estímulo externo. A análise da resposta do sistema a diferentes formas de $z = J(t)$ é, portanto, essencial para compreender a influência de estímulos temporais, como correntes pulsadas ou ritmos neurais, na dinâmica excitatória do neurônio modelado.

A partir dessa análise, torna-se evidente que o modelo de FHN é capaz de reproduzir comportamentos fundamentais dos neurônios excitáveis, como limiar de disparo, repolarização, por meio de uma estrutura matemática considerada simples. Embora não capture todos os detalhes quantitativos do modelo de HH, o modelo de FHN preserva suas principais características qualitativas, oferecendo, assim, uma poderosa ferramenta para a análise teórica de sistemas

neuronais. Por sua capacidade de representar a excitabilidade, ele também se mostra particularmente adequado para investigações envolvendo sistemas de neurônios acoplados e sujeitos a estímulos externos. No capítulo seguinte, exploramos justamente essas extensões, analisando como o acoplamento entre unidades e a ação de forçamentos externos influenciam a dinâmica desses sistemas.

4 DOIS NEURÔNIOS DE FHN NÃO AUTÔNOMOS: ACOPLAGEMTO ELÉTRICO UNIDIRECIONAL

Neste capítulo, investigamos um sistema dinâmico formado por um acoplamento unidirecional elétrico de dois modelos de neurônios FHN, com um neurônio sendo forçado sinusoidalmente. Esta configuração unidirecional apresenta o neurônio N_1 como o mestre, submetido a um forçamento externo senoidal, e o neurônio N_2 , interagindo com N_1 através de um acoplamento elétrico.

Os resultados numéricos serão apresentados para três cenários, nos quais N_1 opera em regimes distintos: (i) periódico, (ii) quase-periódico e (iii) caótico. O principal objetivo é explorar como a dinâmica do neurônio mestre N_1 influencia o comportamento do sistema acoplado. Para isso, geramos seções transversais do espaço de parâmetros de sete dimensões, isto é, planos de parâmetros. Para o caso em que N_1 opera em regime periódico, o sistema acoplado exibe sequências de adição de período de estruturas semelhantes a línguas de Arnold nos planos de parâmetros. Além disso, regiões de multiestabilidade também podem ser identificadas nos planos de parâmetros do sistema acoplado. No regime quase-periódico, regiões de movimento periódico estão ausentes, com apenas regiões de dinâmica quase-periódica e caótica presentes. No regime caótico de N_1 , os planos de parâmetros exibem regiões de caos, hipercaos e hipercaos transitente.

4.1 MODELO

Neste estudo, nos concentramos em uma configuração unidirecional envolvendo dois modelos de neurônios de FHN acoplados. Neste caso, esta configuração é representada ao adicionarmos um termo de *acoplamento elétrico* nas equações do modelo. A dinâmica é descrita por um conjunto de EDOs de 1^a ordem não lineares e não autônomas dadas por:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c(-y_1 + x_1 - x_1^3/3 + J(t)), \\ \dot{y}_1 = x_1 - by_1 + a_1, \\ \dot{x}_2 = c(-y_2 + x_2 - x_2^3/3 + \gamma(x_2 - x_1)), \\ \dot{y}_2 = x_2 - by_2 + a_2, \end{cases} \quad (4.1.1)$$

sendo, a_i ($i = 1, 2$), b e c parâmetros de controle; $J(t)$ é um estímulo externo dependente do tempo, $J(t) = A \operatorname{sen}(\omega t)$, que representa o forçamento externo conectado ao neurônio N_1 e γ representa a intensidade do acoplamento. As variáveis x_i e y_i ($i = 1, 2$) representam o potencial de membrana e a variável de recuperação pós-excitacão (refratariedade), respectivamente. Conforme visto no Capítulo 2, podemos definir uma nova variável e representar um sistema de equações não autônomas em um sistema de equações autônomas. Neste caso, definindo $z_1 = \omega t$, temos

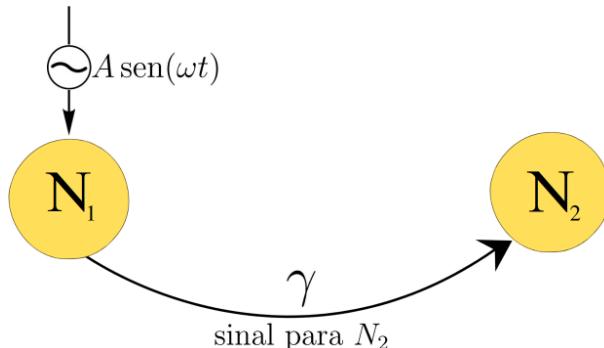
que:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c(-y_1 + x_1 - x_1^3/3 + A \sin(z_1)), \\ \dot{y}_1 = x_1 - by_1 + a_1, \\ \dot{z}_1 = \omega, \\ \dot{x}_2 = c(-y_2 + x_2 - x_2^3/3 + \gamma(x_2 - x_1)), \\ \dot{y}_2 = x_1 - by_2 + a_2. \end{cases} \quad (4.1.2)$$

No caso desacoplado, isto é, para $\gamma = 0$, cada sistema evolui individualmente. Nesta situação, N_2 apresenta exclusivamente soluções regulares, enquanto N_1 apresenta uma dinâmica mais complexa, incluindo soluções caóticas (Manchein et al., 2022). Para valores pequenos do parâmetro A , estruturas semelhantes à línguas de Arnold imersas em uma região de quase-periodicidade emergem nos planos de parâmetros de N_1 (Manchein et al., 2022).

A representação esquemática do sistema analisado pode ser vista na Fig. 8, que mostra N_1 sendo forçado externamente pelo termo $A \sin(\omega t)$, conectado ao N_2 pela intensidade do acoplamento elétrico γ .

Figura 8 – Visão esquemática da interação entre os dois neurônios. Neurônio 1 (esquerda) é forçado senoidalmente e influencia o comportamento do neurônio 2 (direita) com a intensidade do parâmetro de acoplamento γ .



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

4.2 METODOLOGIA

Para descrever detalhadamente a dinâmica do sistema acoplado (4.1.2), usamos quatro tipos de diagramas: o plano de parâmetros, a projeção bidimensional de bacias de atração, diagramas de bifurcação, e projeções do atrator. Para qualquer que seja o diagrama relatado, começamos fixando os parâmetros e integrando numericamente o sistema de equações diferenciais dado por (4.1.2). O processo de integração numérica começa com condições iniciais (CIs) arbitrárias $(x_1^{(0)}, y_1^{(0)}, z_1^{(0)}, x_2^{(0)}, y_2^{(0)}) = (-1, 0; 0, 5; 0, 0; 0, 3; -0, 1)$ e usa como integrador o algoritmo de Runge-Kutta de quarta ordem de passo fixo igual a 10^{-2} . Um transiente de 10^5 passos de integração foi descartado, dependendo da aplicação. A escolha das condições iniciais

para a integração numérica do sistema (4.1.2) está diretamente relacionada à estratégia adotada na análise. Uma possibilidade é fixar as condições iniciais ao longo de toda a varredura no plano de parâmetros, de modo que, independentemente das alterações nos parâmetros, o sistema seja sempre integrado a partir das mesmas CIs. Essa abordagem facilita a comparação direta entre diferentes regimes dinâmicos induzidos exclusivamente pelas mudanças nos parâmetros. Alternativamente, pode-se optar por variar as condições iniciais por meio do método de *seguir o atrator*, em que o estado final de uma simulação com um determinado conjunto de parâmetros é utilizado como condição inicial para a simulação seguinte. Essa segunda abordagem permite acompanhar transições suaves no comportamento dinâmico do sistema e pode revelar fenômenos como multiestabilidade.

A construção dos planos de parâmetros (γ, a_2) , parâmetros associados ao acoplamento e ao neurônio N_2 , respectivamente, envolve a variação simultânea desses dois parâmetros em uma grade uniforme de $10^3 \times 10^3$ pontos. Durante esse processo, os demais parâmetros do sistema, a_1, b, c, A e ω , são mantidos fixos. A escolha desses parâmetros determina o regime dinâmico de N_1 , o qual pode apresentar comportamento periódico (P), quase-periódico (Q) ou caótico (C). As combinações específicas de parâmetros utilizadas para induzir cada um desses regimes estão descritas na Tabela ??:

Tabela 4 – Combinações dos valores dos parâmetros mantidos fixos no sistema (4.1.2) para a construção dos planos de parâmetros. Cada conjunto de valores induz um regime dinâmico específico no neurônio mestre N_1 , classificado como periódico (P), quase-periódico (Q) ou caótico (C).

	P	Q	C
a_1	0,409	0,4	0,4
b	0,8	0,8	0,8
c	12,5	12,5	12,5
A	0,07	0,045	0,12
ω	9,88	9,88	9,88

Fonte: Elaborado pela autora (2025).

A série temporal gerada pela integração numérica do sistema (4.1.2) para cada um dos 10^6 pares de parâmetros (γ, a_2) , considerando 10^6 etapas de integração após o descarte de um transiente inicial, é utilizada para o cálculo de 10^6 espectros de Lyapunov, denotados por $\lambda_1 > \lambda_2 > \lambda_3 > \lambda_4 > \lambda_5$. Os espectros de Lyapunov foram calculados utilizando o método fundamentado na análise da evolução de perturbações infinitesimais no espaço tangente, obtidas a partir da linearização das equações diferenciais do sistema dinâmico (Wolf et al., 1985; Benettin et al., 1980). Esse procedimento possibilita quantificar as taxas exponenciais com que pequenas perturbações crescem ou decaem ao longo de diferentes direções no espaço de fases, refletindo a estabilidade local das trajetórias do sistema dinâmico. Com os espectros de Lyapunov obtidos, é possível classificar o comportamento dinâmico de cada ponto do plano de parâmetros

(γ, a_2) , identificando o tipo de atrator presente no espaço de fases. Essa classificação segue as combinações possíveis entre expoentes positivos, negativos e nulos, conforme sistematizado na Tabela 5. Nessa tabela, os sinais ‘+’, ‘−’ e ‘0’ indicam, respectivamente, expoentes positivos, negativos e nulos. As letras **H**, **C**, **Q** e **P** representam, respectivamente, os regimes dinâmicos de hipercaos, caos, quase-periodicidade e periodicidade.

Tabela 5 – Combinações possíveis do espectro de expoentes de Lyapunov do sistema (4.1.2), associadas aos distintos regimes dinâmicos que podem emergir conforme os parâmetros e as condições iniciais adotados.

	H	H	C	C	C	Q	P
λ_1	+	+	+	+	+	0	0
λ_2	+	+	0	0	0	0	-
λ_3	+	0	0	0	-	-	-
λ_4	0	-	0	-	-	-	-
λ_5	-	-	-	-	-	-	-

Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Para a construção dos planos de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2), associa-se uma cor distinta a cada regime dinâmico identificado, conforme especificado na Tabela 6. As cores preta, vermelha, amarela e azul representam, respectivamente, oscilações periódicas, quase-periódicas, caóticas e hipercaóticas.

Tabela 6 – Classificação dos regimes dinâmicos do sistema (4.1.2) com base nas diferentes combinações dos expoentes de Lyapunov. Cada regime é associado a um tipo distinto de atrator no espaço de fases e representado por uma cor específica nos planos de parâmetros: comportamento periódico (P), quase-periódico (Q), caótico (C) e hipercaótico (H)

<i>Regime Dinâmico</i>	<i>Abreviação</i>	<i>Cor</i>
Periodicidade	P	Preto
Quase-periodicidade	Q	Vermelha
Caos	C	Amarela
Hipercaos	H	Azul

Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Para investigar a presença de multiestabilidade no sistema (4.1.2), foram construídas seções transversais das bacias de atração, seguindo um procedimento análogo àquele utilizado na construção dos planos de parâmetros. Especificamente, ao manter fixas as condições iniciais de um subconjunto de variáveis, por exemplo, (x_1^0, y_1^0, z_1^0) , e variar sistematicamente as condições iniciais de (x_2^0, y_2^0) , obtém-se uma projeção bidimensional da bacia de atração no espaço completo de condições iniciais. Essa abordagem permite visualizar a distribuição das regiões associadas a

diferentes atratores, evidenciando a coexistência de múltiplos comportamentos dinâmicos sob os mesmos parâmetros.

Alternativamente, a dinâmica de cada ponto no espaço das condições iniciais pode ser caracterizada com base no número de máximos locais de uma variável do sistema, em vez da análise do espectro de expoentes de Lyapunov. Nesse caso, seleciona-se um parâmetro a ser variado, e, para cada valor considerado, contabiliza-se o número de máximos locais da variável de interesse ao longo da série temporal. Os resultados são então representados graficamente em *diagramas de bifurcação*, nos quais o número de máximos é apresentado em função do parâmetro. Adicionalmente, as séries temporais podem ser empregadas para a reconstrução dos atratores no espaço de fases, por meio da projeção das variáveis relevantes sobre os eixos coordenados.

4.3 RESULTADOS NUMÉRICOS

Antes de explorar o plano de parâmetros (γ, α_2) , analisamos os comportamentos dinâmicos apresentados pelo neurônio mestre N_1 . Para tanto, aplicamos a transformada de Fourier à série temporal da variável $x_1(t)$, conforme definido no sistema da Eq. (4.1.2), com o objetivo de caracterizar e discernir qualitativamente tais comportamentos. A comparação entre o domínio de frequência, a projeção do atrator e a série temporal de $x_1(t)$ permite distinguir sinais caóticos de sinais periódicos e quase-periódicos por meio do espectro de potências, que corresponde ao módulo ao quadrado da transformada contínua de Fourier. No espectro de potências, picos agudos ou largos em frequências dominantes e seus harmônicos indicam comportamentos periódicos ou quasiperiódicos, enquanto sinais caóticos se manifestam por um componente contínuo no espectro.

No primeiro caso, abordado na subseção 4.3.1, os parâmetros a_1, b, c, A e ω são mantidos fixos para o neurônio N_1 , conforme especificado na Tabela ???. Esses valores promovem oscilações periódicas sustentadas em N_1 , conforme evidenciado pela projeção do atrator e pelo espectro de potências, apresentados respectivamente nas Fig.s 9(a) e 9(b).

Utilizando o software TISEAN (Hegger; Kantz; Schreiber, 1999), procedemos ao cálculo do espectro de potências da variável $x_1(t)$, conforme definida na Eq. (4.1.2). O espectro obtido, exibido na Fig. 9(b), apresenta características típicas de séries temporais periódicas, exibindo uma frequência fundamental dominante $f_1 \approx 1,57$, valor que coincide com a frequência calculada através de $f_1 = \omega/(2\pi) = 9,88/(2\pi) \approx 1,57$. Além da frequência fundamental, são claramente identificados harmônicos superiores correspondentes a múltiplos inteiros de f_1 , expressos pela fórmula $f_k = kf_1$, para $k = 2, 3, \dots$. Especificamente, para os primeiros cinco harmônicos, foram determinados os valores aproximados $(f_2, f_3, f_4, f_5) = (2f_1, 3f_2, 4f_1, 5f_1) \approx (3, 14; 4, 71; 6, 28; 7, 85)$, os quais reforçam a natureza periódica do sinal analisado. No espectro de potências, essa periodicidade manifesta-se por meio de picos agudos e bem definidos, refletindo a presença das frequências dominantes e seus respectivos harmônicos. Adicionalmente,

além dos harmônicos esperados, observam-se picos correspondentes a frequências não harmônicas, sugerindo a presença de componentes espectrais adicionais na série temporal, possivelmente associadas a modos dinâmicos secundários, interações não lineares ou variações temporais irregulares do sistema.

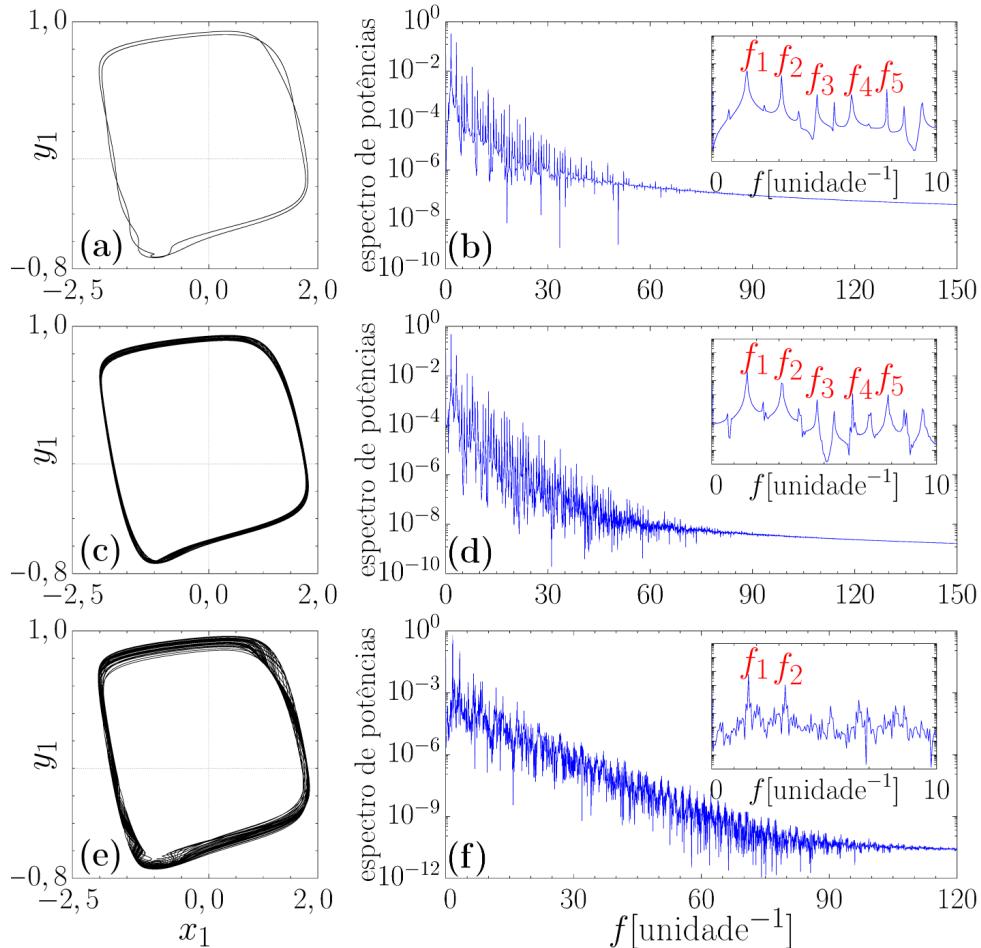
A subseção 4.3.2 é dedicada à investigação do mesmo plano de parâmetros (γ, a_2) , mas agora considerando o neurônio mestre N_1 operando em regime quase-periódico. Para isso, os parâmetros a_1, b, c, A e ω são mantidos fixos conforme especificado na Tabela ???. A natureza quase-periódica da dinâmica é evidenciada pela forma do atrator e pelo espectro de potências correspondente, apresentados, respectivamente, nas Fig.s 9(c) e 9(d). De modo análogo ao caso periódico discutido anteriormente, o espectro quase-periódico exibe a mesma frequência fundamental f_1 e seus cinco primeiros harmônicos. No entanto, neste caso, o espectro de potências revela, além da frequência fundamental e seus harmônicos, a presença de linhas espectrais adicionais bem definidas, localizadas em frequências que não são múltiplos inteiros de f_1 . Esse padrão espectral, caracterizado pela presença de linhas bem definidas em frequências que não são múltiplos inteiros entre si, é típico de atratores quase-periódicos. Tal configuração indica que a dinâmica do neurônio mestre N_1 envolve a superposição de duas ou mais frequências incommensuráveis. Como consequência, a trajetória no espaço de fases não retorna exatamente ao mesmo ponto após um número finito de ciclos, permanecendo confinada em uma subregião do espaço de estados e evoluindo de forma não periódica, embora ordenada, característica fundamental da quase-periodicidade.

Na subseção 4.3.3, o neurônio mestre N_1 opera em regime caótico, com os parâmetros a_1, b, c, A e ω mantidos fixos conforme especificado na Tabela ???. As Figs. 9(e) e 9(f) apresentam, respectivamente, a projeção do atrator no espaço de fases e o espectro de potências associado. Nesse cenário, apenas os dois primeiros picos de frequência permanecem evidentes, enquanto os harmônicos de ordem superior, observados nos regimes periódico e quase-periódico, não se manifestam mais de maneira evidente. Consequentemente, o espectro de potências apresenta uma distribuição contínua e dispersa, característica de atratores caóticos, que reflete a perda da estrutura harmônica, decorrentes da dependência do sistema às condições iniciais. Em síntese, esta investigação preliminar explora a dinâmica de N_1 em três regimes distintos, periódico, quase-periódico e caótico. Na sequência, serão analisados os impactos de cada regime no comportamento dinâmico do sistema acoplado.

4.3.1 Dinâmica periódica

Esta subseção dedica-se à análise do cenário em que N_1 opera em regime periódico. A Fig. 10 exibe três diagramas de estabilidade de Lyapunov, gerados para variações nos parâmetros γ e a_2 , com os demais parâmetros do sistema (4.1.2), a_1, b, c, A e ω mantidos fixos, conforme a Tabela ???. As três cores em cada diagrama da Fig. 10 estão relacionados aos valores dos expoentes do espectro de Lyapunov, conforme estabelecido nas Tabelas 5 e 6. Dessa forma, as regiões correspondentes à periodicidade, quase-periodicidade e caos são indicadas, respectivamente,

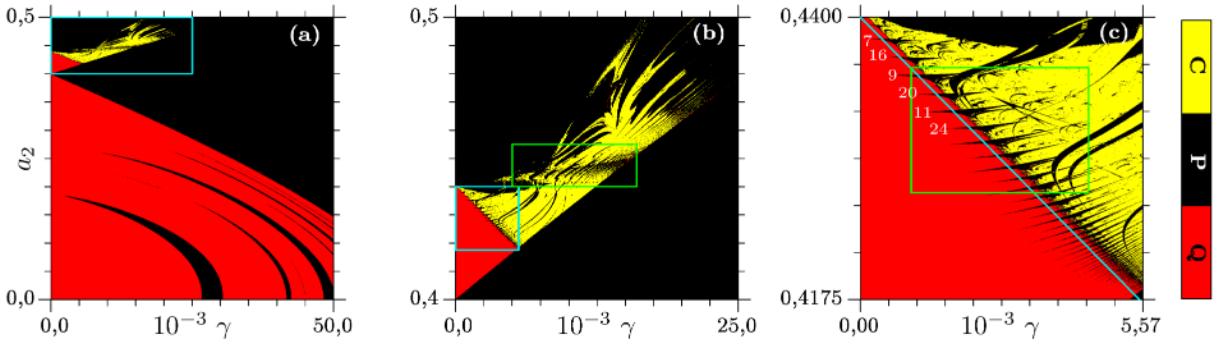
Figura 9 – Atratores e espectros de potências correspondentes: a coluna da esquerda apresenta projeções bidimensionais dos atratores no espaço de fases, enquanto a coluna da direita exibe o espectro de potências calculados para a variável x_1 do sistema (4.1.2), ilustrando comportamentos dinâmicos distintos do neurônio N_1 . Os painéis (a) e (b) representam o regime periódico, (c) e (d) o regime quase-periódico, e (e) e (f) o regime caótico.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

pelas cores preta, vermelha e amarela.

Figura 10 – Regiões de comportamentos dinâmicos variados no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2). (a) Fornece uma perspectiva global para $0 \leq \gamma \leq 0,05$ e $0 \leq a_2 \leq 0,5$. (b) Oferece uma ampliação da área destacada pela caixa ciano em (a). (c) Ampliação da região indicada pela caixa ciano em (b).



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

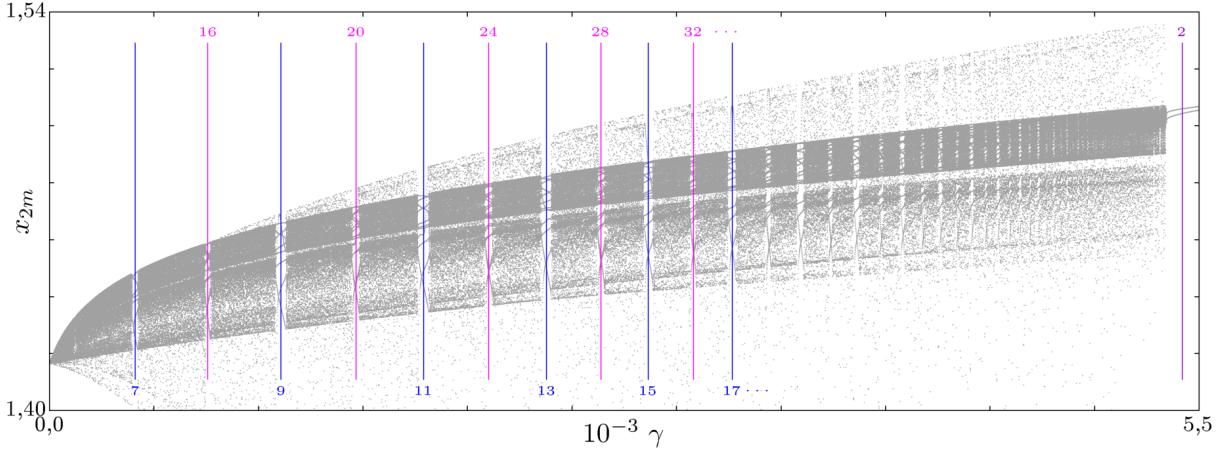
Conforme visto na Fig. 10(a), que exibe o plano de parâmetros (γ, a_2) no intervalo $0 \leq \gamma \leq 0,05$ e $0 \leq a_2 \leq 0,5$, destacam-se duas regiões principais: uma inferior (vermelha), associada à dinâmica quase-periódica, e uma superior (preta), correspondente ao regime periódico. No domínio de quase-periodicidade, identificam-se faixas descontínuas de movimento periódico (em preto). Na porção superior esquerda do diagrama, delimitada por uma caixa ciano, a zona predominantemente periódica exibe duas sub-regiões distintas: uma menor (vermelha), com dinâmica quase-periódica, e outra mais extensa (amarela), caracterizando regime caótico com estruturas periódicas internas (pretas).

A Fig. 10(b) exibe uma ampliação da região delimitada pela caixa ciano na Fig. 10(a), revelando com mais detalhes a presença de estruturas periódicas imersas tanto na região caótica quanto na fronteira entre regimes caótico e quase-periódico. Para examinar essas estruturas com maior precisão, foi realizada uma nova ampliação, apresentada na Fig. 10(c), correspondente à sub-região destacada pela caixa ciano à esquerda na Fig. 10(b). Nessa nova visualização, é possível identificar com clareza múltiplas estruturas periódicas, nove delas dentro da caixa em verde, que se assemelham às línguas de Arnold observadas no mapa circular (Ott, 2002).

De maneira análoga às línguas de Arnold observadas no mapa circular, as estruturas periódicas destacadas em preto na Fig. 10(c) emergem da região quase-periódica (em vermelho) e se estendem em direção ao domínio caótico (em amarelo). Os valores numéricos associados a essas estruturas referem-se aos seus respectivos períodos, definidos neste trabalho como o número de máximos locais da variável x_2 (denotados por x_{2m}) ao longo de uma órbita pertencente ao atrator correspondente no espaço de fases. Tais configurações periódicas são tipicamente identificadas em diagramas de bifurcação sob a forma de janelas de periodicidade imersas em regimes caóticos ou quase-periódicos. O diagrama de bifurcação apresentado na Fig. 11 foi construído para pontos ao longo do segmento de reta definido por $a_2 = -4,182\gamma + 0,440$, indicado na Fig. 10(c), o qual intercepta diversas dessas estruturas periódicas imersas no domínio quase-periódico. Esse diagrama permite estabelecer uma correspondência direta entre as janelas

de periodicidade identificadas no plano de parâmetros (Fig. 10(c)) e as estruturas evidenciadas no diagrama de bifurcação (Fig. 11), possibilitando, assim, a determinação do período associado a cada estrutura periódica.

Figura 11 – Diagrama de bifurcação ao longo do segmento de reta $a_2 = -4,182\gamma + 0,440$ cruzando as estruturas periódicas estáveis (estruturas semelhantes a Arnold Tongues) dentro da região quase-periódica da Fig. 10(c).



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Baseando-se no plano de parâmetros da Fig. 10(c) e com a ajuda do diagrama de bifurcação da Fig. 11, é possível concluir que alguma organização das estruturas periódicas comentadas acima está presente. À medida que avançamos do lado esquerdo para o lado direito, ao longo do segmento de reta $a_2 = -4,182\gamma + 0,440$ desenhado na Fig. 10(c), um conjunto infinito de estruturas periódicas é cruzado, que se acumula na borda da região do pequeno período 2 em preto, no canto inferior direito do diagrama. Este conjunto de estruturas periódicas pode ser pensado como sendo formado por dois subconjuntos de sequências de adição de períodos. Um desses subconjuntos é representado pela sequência $7 \rightarrow 9 \rightarrow 11 \rightarrow 13 \rightarrow 17 \rightarrow \dots$, iniciado no período 7 com aumento de um fator 2, enquanto o outro subconjunto é representado pela sequência $16 \rightarrow 20 \rightarrow 24 \rightarrow 28 \rightarrow 32 \rightarrow \dots$, iniciado no período 16, e com um aumento por um fator 4. Em termos da sequência completa, estas estruturas periódicas incorporadas na região quase periódica/caótica no plano de parâmetros da Fig. 10(c) são organizados como $7 \rightarrow 16 \rightarrow 9 \rightarrow 20 \rightarrow 11 \rightarrow 24 \rightarrow 13 \rightarrow 28 \rightarrow 15 \rightarrow 32 \rightarrow 17 \rightarrow \dots$, cujo termo geral é dado por

$$a_n = \frac{1}{2}((-1)^n + 3)(n + 6), \quad (4.3.1)$$

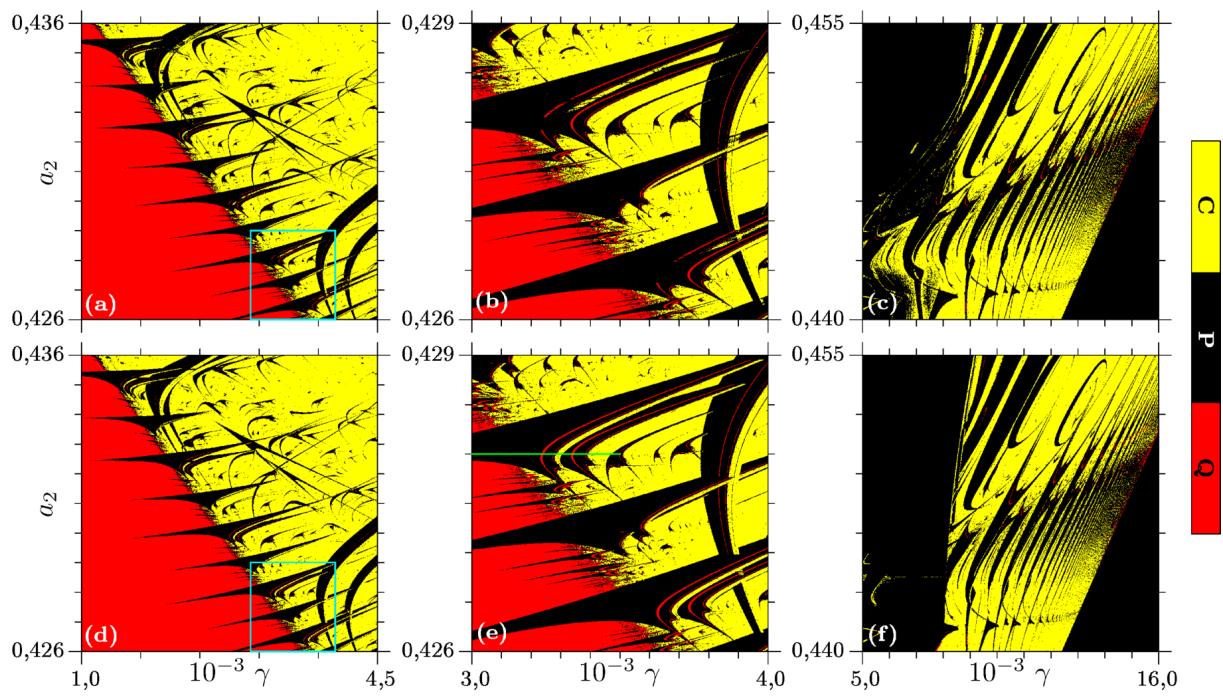
em que $n = 1, 2, 3, \dots$.

A Fig. 12 apresenta seis versões do plano de parâmetros (γ, a_2) para o sistema (4.1.2). Os diagramas nas Figs 12(a) e 12(d) correspondem a ampliações da região demarcada pela caixa verde na Fig. 10(c), enquanto as Figs 12(c) e 12(f) resultam da ampliação da região destacada por uma caixa verde na Fig. 10(b). Já as Fig.s 12(b) e 12(e) mostram uma ampliação adicional da

área delimitada pela caixa verde nas Fig.s 12(a) e 12(d), respectivamente. Os diagramas na linha superior foram obtidos integrando o sistema a partir da mesma condição inicial arbitrária para todos os pares de parâmetros (γ, a_2) . Em contraste, os diagramas da linha inferior foram gerados utilizando o método de seguir o atrator, em que a integração para cada novo par de parâmetros é iniciada com a condição final da simulação anterior.

A comparação a ser realizada considera os pares de diagramas apresentados nas colunas da Fig. 12. Observa-se que, independentemente do par analisado, há diferenças significativas entre os diagramas obtidos com condições iniciais fixas e aqueles gerados pelo método de seguir o atrator. Por exemplo, na Fig. 12(f), uma porção da região periódica (em preto), localizada no canto inferior esquerdo, é substituída por uma região caótica (em amarelo) na Fig. 12(c). Fenômeno semelhante pode ser identificado em outras áreas do plano de parâmetros ao se comparar os pares de diagramas nas Fig.s 12(a) e 12(d), bem como nas Fig.s 12(b) e 12(e). Dessa forma, podemos

Figura 12 – Mapeamento dos variados regimes dinâmicos no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2). Os painéis (a) e (d) correspondem a ampliações da região destacada pela caixa verde na Fig. 10(c). Os painéis (b) e (e) mostram ampliações da área indicada pela caixa verde na Fig. 12(a). Já os painéis (c) e (f) apresentam ampliações da região demarcada pela caixa verde na Fig. 10(b).

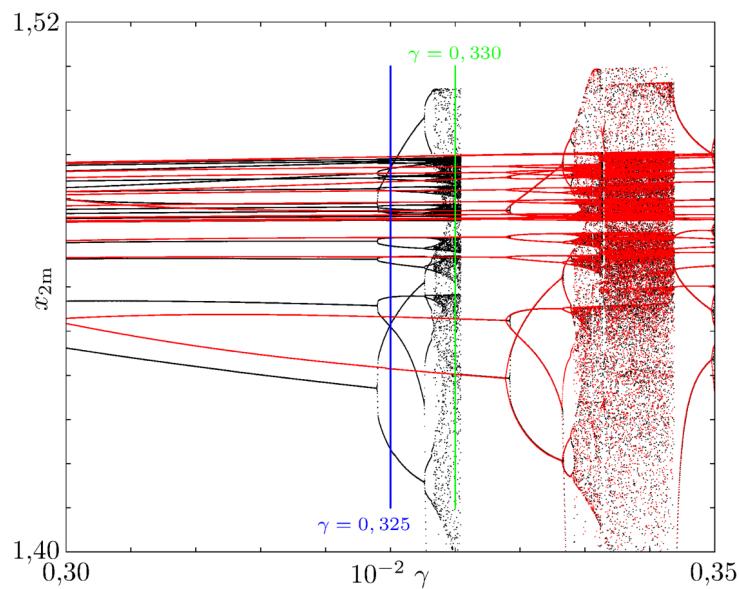


Fonte: Elaborado pela autora (2025).

identificar regiões no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2) nas quais o comportamento assintótico pode ser diferente dependendo da condição inicial utilizada na integração numérica. Em outras palavras, o sistema (4.1.2) apresenta, nessas regiões, a coexistência de múltiplos atratores no espaço de fases para um mesmo conjunto de parâmetros fixos, uma característica típica do fenômeno da multiestabilidade (Feudel; Grebogi, 1997; Pisarchik; Feudel, 2014; Pisarchik; Hramov, 2022), que será analisado em maior profundidade a seguir.

Para investigar a existência de multiestabilidade, a Fig. 13 apresenta dois diagramas de bifurcação para o sistema (4.1.2), gerados por meio do método de seguimento do atrator ao longo do segmento de reta horizontal $a_2 = 0,428$, indicado na Fig. 12(e). Cada diagrama exibe os valores dos máximos locais da variável x_2 , denotados por x_{2m} e comumente associados ao período da oscilação, para 8000 valores do parâmetro γ . O diagrama em preto foi construído com γ variando no sentido crescente, de $3,0 \times 10^{-3}$ a $3,5 \times 10^{-3}$, enquanto o diagrama em vermelho corresponde à varredura no sentido decrescente, de $3,5 \times 10^{-3}$ a $3,0 \times 10^{-3}$. A comparação entre

Figura 13 – Diagramas de bifurcação ao longo do segmento de reta horizontal $a_2 = 0,428$ da Fig. 12(e). O diagrama em preto representa o crescimento do parâmetro γ , enquanto o diagrama em vermelho mostra seu decrescimento.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

os dois diagramas revela diferenças significativas, evidenciando a presença de multiestabilidade. Por exemplo, na região central, nas proximidades do segmento de reta vertical $\gamma = 0,330$, observa-se a coexistência de um atrator caótico (em preto) com um atrator periódico (em vermelho). Ainda na região central, por volta do segmento de reta vertical $\gamma = 0,325$, verifica-se a coexistência de dois atratores periódicos distintos, também diferenciados pelas cores vermelha e preta.

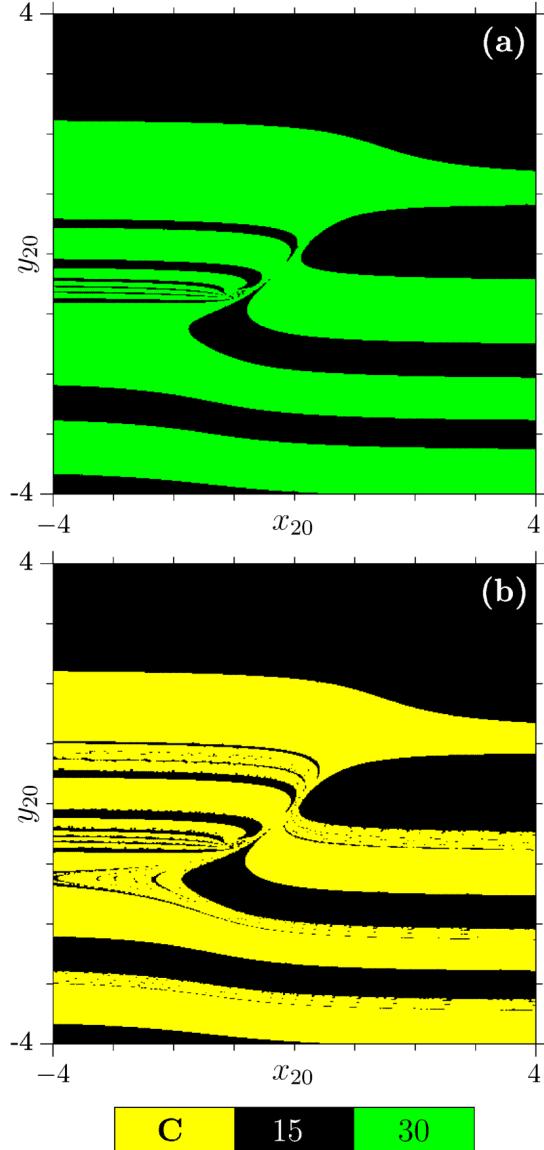


Figura 14 – Projeções no plano das condições iniciais (x_{20}, y_{20}) do sistema (4.1.2), com $x_{10} = -1,0$, $y_{10} = 0,5$ e $a_2 = 0,428$. (a) As regiões preta e verde representam, respectivamente, as bacias de atração associadas a atratores periódicos de períodos 15 e 30, para $\gamma = 0,325$. (b) As regiões preta e amarela indicam as bacias de atração correspondentes a um atrator periódico de período 15 e a um atrator caótico, para $\gamma = 0,330$.

A Fig. 14(a) apresenta duas bacias de atração associadas a atratores periódicos: condições iniciais localizadas na região preta conduzem o sistema a um atrator de período 15, enquanto aquelas na região verde levam a um atrator de período 30. Já a Fig. 14(b) exibe duas bacias relacionadas a atratores de naturezas distintas: um atrator periódico de período 15 (região preta) e um atrator caótico (região amarela). Os diagramas representam seções bidimensionais (x_{20}, y_{20}) de bacias de atração do sistema (4.1.2), que possui quatro dimensões: $(x_{10}, y_{10}, x_{20}, y_{20})$. Para a construção dessas seções, foram fixados os valores $x_{10} = -1,0$ e $y_{10} = 0,5$. O diagrama da Fig. 14(a) foi gerado com os parâmetros $\gamma = 0,325$ e $a_2 = 0,428$, enquanto o da Fig. 14(b) utiliza $\gamma = 0,330$, mantendo a_2 constante.

Ambos os pontos pertencem ao segmento horizontal $a_2 = 0,428$ destacado na Fig. 12(e). Os conjuntos de condições iniciais pertencentes a diferentes bacias são, de forma mais específica, distinguidos da seguinte forma:

- Na Fig. 14(a), as regiões preta e verde correspondem, respectivamente, a atratores periódicos de períodos 15 e 30.
- Na Fig. 14(b), a região preta leva a um atrator periódico de período 15, enquanto a região amarela está associada a um atrator caótico.

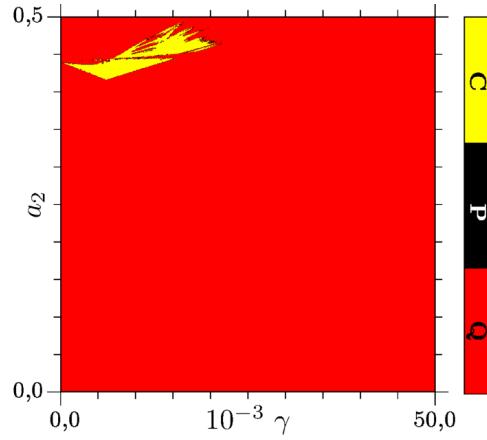
Assim, para os parâmetros $\gamma = 0,325$ ou $\gamma = 0,330$, com $a_2 = 0,428$ e condições fixas $x_{10} = -1,0$ e $y_{10} = 0,5$, a evolução assintótica do sistema dependerá exclusivamente da posição de (x_{20}, y_{20}) no plano, conforme segue:

- Região preta em 14(a) ou 14(b) \rightarrow atrator periódico (período 15)
- Região verde em 14(a) \rightarrow atrator periódico (período 30)
- Região amarela em 14(b) \rightarrow atrator caótico

4.3.2 Dinâmica quase-periódica

Neste segundo cenário, o neurônio N_1 opera em regime quase-periódico, com os parâmetros fixos definidos conforme a Tabela ???. A Fig. 15 exibe o plano de parâmetros (γ, a_2) para o sistema (4.1.2), no qual podem ser identificadas regiões associadas a diferentes comportamentos dinâmicos. Assim como nos diagramas anteriores, a codificação por cores está relacionada ao espectro de Lyapunov, conforme os critérios estabelecidos nas Tabelas 5 e 6. Observa-se que, nesse regime, apenas soluções quase-periódicas (vermelho) e caóticas (amarelo) predominam na maior parte do plano de parâmetros. Embora alguns pontos pretos também estejam presentes, indicando a ocorrência de soluções periódicas, não se observa uma região periódica bem definida neste cenário.

Figura 15 – Regimes dinâmicos no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2), para $0 \leq \gamma \leq 0,05$ e $0 \leq a_2 \leq 0,5$. Os diferentes comportamentos assintóticos são classificados com base no espectro de Lyapunov, conforme os critérios estabelecidos nas Tabelas 5 e 6.



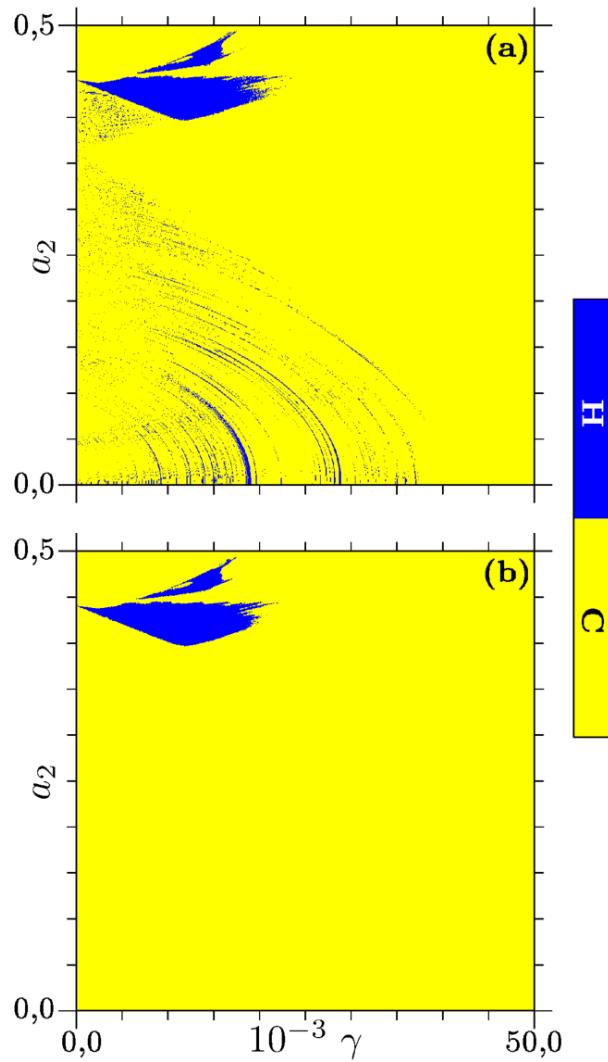
Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Uma comparação relevante pode ser estabelecida entre as Fig.s 10(a) e 15, que correspondem, respectivamente, aos casos em que o neurônio mestre N_1 opera em regime periódico e quase-periódico. A transição de N_1 de um regime periódico para um regime quase-periódico, por meio da alteração de seus parâmetros, resulta em uma supressão quase total da região periódica no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2). Essa mudança é evidenciada pelo fato de que grande parte da região preta observada na Fig. 10(a), associada a soluções periódicas, surge na Fig. 15 como região vermelha, indicando dinâmicas quase-periódicas.

4.3.3 Dinâmica caótica

Consideremos, neste último cenário, o caso em que N_1 opera em regime caótico, alcançado quando seus parâmetros são fixados conforme a Tabela ???. A Fig. 16 mostra duas versões dos planos de parâmetros (γ, a_2) , ambos construídos para o mesmo intervalo de parâmetros γ e a_2 nos outros casos (dinâmica periódica e quase-periódica). A principal diferença entre os diagramas está no tempo de transiente considerado na integração numérica do sistema (4.1.2): o diagrama da Fig. 16(a) foi gerado considerando um transiente igual a 2×10^5 passos de integração, enquanto o diagrama da Fig. 16(b) utilizou um transiente de 1×10^6 passos. De modo geral, ambos os planos de parâmetros exibem uma ampla região de comportamento caótico, na qual soluções hipercaóticas encontram-se inseridas.

Figura 16 – Regiões de comportamentos diversos no plano de parâmetros (γ, a_2) do sistema (4.1.2). Após o descarte de 1×10^6 etapas de integração transientes, os espectros de Lyapunov foram avaliados em (a) 2×10^5 e (b) 1×10^6 etapas de integração.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Portanto, independentemente do diagrama considerado na Fig. 16, apenas dois comportamentos dinâmicos são possíveis para o sistema acoplado: caos, associado às regiões amarelas do plano de parâmetros, e hipercaos, correspondente às regiões em azul. No entanto, observa-se uma diferença significativa entre os dois diagramas da Fig. 16, relacionada à distribuição da região hipercaótica. Em ambos os casos, os pontos azuis, que indicam soluções hipercaóticas, estão embutidos em uma área mais ampla de comportamento caótico (amarelo). Contudo, o número de pontos azuis na Fig. 16(a) é consideravelmente maior do que na Fig. 16(b). Esse contraste permite concluir que, com o aumento do tempo de integração de 2×10^5 para 1×10^6 passos (após a remoção de um transiente de 1×10^6 passos de integração), a extensão da região hipercaótica no plano de parâmetros (γ, a_2) tende a diminuir.

Esse comportamento equivale à manifestação do fenômeno conhecido como hipercaos

transiente no sistema acoplado. De forma análoga ao caos transiente, amplamente documentado em diversos sistemas dinâmicos não lineares (Lai; Tél, 2011), o hipercaos transiente ocorre quando a trajetória do sistema exibe uma dinâmica hipercaótica por um período finito antes de realizar uma transição abrupta para um regime regular. Esse fenômeno costuma surgir quando as condições iniciais estão próximas dos limites das bacias de atração, ou quando os parâmetros do sistema se encontram próximos de um ponto de bifurcação. Importante destacar que tanto o caos quanto o hipercaos transiente podem persistir por intervalos de tempo suficientemente longos para dificultar a distinção, por meios numéricos, entre um comportamento efetivamente caótico e um comportamento transiente. Até onde sabemos, o hipercaos transiente foi relatado em poucos sistemas dinâmicos na literatura (Ahamed; Lakshmanan, 2013; Tegnitsap; Fotsin, 2022).

4.4 CONCLUSÕES PARCIAIS

Neste capítulo, foi investigado um sistema dinâmico composto por dois neurônios do tipo FitzHugh–Nagumo acoplados unidirecionalmente, no qual o neurônio mestre (N_1) é submetido a um forçamento externo senoidal. O objetivo foi analisar como diferentes regimes dinâmicos de N_1 , periódico, quase-periódico e caótico, influenciam a dinâmica do sistema acoplado, com ênfase na organização global dos regimes no plano de parâmetros e na caracterização de fenômenos como multiestabilidade.

Os resultados obtidos revelam que o regime assintótico de N_1 atua como indutor dinâmico da resposta do neurônio escravo (N_2), modulando qualitativamente a estrutura global do espaço de parâmetros. Quando N_1 opera em regime periódico, o sistema apresenta regiões organizadas com estruturas periódicas, incluindo domínios em forma de camarão, línguas de Arnold e sequências de adição de período. Nessas condições, a presença de multiestabilidade se destaca, com coexistência de atratores periódicos e caóticos sob os mesmos valores de parâmetros, identificada também por diagramas de bifurcação e bacias de atração.

No cenário quase-periódico, observa-se uma significativa supressão dessas estruturas organizadas. O espaço de parâmetros passa a ser dominado por dinâmicas quase-periódicas e caóticas, com redução drástica das regiões de periodicidade. Esse resultado evidencia que a natureza do forçamento em N_1 é determinante na indução ou na destruição de regimes regulares no sistema acoplado, neste caso.

Quando N_1 apresenta comportamento caótico, a complexidade dinâmica se intensifica. Os planos de parâmetros passam a exibir vastas regiões dominadas por hipercaos e hipercaos transiente, este último caracterizado por trajetórias hipercaóticas que persistem por longos intervalos de tempo antes de convergir para o atrator. A ocorrência desses regimes indica que o acoplamento unidirecional permite a transmissão eficiente de comportamentos caóticos complexos de N_1 para N_2 , mesmo com intensidade de acoplamento moderada.

De modo geral, a análise demonstrou que a configuração unidirecional promove uma hierarquização da dinâmica, na qual o neurônio mestre impõe seus regimes ao sistema acoplado.

O forçamento externo aplicado a N_1 exerce, assim, papel duplo: influencia diretamente sua dinâmica individual e, indiretamente, organiza a dinâmica do sistema por meio do acoplamento. Esses resultados ressaltam o potencial do acoplamento unidirecional como mecanismo de controle dinâmico, especialmente em contextos nos quais a manipulação externa de uma única unidade pode induzir transições no comportamento de sistemas acoplados. Por fim, os resultados aqui apresentados fornecem um referencial importante para comparação com o caso bidirecional, investigado no capítulo seguinte, no qual a reciprocidade das interações altera profundamente a organização da dinâmica do sistema acoplado.

5 DOIS NEURÔNIOS DE FHN NÃO AUTÔNOMOS: ACOPLAMENTO ELÉTRICO BIDIRECIONAL

Neste capítulo, apresentamos os resultados do estudo de um sistema dinâmico não-autônomo de tempo contínuo formado pelo acoplamento bidirecional de dois neurônios FHN forçados senoidalmente. Investigamos os comportamentos dinâmicos e propriedades de sincronização sob três cenários distintos: (i) dois sistemas caóticos idênticos acoplados, (ii) um sistema periódico acoplado com um sistema caótico, e (iii) dois sistemas periódicos idênticos acoplados. A sincronização é analisada detalhadamente para os dois primeiros cenários.

No caso (i), o acoplamento suprime o comportamento caótico, induzindo movimentos periódicos caracterizados por espirais descontínuas e estruturas periódicas autossimilares em forma de camarão. O caso (ii) revela estruturas periódicas tipo camarão e regiões de atratores coexistentes, mostrando a multiestabilidade. Para estes dois cenários, exploramos a transição de estados assíncronos para estados intermitentes e quase sincronizados, impulsionados pelo aumento da força de acoplamento. O surgimento da sincronização é interpretado em termos da interação entre a dinâmica e o acoplamento dos neurônios individuais. No caso (iii), o acoplamento induz a dinâmica periódica, sem a existência de comportamentos caóticos. Entre todos os cenários, o aumento da força do acoplamento induz uma transição de eventos de sincronização de tempo finito para estados sincronizados, independentes da dinâmica individual dos neurônios.

5.1 MODELO

Neste estudo, propomos um sistema dinâmico composto por dois neurônios de FHN forçados senoidalmente e acoplados eletrica e bidirecionalmente, modelados matematicamente como:

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_1 (-y_1 + x_1 - x_1^3/3 + J_1(t) + \beta(x_2 - x_1)), \\ \dot{y}_1 = x_1 - b_1 y_1 + a_1, \\ \dot{x}_2 = c_2 (-y_2 + x_2 - x_2^3/3 + J_2(t) + \gamma(x_1 - x_2)), \\ \dot{y}_2 = x_2 - b_2 y_2 + a_2, \end{cases} \quad (5.1.1)$$

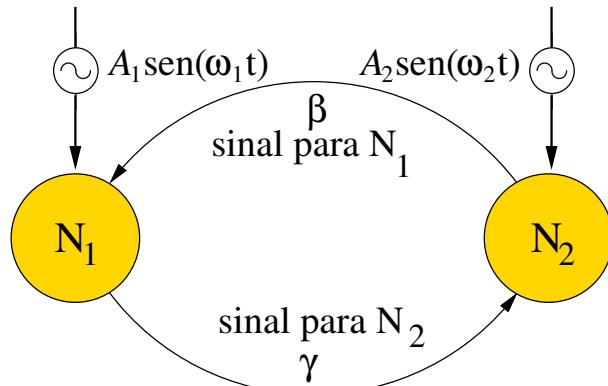
sendo, a_i, b_i, c_i (para $i = 1, 2$) são os parâmetros relacionados respectivamente aos sistemas com (x_1, y_1) e (x_2, y_2) como variáveis dinâmicas. Os parâmetros β e γ significam a intensidade do acoplamento. Para $\beta = 0$ (ou $\gamma = 0$), o acoplamento é unidirecional com as variáveis (x_1, y_1) [(x_2, y_2)] influenciando as variáveis (x_2, y_2) [(x_1, y_1)]. Neste caso, cada neurônio evolui individualmente, podendo apresentar soluções regulares (periódicas ou quase-periódicas) ou caóticas (Manchein et al., 2022). Para $\beta \neq 0$ e $\gamma \neq 0$, o acoplamento estabelece uma interação bidirecional, na qual ambos os neurônios influenciam-se mutuamente. Os termos $J_1(t)$ e $J_2(t)$ representam o forçamento externo, sendo $J_i(t) = A_i \operatorname{sen}(\omega_i t)$ e A_i é a amplitude do forçamento senoidal. Utilizando a mesma ferramenta do Capítulo anterior, podemos transformar o

sistema (5.1.1) em um sistema autônomo, definindo $z_i = \omega_i t$ (para $i = 1, 2$):

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = c_1 (-y_1 + x_1 - x_1^3/3 + A_1 \sin(z_1) + \beta(x_2 - x_1)), \\ \dot{y}_1 = x_1 - b_1 y_1 + a_1, \\ \dot{z}_1 = \omega_1, \\ \dot{x}_2 = c_2 (-y_2 + x_2 - x_2^3/3 + A_2 \sin(z_2) + \gamma(x_1 - x_2)), \\ \dot{y}_2 = x_2 - b_2 y_2 + a_2, \\ \dot{z}_2 = \omega_2. \end{cases} \quad (5.1.2)$$

A Fig. 17 mostra uma representação esquemática do sistema (5.1.2), na qual podemos ver ambos os neurônios sendo forçados externamente por um sinal senoidal. Além disso, o neurônio 1 (N_1) está conectado ao neurônio 2 (N_2) pela intensidade de acoplamento β , enquanto (N_2) está conectado a (N_1) pela intensidade de acoplamento γ , caracterizando assim um acoplamento bidirecional.

Figura 17 – Ambos os neurônios são forçados senoidalmente, cada um deles influenciando o comportamento do outro, com a força do acoplamento dependendo dos parâmetros β e γ .



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Para o caso em que os osciladores N_1 e N_2 são idênticos, em termos de CI's e parâmetros, temos que $(\dot{x}_1 - \dot{x}_2) = \beta(x_2 - x_1) - \gamma(x_1 - x_2)$ e $(\dot{y}_1 - \dot{y}_2) = 0$, o sistema converge para um estado sincronizado.

5.2 METODOLOGIA

Este capítulo visa caracterizar a dinâmica emergente em sistemas formados por dois neurônios FHN acoplados bidirecionalmente por conexões elétricas com intensidades assimétricas. O principal objetivo é investigar como a variação dos parâmetros de acoplamento influencia o comportamento do sistema acoplado, especialmente no que diz respeito à emergência de sincronização, regimes caóticos e estruturas complexas no espaço de parâmetros.

Para isso, realizamos uma exploração numérica sistemática do plano de parâmetros (β, γ) , onde β e γ controlam, respectivamente, a intensidade do acoplamento do neurônio N_1 sobre N_2 e vice-versa. Adicionalmente, buscamos compreender o papel da dinâmica individual dos neurônios na organização dos comportamentos do sistema acoplado, com ênfase em fenômenos como sincronização, multiestabilidade e transições entre regimes regulares e caóticos.

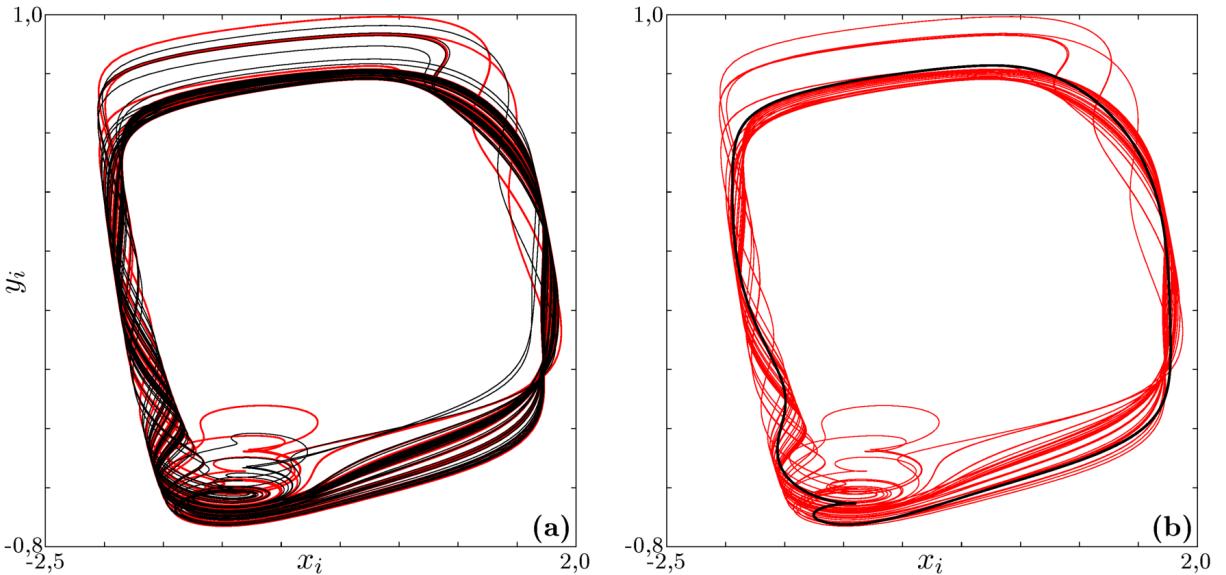
A dinâmica do sistema é analisada por meio do espectro de expoentes de Lyapunov, calculado com base no algoritmo de Benettin et al. (Benettin et al., 1980), utilizando a implementação proposta por Wolf et al. (Wolf et al., 1985). O maior expoente de Lyapunov (λ_1) é utilizado como critério para a classificação dos regimes: valores positivos indicam comportamento caótico, enquanto valores nulos ou negativos correspondem a dinâmicas regulares (periódicas ou quase-periódicas). Com esses dados, construímos planos de parâmetros, nos quais cada ponto do plano (β, γ) é categorizado segundo seu regime dinâmico, revelando a organização dos comportamentos do sistema acoplado.

Para isolar os efeitos do acoplamento, todos os demais parâmetros do modelo foram mantidos fixos nas três configurações. Os detalhes específicos de cada cenário são os seguintes:

1. Acoplamento entre dois neurônios caóticos idênticos: $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$, $A_1 = A_2 = 0,265$. As condições iniciais são: $(x_{10}, y_{10}) = (-1,0, -0,5)$, $(x_{20}, y_{20}) = (0,1, -1,5)$. Resultados descritos na seção 5.3.
2. Acoplamento de um neurônio periódico a um neurônio caótico: mantêm-se os parâmetros anteriores, exceto pelas amplitudes do forçamento externo: $A_1 = 0,18$ (periódico), $A_2 = 0,265$ (caótico). Resultados na descritos na seção 5.4.
3. Acoplamento entre dois neurônios periódicos idênticos: $A_1 = A_2 = 0,18$, demais parâmetros inalterados. Resultados discutidos nas conclusões do capítulo.

Essa abordagem permite uma caracterização detalhada da organização dos regimes dinâmicos no plano (β, γ) , revelando não apenas a influência do acoplamento, mas também a complexidade estrutural associada à coexistência de atratores e à transição entre sincronização e comportamento assíncrono.

Figura 18 – Projeções dos atratores para o sistema de dois neurônios (N_i , para $i = 1, 2$) 5.1.1 considerando os seguintes cenários: (a) Dois neurônios caóticos idênticos desacoplados ($\beta = \gamma = 0$) com parâmetros $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$ e $A_1 = A_2 = 0,265$. (b) Um neurônio periódico e um neurônio caótico, desacoplados ($\beta = \gamma = 0$), obtida usando parâmetros $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$, $A_1 = 0,18$ e $A_2 = 0,265$. As condições iniciais usadas para obter esses atratores para N_1 e N_2 são dadas por $(x_{10}; y_{10}) = (-1,0; -0,5)$ e $(x_{20}; y_{20}) = (0,1; -1,5)$, respectivamente.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Assim, independentemente do cenário considerado, a caracterização do comportamento dinâmico nos planos de parâmetros (β, γ) permite identificar regiões em que a dinâmica do sistema é regular (periódica ou quase-periódica) ou caótica. O objetivo principal desta etapa é compreender como tais regimes se distribuem no plano de parâmetros, identificando zonas de complexidade crescente, como hipercaos e multiestabilidade, bem como fronteiras entre diferentes atratores.

Todos os resultados discutidos nas seções seguintes têm origem nos diagramas construídos no plano (β, γ) . Para garantir reproduzibilidade e clareza, descrevemos a seguir as condições utilizadas na construção desses diagramas. Inicialmente, os parâmetros de cada neurônio, $(a_i, b_i, c_i, A_i, \omega_i)$, são definidos conforme o cenário dinâmico estudado. Em seguida, para cada par (β, γ) dentro da faixa $0 \leq \beta, \gamma \leq 1$, o sistema (5.1.2) é integrado numericamente utilizando o método de Runge–Kutta de quarta ordem, com passo fixo de 10^{-3} , a partir de condições iniciais arbitrárias para as variáveis $(x_1, y_1, z_1, x_2, y_2, z_2)$.

A série temporal obtida em cada simulação é usada para o cálculo do espectro de expoentes de Lyapunov. Para cada plano de parâmetros, uma malha de 800×800 pontos foi considerada, resultando em 640×10^3 espectros computados por diagrama. Cada espectro é estimado ao longo de 4×10^6 passos de integração.

A classificação do regime dinâmico é realizada com base no valor de λ_1 (maior expoente

de Lyapunov): valores positivos indicam comportamento caótico, enquanto valores iguais ou próximos de zero correspondem a dinâmicas regulares. Os diagramas resultantes são representados por mapas coloridos, em que as cores codificam a magnitude de λ_1 : preto representa $\lambda_1 \equiv 0$ (atratores periódicos ou quase-periódicos), enquanto tons variando do amarelo ao vermelho correspondem a valores em que $\lambda_1 > 0$, indicando caos. A distinção entre periodicidade e quase-periodicidade pode ser feita por análise do segundo maior expoente, conforme discutido nos resultados.

5.3 ACOPLAMENTO DE DOIS NEURÔNIOS CAÓTICOS IDÊNTICOS

Nesta seção, investigamos os comportamentos dinâmicos emergentes do acoplamento bidirecional entre dois neurônios FHN idênticos, ambos sujeitos a forçamento senoidal e operando em regime caótico. O objetivo principal é caracterizar a organização dos regimes dinâmicos no plano de parâmetros de acoplamento (β, γ) , com $0 \leq \beta, \gamma \leq 1$, mantendo fixos os demais parâmetros do modelo conforme descrito na seção 5.2. Os parâmetros utilizados para ambos os neurônios (N_1 e N_2) são:

- $a_1 = a_2 = 0,4$
- $b_1 = b_2 = 0,8$
- $c_1 = c_2 = 12,5$
- $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$
- $A_1 = A_2 = 0,265$

As condições iniciais empregadas para a simulação dos atratores caóticos foram:

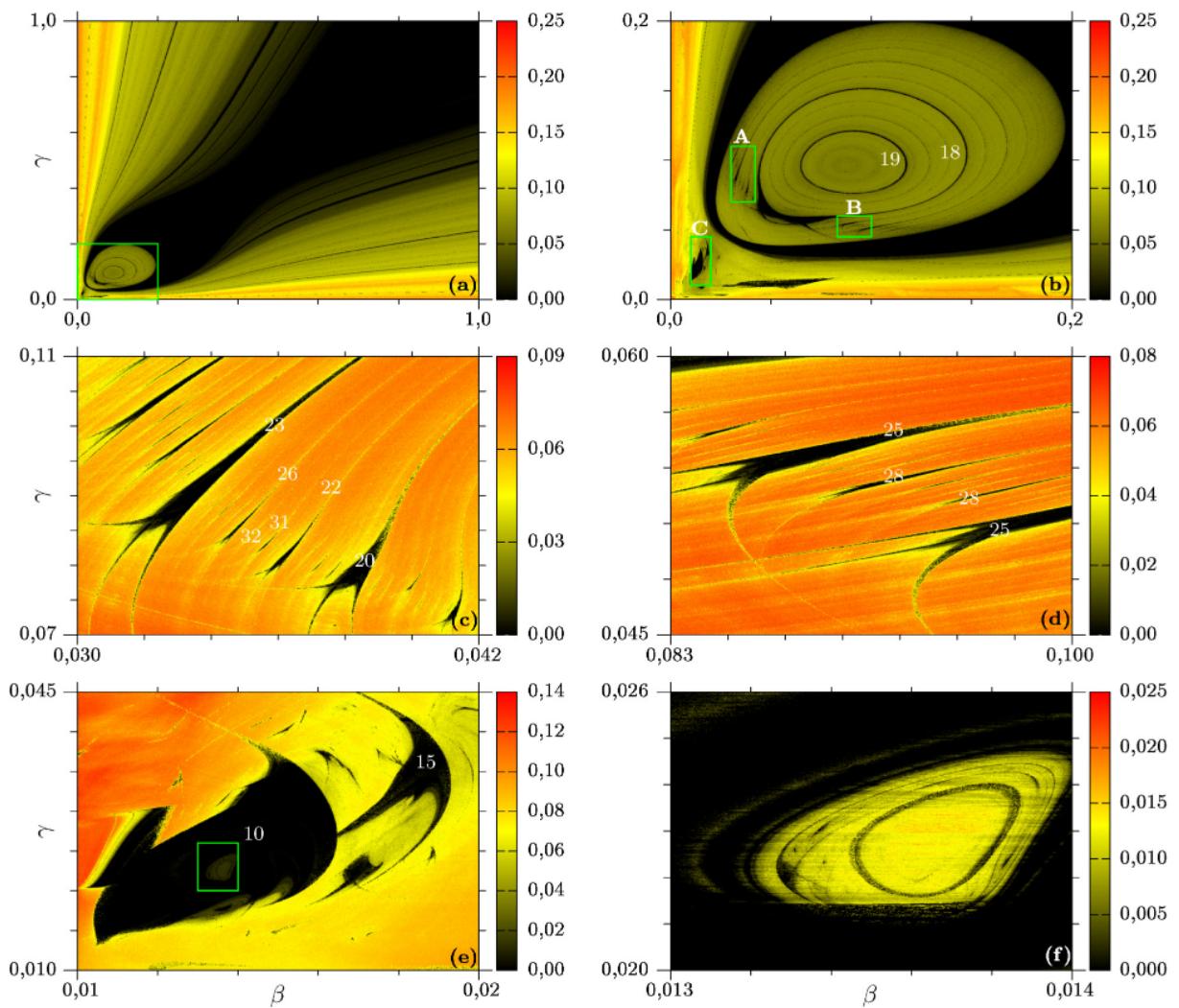
- $N_1: (x_{10}, y_{10}, z_{10}) = (-1,0; -0,5; 0,0)$
- $N_2: (x_{20}, y_{20}, z_{20}) = (0,1; -1,5; 0,0)$

A Fig. 19(a) apresenta uma visão global do plano de parâmetros (β, γ) , na qual se observa a presença de regiões distintas que engendram diferentes comportamentos dinâmicos no espaço de fase. Destaca-se uma ampla região associada ao comportamento regular, representada em preto, delimitada por duas regiões correspondentes a dinâmicas caóticas, ilustradas por um gradiente de cores que varia do amarelo ao vermelho. Inserida nessa região regular, há uma região caótica localizada na porção inferior esquerda do diagrama, a qual contém diversas estruturas periódicas na forma de linhas fechadas, ou anéis.

Esses anéis são evidenciados na ampliação mostrada na Fig. 19(b), que corresponde à região delimitada pela caixa em verde na Fig. 19(a). De fato, aparenta haver um número ilimitado dessas estruturas, dentre as quais duas são identificadas por números que correspondem ao seu período, 18 e 19, respectivamente. Cabe ressaltar que, neste contexto, o termo “período”

não deve ser interpretado como o intervalo de tempo entre ocorrências sucessivas do mesmo estado dinâmico em um sistema oscilatório, mas sim como o número de máximos locais de uma determinada variável do sistema entre essas ocorrências. No presente estudo, a variável escolhida arbitrariamente para essa contagem foi y_1 , cujo número de máximos locais é denotado por Y .

Figura 19 – (a) Visão global do plano de parâmetros (β, γ) mostrando regiões com diferentes domínios de estabilidade, para $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$ e $A_1 = A_2 = 0,265$. (b) Ampliação da região destacada na caixa em verde em (a). (c) Ampliação da região dentro da caixa A em (b). (d) Ampliação da região dentro da caixa B em (b). (e) Ampliação da região dentro da caixa C em (b). (f) Ampliação da região da caixa verde em (e). A cor em cada diagrama refere-se à magnitude do maior expoente de Lyapunov (λ_1), conforme respectiva escala na coluna à direita.

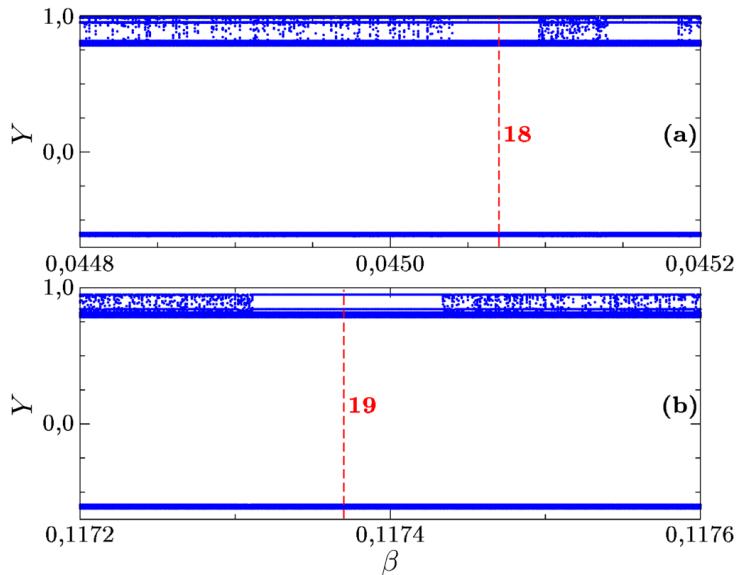


Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Os números (períodos) que identificam estruturas periódicas em alguns diagramas da Fig. 19 foram determinados a partir de diagramas de bifurcação. Por exemplo, os números 18 e 19 na Fig. 19(b) foram determinados a partir dos diagramas de bifurcação da Fig. 20, em que cada um deles mostra os máximos locais da variável y_1 . O diagrama de bifurcação na Fig. 20(a)

foi gerado para pontos ao longo do segmento de reta horizontal $\gamma = 0,1, 0,0448 \leq \beta \leq 0,0452$, enquanto o da Fig. 20(b), foi gerado para pontos ao longo do segmento de reta horizontal $\gamma = 0,1, 0,1172 \leq \beta \leq 0,1176$. Para determinar os números dos períodos, 18 e 19, é necessário produzir amplificações verticais adequadas que nos permitem separar as linhas que compõem as mais grossas, para que possamos contar o número de máximos locais da variável de interesse.

Figura 20 – (a) Diagrama de bifurcação para pontos ao longo do segmento de reta $\gamma = 0,1, 0,0448 \leq \beta \leq 0,0452$. (b) Diagrama de bifurcação para pontos ao longo do segmento de reta $\gamma = 0,1, 0,1172 \leq \beta \leq 0,1176$.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Uma conclusão interessante surge da observação feita num parágrafo anterior, da presença de uma grande região de comportamento regular no plano de parâmetros (β, γ) do acoplamento de dois sistemas caóticos. O acoplamento de dois sistemas de neurônios FHN caóticos forçados senoidalmente é capaz de produzir regiões regulares no plano de parâmetros que consideram os parâmetros relacionados à intensidade do acoplamento. Em outras palavras, a supressão do caos é alcançada através do acoplamento de dois sistemas caóticos. Na Fig. 19(a), na região próxima de $\beta = 0$ (ou $\gamma = 0$), significando um acoplamento unidirecional, a supressão do caos não acontece. Assim, podemos afirmar que no presente estudo a supressão do caos é facilitada pelo acoplamento e proibida para acoplamento unidirecional.

Com o objetivo de investigar a existência de regiões no plano de parâmetros (β, γ) que estejam relacionadas com comportamento hipercaótico no espaço de fase, geramos um diagrama semelhante ao da Fig. 19(a), mas desta vez usar o segundo expoente de Lyapunov (λ_2) para caracterizar o comportamento dinâmico, em vez de λ_1 . O resultado de este procedimento é um diagrama totalmente pintado de preto, que não mostramos por não ter detalhes para destacar. Vemos então que para regiões cuja cor varia continuamente de amarelo para vermelho na Fig. 19(a), no qual a cor significa a magnitude de λ_1 , correspondem a regiões pretas quando a cor significa magnitude de λ_2 . Uma possível conclusão a tirar disso é que as regiões de cor que

variam do amarelo ao vermelho na Fig. 19(a) são regiões de comportamento caótico, em vez de hipercaóticas. Aqui estamos levando em conta que um estado hipercaótico é caracterizado por pelo menos dois expoentes positivos de Lyapunov.

As Figs. 19(c), 19(d) e 19(e) apresentam detalhes da organização de estruturas periódicas típicas, conhecidas como estruturas do tipo “camarão” (Gallas, 1993), as quais geralmente emergem em regiões caóticas. A Fig. 19(c), que exibe uma ampliação da região destacada pela caixa A na Fig. 19(b), revela várias dessas estruturas, algumas identificadas por números que correspondem ao período de cada uma. Ao restringir a análise à forma dessas estruturas periódicas numeradas na Fig. 19(c), evidencia-se a presença de um padrão de autossimilaridade. Observa-se que o par de estruturas numeradas como 20 e 23 se repete em escalas menores, manifestando-se, em outras escalas, como os pares 22 e 26, e 31 e 32. Essa invariância de escala nas formas das estruturas periódicas caracteriza um tipo de autossimilaridade. Um fenômeno análogo é observado na Fig. 19(d), que apresenta uma ampliação da região destacada pela caixa B na Fig. 19(b), onde os pares de estruturas periódicas autossimilares são numerados como 25 e 25, e 28 e 28. Com base nessa observação, é razoável inferir que, em uma escala ainda menor, os períodos das estruturas seriam 31 e 31, indicando a possível ocorrência do fenômeno de adição de períodos no acoplamento. Entretanto, essa hipótese não pode ser confirmada, uma vez que a contagem de períodos elevados, representados pelos máximos locais da variável y_1 nos diagramas de bifurcação, apresenta limitações e pode ser relativamente imprecisa.

Uma ampliação da região delimitada pela caixa C na Fig. 19(b) é apresentada na Fig. 19(e). Nessa ampliação, destacam-se duas estruturas cujos períodos estão indicados pelos números 10 e 15, correspondentes a estruturas do tipo camarão com forma irregular. A ocorrência de tais estruturas é comum em sistemas cuja complexidade é acentuada pela presença de acoplamentos. A região destacada na Fig. 19(e) é ampliada na Fig. 19(f), onde é possível observar, em escala reduzida, uma estrutura análoga àquela exibida na Fig. 19(b), caracterizada por uma espiral descontínua.

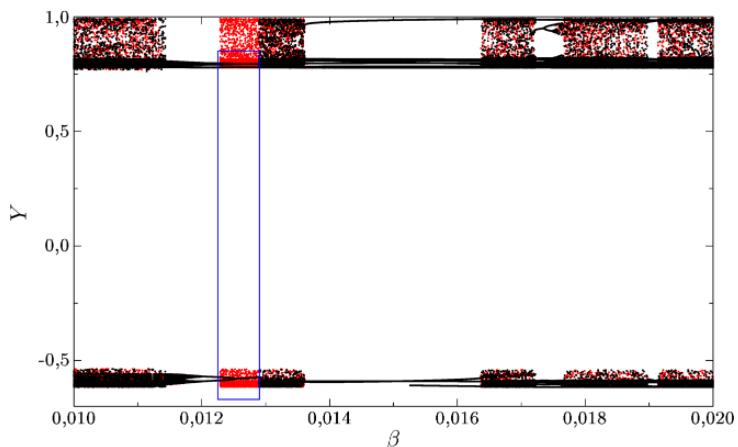
A multiestabilidade pode ser caracterizada pela coexistência de pelo menos dois atratores no espaço de fase, para um conjunto de parâmetros mantidos fixos (Feudel; Grebogi, 1997; Feudel C. Grebogi; A, 1996). O comportamento dinâmico assintótico de um sistema que apresenta multiestabilidade depende do conjunto de condições iniciais das variáveis de estado. Portanto, uma mesma região de um plano de parâmetros pode apresentar um comportamento caótico no espaço de fases para certas condições iniciais, e comportamento periódico para outras. Os mecanismos matemáticos associados a esse fenômeno envolvem tangências homoclínicas ou processos de estabilização em sistemas que apresentam um grande número de conjuntos invariantes instáveis (Feudel; Grebogi, 1997; Feudel C. Grebogi; A, 1996; Pisarchik; Feudel, 2014; Feudel, 2008).

Para investigar a ocorrência de multiestabilidade no sistema de dois neurônios bidirecionalmente acoplados (5.1.2), foram gerados dois diagramas de bifurcação, apresentados na Fig. 21. Ambos foram construídos utilizando o método de seguir o atrator, considerando pontos

ao longo do segmento de reta definido por $0,01 \leq \beta \leq 0,02$ e $\gamma = 0,03$, conforme localizado na Fig. 19(e). Assim como na Fig. 20, os diagramas exibem os máximos locais da variável y_1 em função do parâmetro β . O diagrama em preto representa a varredura crescente de β , enquanto o diagrama em vermelho refere-se à varredura no sentido decrescente.

O método de seguir o atrator consiste em iniciar o sistema (5.1.2) com uma condição inicial arbitrária para $\beta = 0,01$ e integrá-lo numericamente até a eliminação dos transientes. Os máximos locais da variável y_1 são então registrados. Em seguida, o valor de β é incrementado, e a simulação continua a partir do estado final obtido na etapa anterior. Esse processo é repetido iterativamente até o valor final $\beta = 0,02$ ser alcançado. Para a varredura no sentido inverso, aplica-se o mesmo procedimento, agora iniciando-se com $\beta = 0,02$ e prosseguindo no sentido descrecente até $\beta = 0,01$.

Figura 21 – Dois diagramas de bifurcação para pontos pertencentes ao segmento de reta $0,01 \leq \beta \leq 0,02$ e $\gamma = 0,03$. O diagrama em preto (vermelho) refere-se ao crescimento (decrescimento) de β .



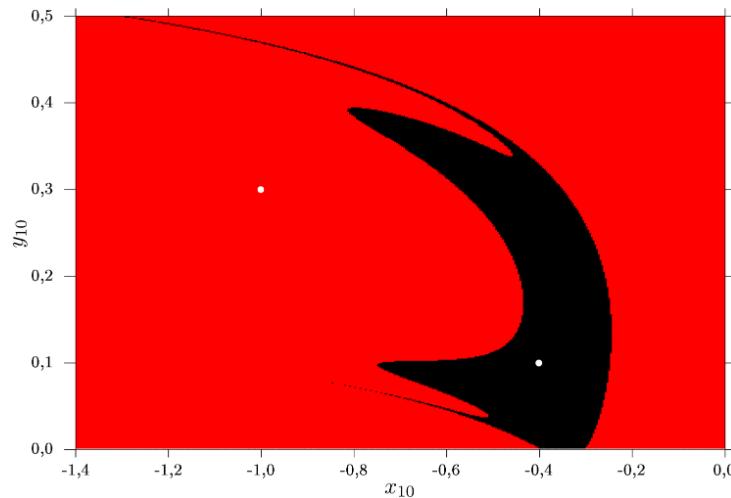
Fonte: Elaborado pela autora (2025).

As diferenças entre os dois diagramas de bifurcação podem ser observadas na Fig. 21, na qual nota-se que os pontos pretos e vermelhos não coincidem, em geral, ao longo do intervalo analisado. Destaca-se, em particular, a região demarcada pela caixa azul, na qual ocorre a coexistência de atratores distintos: caótico e periódico de período 6, no intervalo $0,012318 \lesssim \beta \lesssim 0,012550$, e caótico e periódico de período 3, no intervalo $0,012550 \lesssim \beta \lesssim 0,012930$. Além dessa região, observa-se em outras porções do diagrama a coexistência de diferentes atratores caóticos, reforçando a presença de múltiplas soluções estáveis para os mesmos valores de parâmetros. Tais observações indicam que o sistema (5.1.2) admite, para um conjunto fixo de parâmetros, pelo menos dois atratores coexistentes no espaço de fases, uma característica do fenômeno de multiestabilidade. A análise apresentada a seguir se concentrará na região destacada pela caixa azul da Fig. 21, com o objetivo de responder à seguinte questão central: *quais condições iniciais conduzem o sistema (5.1.2) a cada um dos atratores possíveis?* Em outras palavras, busca-se determinar quais condições iniciais resultam em órbitas regulares (com

períodos 3 ou 6), e quais conduzem a órbitas caóticas no espaço de fases.

Para investigar essa questão, selecionamos um ponto dentro da caixa azul da Fig. 21, para o qual $\beta = 0,0127$, mantendo todos os demais parâmetros do sistema (5.1.2) constantes. Com base nessa configuração, construímos as bacias de atração apresentadas na Fig. 22, as quais correspondem às condições iniciais que conduzem o sistema (5.1.2) a um atrator caótico (representado em vermelho) ou a um atrator periódico de ordem 3 (representado em preto). O diagrama exibido na Figura 22 mostra a projeção dessas bacias para as condições iniciais (x_{10}, y_{10}) , com os valores de $x_{20} = -1,5$ e $y_{20} = -0,75$ fixos. Dessa forma, as bacias de atração apresentadas na Fig. 22 indicam as regiões de condições iniciais que levam o sistema a um dos dois atratores: o de período 3 ou o caótico. Independentemente da condição inicial (x_{10}, y_{10}) escolhida na região vermelha, o sistema convergirá para o atrator caótico no espaço de fases; por outro lado, ao selecionar uma condição inicial situada na região preta, o sistema convergirá para o atrator periódico de período 3.

Figura 22 – Seções transversais de bacias de atração para sistema 5.1.2 no plano de condições iniciais (x_{10}, y_{10}) , para $x_{20} = -1,5$ e $y_{20} = -0,75$. Vermelho (Preto) está relacionado a um atrator caótico (periódo 3).

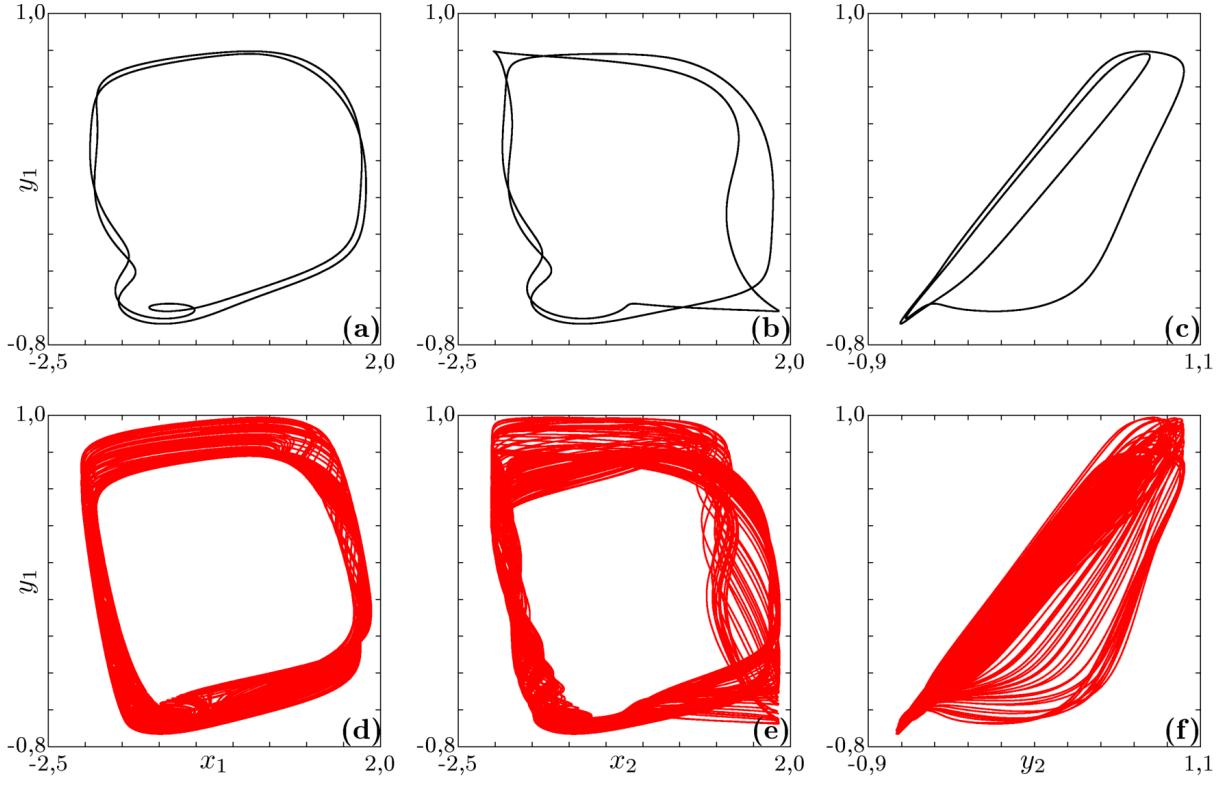


Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Com o objetivo de ilustrar a multiestabilidade, a Fig. 23 apresenta projeções bidimensionais da coexistência de atratores caóticos e periódicos de período 3 no espaço de fases do sistema (5.1.2). O conjunto de projeções inclui todas aquelas que envolvem a variável y_1 , escolhida para a contagem dos máximos locais utilizados na construção dos diagramas de bifurcação exibidos na Fig. 21. As projeções do atrator periódico de período 3, mostradas nas Figs. 23(a), 23(b) e 23(c), foram obtidas a partir da inicialização do sistema de dois neurônios acoplados (5.1.2) com as condições iniciais $(x_{10}, y_{10}) = (-0,4, 0,1)$ e $(x_{20}, y_{20}) = (-1,50, -1,75)$, ponto este indicado em branco na bacia de atração preta da Fig. 22. Por sua vez, as projeções do atrator caótico, exibidas nas Figs. 23(d), 23(e) e 23(f), foram geradas a partir das condições iniciais $(x_{10}, y_{10}) = (-1,0, 0,3)$ e $(x_{20}, y_{20}) = (-1,50, -1,75)$, também marcadas em branco,

porém na bacia de atração vermelha da Fig. 22.

Figura 23 – Projeções bidimensionais de atratores coexistentes de período 3 (linha superior) e caóticos (linha inferior) para o sistema 5.1.2.



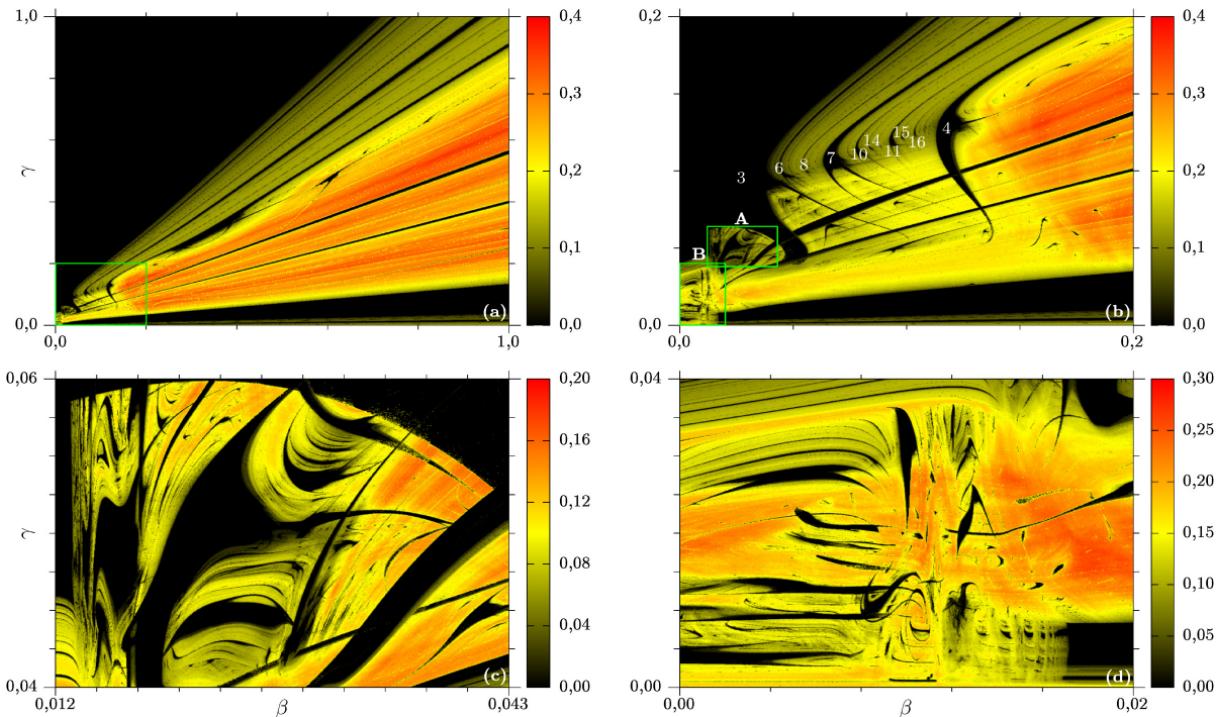
Fonte: Elaborado pela autora (2025).

5.4 ACOPLAMENTO ENTRE NEURÔNIOS PERIÓDICO E CAÓTICO

Esta seção dedica-se ao estudo do acoplamento de dois neurônios do tipo FHN forçados senoidalmente, sendo que um deles opera em regime caótico enquanto o outro apresenta dinâmica periódica. Para tanto, os parâmetros a_i , b_i , c_i , ω_i , e A_i (para $i = 1, 2$) do sistema (5.1.2) foram definidos conforme descrito na seção 5.2, implicando que o neurônio N_1 opera em regime periódico e N_2 , em regime caótico.

Inicialmente, construímos o plano de parâmetros (β, γ) no intervalo $0 \leq \beta, \gamma \leq 1$, cuja visão global é apresentada na Fig. 24(a). Diferentemente do cenário discutido na seção 5.3, observa-se que a região caótica, destacada em amarelo/vermelho, encontra-se inserida entre duas regiões regulares, representadas em preto. Estruturas periódicas do tipo camarões, emergem dentro desta região caótica, localizadas predominantemente na porção inferior esquerda do plano de parâmetros (β, γ) , estendendo-se ao longo da região sob a forma de faixas pretas. Importa salientar que, neste caso específico, assim como observado na seção 5.3, não foi detectada a ocorrência de hipercaos. A confirmação disso é evidenciada por um diagrama análogo ao da Fig. 24(a), porém construído a partir do segundo expoente de Lyapunov λ_2 , no qual as regiões originalmente amarelas/vermelhas aparecem representadas em preto, indicando que $\lambda_2 = 0$.

Figura 24 – (a) Visão global do plano de parâmetros (β, γ) mostrando regiões com diferentes domínios de estabilidade, para $a_1 = a_2 = 0,4$, $b_1 = b_2 = 0,8$, $c_1 = c_2 = 12,5$, $\omega_1 = \omega_2 = 9,88$ e $A_1 = 0,18$, $A_2 = 0,265$. (b) Ampliação da região dentro na caixa em verde em (a). (c) Ampliação da região dentro da caixa A em (b). (d) Ampliação da região dentro da caixa B em (b). As cores em cada diagrama referem-se à magnitude do maior expoente de Lyapunov (λ_1), conforme a escala na coluna à direita.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Com o objetivo de investigar possíveis padrões na organização das estruturas periódicas do tipo camarões no plano de parâmetros (β, γ) , realizamos uma ampliação da região delimitada pela caixa destacada na Fig. 24(a), apresentada na Fig. 24(b). Adicionalmente, foram ampliadas as regiões demarcadas pelas caixas A e B na Fig. 24(b), cujas visualizações correspondentes encontram-se nas Figs. 24(c) e 24(d), respectivamente.

Ao analisar o conjunto completo das estruturas periódicas identificadas por seus respectivos períodos na Fig. 24(b), observa-se que, em uma visão global, a organização dessas estruturas não é imediatamente aparente. Contudo, ao focar especificamente nas estruturas com períodos 10, 11, 14 e 15, é possível inferir que aquelas rotuladas como 10 e 11 pertencem a uma escala superior, enquanto as rotuladas como 14 e 15 situam-se em uma escala inferior. Considerando esse subconjunto restrito como uma sequência numérica, nota-se a existência de uma fórmula geral para os períodos, dada por:

$$a_r = \frac{1}{2}(-1)^r [4(-1)^r r + 15(-1)^r - 1], \quad (5.4.1)$$

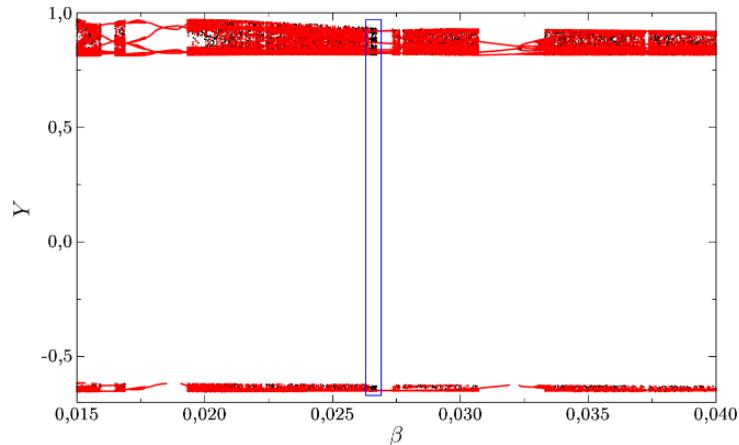
sendo que $r = 1, 2, 3, \dots$

Além disso, este termo geral permite fazer uma previsão sobre o período de estruturas em períodos menores e escalas menores. Constatamos então, por exemplo, que os períodos relativos às estruturas periódicas deste subconjunto nas próximas duas escalas menores será 18, 19 e 22, 23. Duas estruturas semelhantes a camarões, cujos períodos são respectivamente 10 e 11. Duas outras estruturas semelhantes a camarões, com períodos dados por 14 e 15 são mostradas em escala menor. O termo geral da Eq. 5.4.1 nos permite prever que em uma escala menor ainda encontraremos estruturas semelhantes a camarões com períodos dados por 18 e 19, e assim por diante. Portanto, caracteriza-se aqui uma espécie de invariância de escala, uma vez que um conjunto composto por duas estruturas periódicas do tipo camarões, repete-se arbitrariamente em pequenas escalas.

As Figs. 24(c) e 24(d) mostram com mais detalhes a dinâmica de acoplamento de um neurônio em regime periódico e o outro em regime caótico, alternando entre estruturas periódicas e caóticas. Existem várias regiões do plano de parâmetros nos diagramas da Fig. 24 para o qual o sistema (5.1.2) provavelmente apresentará multiestabilidade. Uma dessas regiões está localizada na Fig. 24(d), no canto inferior direito, onde a área retangular preta é repentinamente interrompida em seu avanço à medida que β diminui, dando lugar a uma região que alterna entre as cores amarelo e preto. Esta é uma região típica do plano de parâmetros (β, γ) na qual a multiestabilidade possivelmente está presente. Preferimos, no entanto, usar a Fig. 24(c) para investigar a multiestabilidade.

Para explorar a existência de multiestabilidade na Fig. 25, foram gerados dois diagramas de bifurcação, ambos construídos com o método de seguir o atrator e considerando pontos ao longo do segmento de reta $0,015 \leq \beta \leq 0,040$ e $\gamma = 0,04$. Em ambos os diagramas de bifurcação são mostrados os máximos locais da variável y_1 , em função do parâmetro β . Assim como na seção 5.3, o diagrama de bifurcação em preto (vermelho) considera o crescimento (decrescimento) de β de 0,015 para 0,040 (0,040 para 0,015). Analogamente ao que foi observado na Fig. 21, os pontos pretos não coincidem com os pontos vermelhos em algumas regiões da Fig. 25, fato mais evidente na região dentro da caixa azul, onde temos coexistência de atratores caóticos e de período 6 para $0,02657 \lesssim \beta \lesssim 0,02678$. Nossa estudo sobre multiestabilidade no acoplamento de neurônios de FHN caótico e periódico forçados senoidalmente (5.1.2) serão restritos a esta região dentro da caixa em azul, desenhada na Fig. 25.

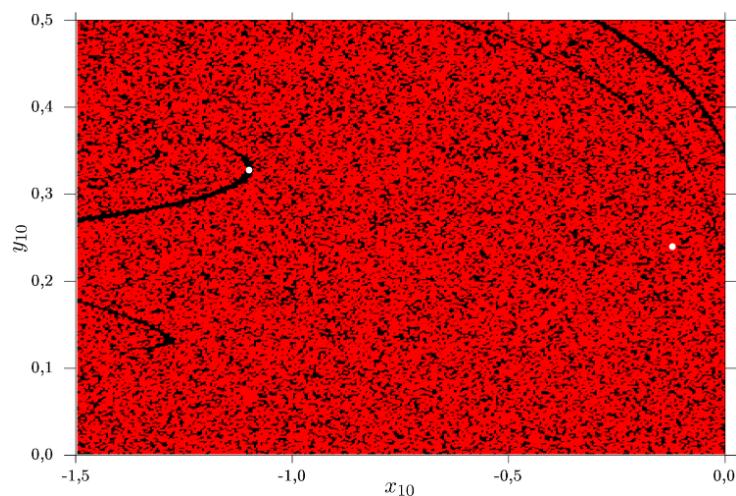
Figura 25 – Diagramas de bifurcação para pontos pertencentes ao segmento de reta $0,015 \leq \beta \leq 0,040$ e $\gamma = 0,04$. O diagrama em preto (vermelho) refere-se ao crescimento (descrescimento) de β .



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

A Fig. 26 apresenta seções bidimensionais no plano (x_{10}, y_{10}) das bacias de atração, correspondentes à coexistência de atratores caóticos e periódicos de período 6. Nessas seções, as condições iniciais de (x_{20}, y_{20}) são mantidas fixas em $-1,5$ e $-0,75$, com $\gamma = 0,04$ e $\beta = 0,0266$, correspondendo a um ponto localizado dentro da caixa azul mostrada na Fig. 25. Conforme observado previamente na Fig. 22, os pontos em vermelho e preto na Fig. 26 indicam condições iniciais que levam, respectivamente, o sistema de dois neurônios (5.1.2) a um atrator caótico ou a um atrator periódico.

Figura 26 – Seções bidimensionais de bacias de atração para sistema de dois neurônios 5.1.2 no plano de condições iniciais (x_{10}, y_{10}) , para $x_{20} = -1,5$ e $y_{20} = -0,75$. Vermelho (Preto) está relacionado à bacia atrativa caótica (periódo 6).

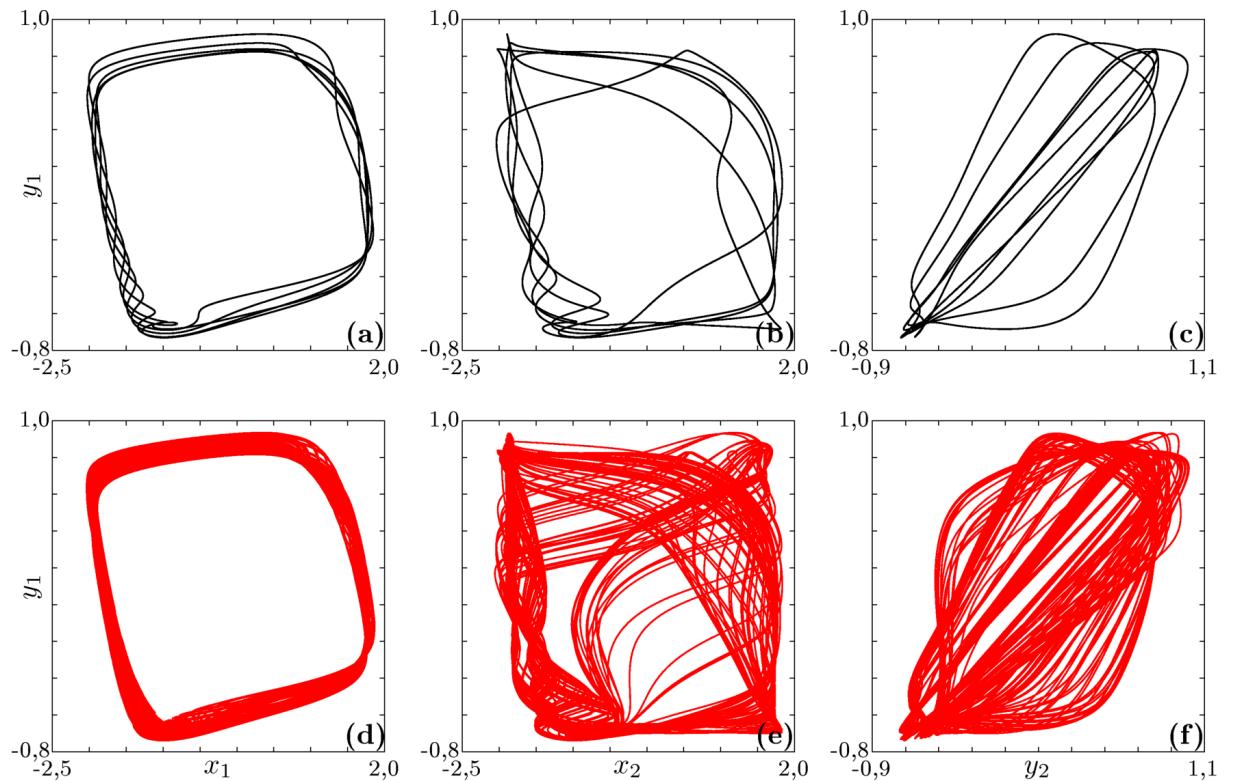


Fonte: Elaborado pela autora (2025).

O marcador branco desenhado à esquerda na Fig. 26 indica o ponto $(x_{10}; y_{10}) = (-1,09859; 0,328005)$, que está localizado em uma região preta, condição inicial resultando, portanto,

em um atrator de período 6 no espaço de fase. Para o ponto de condição inicial $(x_{10}, y_{10}) = (-0,119448; 0,239950)$, localizado em uma região vermelha pelo marcador branco mais à direita, o comportamento do sistema (5.1.2) corresponderá a um atrator caótico no espaço de fase. Todas as projeções bidimensionais desses atratores quadridimensionais envolvendo a variável y_1 são mostradas nos diagramas da Fig. 27. As projeções do atrator do período 6 são mostradas nas Figs. 27(a), 27(b) e 27(c), enquanto as projeções do atrator caótico são mostradas nas Figs. 27(d), 27(e) e 27(f).

Figura 27 – Projeções bidimensionais dos atratores de período 6 (linha superior) e caótico (linha inferior) coexistentes para o sistema 5.1.2.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

5.5 SINCRONIZAÇÃO

A dinâmica de osciladores acoplados pode ser compreendida por meio da análise dos seus regimes de sincronização. Neste trabalho, o foco está na identificação dos intervalos do plano de parâmetros (β, γ) nos quais o sistema formado por dois neurônios de FHN acoplados (5.1.1)) atinge estados de sincronização. Com o objetivo de evidenciar como a dinâmica neural individual e a intensidade do acoplamento conduzem à sincronização, utilizamos o método de projeção orbital para determinar a evolução temporal da diferença de fase entre os neurônios, definida por:

$$\Delta\Psi = \text{sen}(\theta_1 - \theta_2), \quad (5.5.1)$$

em que $\theta_i = \arctan(y_i/x_i)$, com $i = 1, 2$ (Saha; Feudel, 2017; Lu et al., 2019). Este cálculo destaca as diferenças entre dois neurônios acoplados dadas pela Eq. 5.1.1. Seguindo a configuração usada em (Hart et al., 2015), inicializamos os dois neurônios com diferentes condições iniciais arbitrárias $(x_{10}; y_{10}) = (-1, 0; -0, 5)$ e $(x_{20}; y_{20}) = (0, 1; -1, 5)$ para N_1 e N_2 , respectivamente. Quando os neurônios estão totalmente sincronizados, $\theta_1 - \theta_2 = 0$ resultando em $\Delta\Psi = 0$, caso contrário, $\Delta\Psi \neq 0$ indicando estados assíncronos. Este método foi aplicado para estudar a transição induzida por ruído gaussiano entre estados assíncronos e síncronos em um sistema de dois neurônios de FHN acoplados com atraso de temporal (Yu et al., 2021).

Para descrever a sincronização entre dois neurônios, calculamos a medida de anti-fase de sincronização, definida como

$$\chi = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N |\Delta\Psi|, \quad (5.5.2)$$

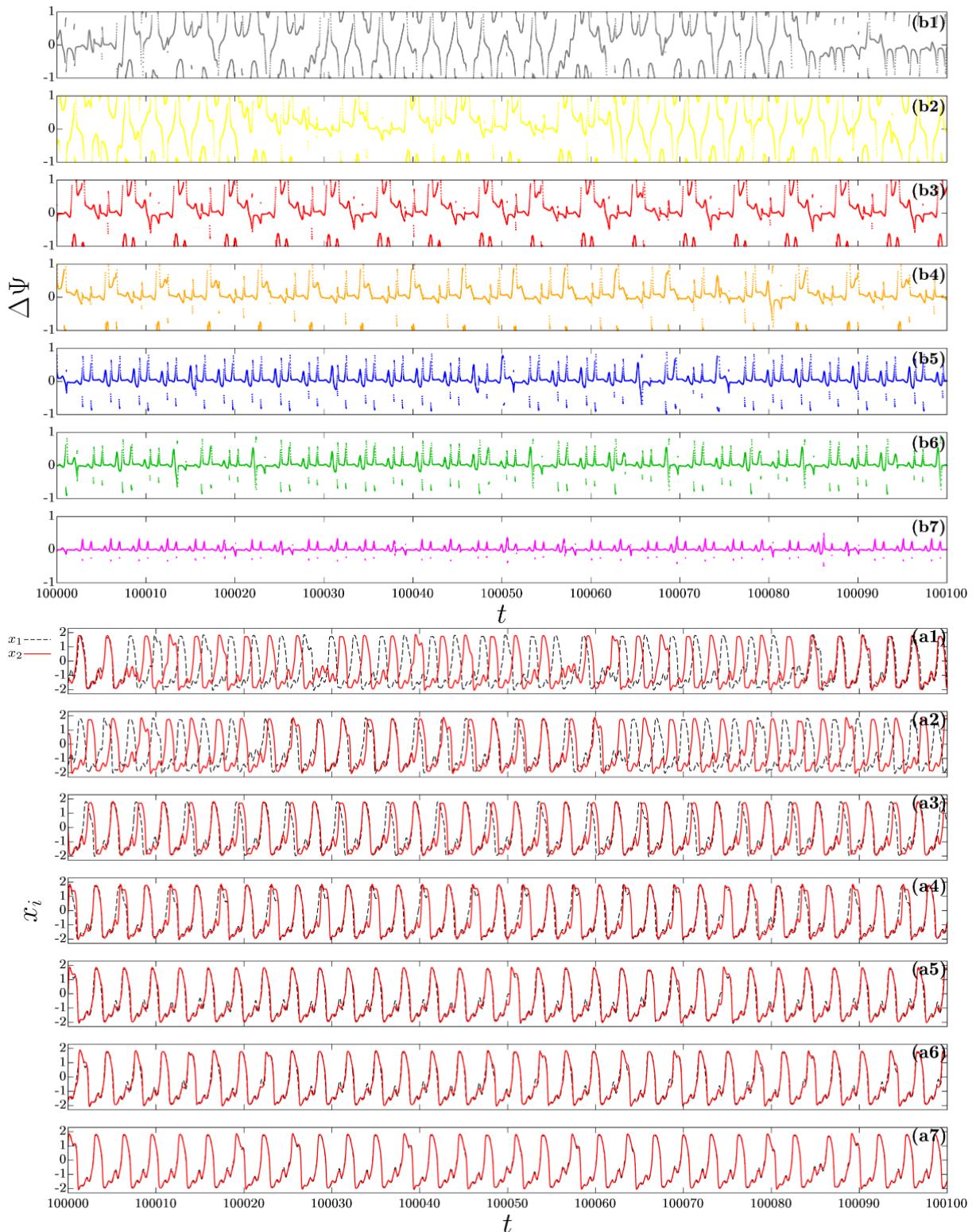
sendo que $\Delta\Psi$ representa a diferença de fase neuronal no j -ésimo ponto de dados durante um período de simulação de $t = 100100$ e N (definido como $1,001 \times 10^7$) representa o número total de amostras. Como $-1 \leq \Delta\Psi \leq 1$, segue-se que $\chi \leq 1$. De acordo com esta definição, um valor relativamente grande de χ indica um estado assíncrono, enquanto um valor pequeno ($\chi \approx 0$) sugere sincronização.

Iniciamos nossa análise numérica abordando o caso de dois neurônios idênticos do modelo de FHN acoplados em regime caótico, cujo comportamento dinâmico foi detalhadamente estudado na seção 5.3. Por consistência, usamos os mesmos valores de parâmetros como aqueles analisados nessa mesma seção e também na Fig. 18(a), para mostrar as projeções de ambos os atratores caóticos no caso desacoplado ($\beta = \gamma = 0$). A Fig. 28 ilustra a transição de estado entre estados assíncronos e intermitentes “quase” síncronos para diferentes forças de acoplamento (β, γ) no sistema de dois neurônios (5.1.2). Para estados inicialmente distintos e $\beta = \gamma = 0$, sobre $t \in [100000, 100005]$, a Fig. 28(a1) mostra que os dois neurônios estão predominantemente síncronos. Neste cenário, o potencial de membrana x_1 (linha tracejada preta) apresenta oscilações idênticas observadas em x_2 (linha sólida vermelha). Um comportamento semelhante pode ser observado para $t \in [100086, 1000100]$. Para estes intervalos de tempo, a antifase $\chi \approx 0$, representada na Fig. 28(b1), confirma os estados quase síncronos. Embora os neurônios quase sincronizem para intervalos tão breves, eles retornam à dinâmica assíncrona, com x_1 liderando x_2 conforme indicado pela série temporal plotada nas Figs. 28(a1) e 28(b1). Para acoplamento fraco, $\beta = \gamma = 1 \times 10^{-3}$, Fig. 28(a2) ilustra que os neurônios permanecem assíncronos, com x_1 geralmente liderando x_2 . Apesar de usarmos intensidades de acoplamento diferentes de zero, a dinâmica se assemelha àquelas do caso desacoplado em torno de $t \approx 100045$ e $t \approx 100055$. Além disso, dois intervalos distintos exibem comportamentos assíncronos diferentes: $t \in [100000, 100020]$ e $t \in [100065, 100100]$. Nestes intervalos, os estados anti-fase são claramente observados, com as diferenças entre os potenciais de membrana dos dois neurônios tornando-se mais acentuados com o tempo. Essas observações são suportadas pelos valores de χ mostrados na Fig. 28(b2). Com as forças de acoplamento aumentadas para $\beta = \gamma = 1 \times 10^{-2}$, o potencial de

membrana x_1 lidera consistentemente x_2 , como mostrado na Fig. 28(a3). Neste cenário, eventos intermitentes de estados quase síncronos ocorrem com mais frequência, como evidenciado pelo instâncias recorrentes onde $\chi \approx 0$, ilustradas na Fig. 28(b3). O sistema de dois neurônios caóticos segue progressivamente em transições de um estado assíncrono para um quase síncrono à medida que as forças de acoplamento aumentam de $(\beta, \gamma) = [(1 \times 10^{-1}, 1 \times 10^{-1}) \rightarrow (3 \times 10^{-1}, 3 \times 10^{-1}) \rightarrow (4 \times 10^{-1}, 4 \times 10^{-1}) \rightarrow (1, 1)]$. Esta progressão é evidente nos gráficos de potencial de membrana mostrados nas Figs. 28(a4), 28(a5), 28(a6) e 28(a7), respectivamente.

Estas descobertas são ainda apoiadas pela medida de sincronização anti-fase, $\chi \rightarrow 0$, calculada para cada um dos pares de parâmetros listados acima, conforme representado nas Figs. 28(b4), 28(b5), 28(b6) e 28(b7), respectivamente. Notavelmente, das Figs 28(a3,b3) das Figuras 28(a7,b7), $\Delta\Psi$ muda alternadamente entre estados valores próximos de zero e diferentes de zero, e esse fenômeno corresponde ao estado sincronizado intermitentemente. Na verdade, o estado de sincronização do sistema de dois neurônios 5.1.2 é significativamente influenciado pela força de acoplamento. Especificamente, a presente análise demonstra que o aumento de (β, γ) promove o surgimento de estados sincronizados intermitentes, um fenômeno que chamamos de estado de sincronização intermitente induzido pela intensidade de acoplamento.

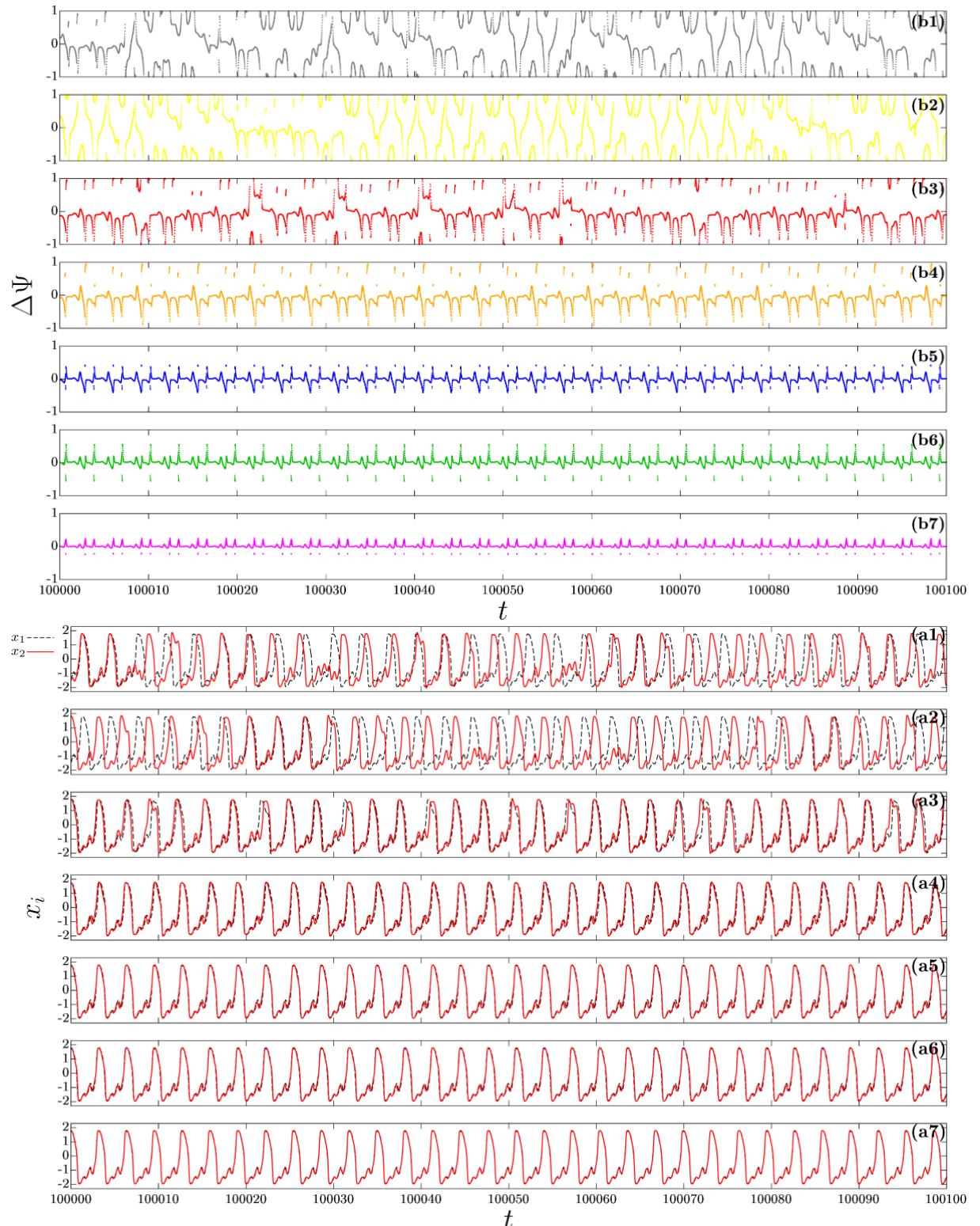
Figura 28 – Evolução temporal dos potenciais de membrana x_i e fase $\Delta\Psi$ do modelo de dois neurônios (com dinâmica individual caótica), para diferentes intensidades de acoplamento: (a1,b1) $(\beta, \gamma) = (0, 0)$, (a2,b2) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-3}, 1 \times 10^{-3})$, (a3,b3) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-2}, 1 \times 10^{-2})$, (a4,b4) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-1}, 1 \times 10^{-1})$, (a5,b5) $(\beta, \gamma) = (3 \times 10^{-1}, 3 \times 10^{-1})$, (a6,b6) $(\beta, \gamma) = (4 \times 10^{-1}, 4 \times 10^{-1})$ e (a7,b7) $(\beta, \gamma) = (1, 1)$. Os parâmetros restantes para os dois neurônios caóticos acoplados são os listados na legenda da Fig. 18.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Ao definir a dinâmica do primeiro neurônio como periódica (com $A_1 = 0,18$ e mantendo todos os outros parâmetros fixos como no cenário anterior), observamos na Fig. 29(a1) que, no caso desacoplado ($\beta = \gamma = 0$), os estados de sincronização tornam-se raros. Dois exemplos de estados quase sincronizados de tempo finito ocorrem para $t \in [100000, 100007]$ e $t \in [100018, 100022]$. Comparando o comportamento da série temporal dos potenciais de membrana, x_1 e x_2 com a antifase χ na Fig. 29(b1), é evidente que durante estes intervalos, $\chi \approx 0$, indicando a presença de eventuais estados quase sincronizados. Para $\beta = \gamma = 1 \times 10^{-3}$, a Fig. 29(b) mostra que os neurônios permanecem em sua maioria assíncronos, com x_2 geralmente liderando x_1 , lembrando a dinâmica do caso desacoplado. No entanto, o intervalo de tempo $t \in [100020, 100028]$, comportamento quase síncrono é observado, confirmado pela medida anti-fase $\chi \approx 0$ plotada na Fig. 29(b1). Quando a força de acoplamento é definida como $\beta = \gamma = 1 \times 10^{-2}$, a ocorrência de estados quase sincronizados torna-se significativamente mais frequente, conforme ilustrado na Fig. 29(a3) e reforçado pela medida anti-fase mostrada na Fig. 29(b3). A frequência de estados quase sincronizados aumenta ainda mais quando a força de acoplamento é elevada para $\beta = \gamma = 1 \times 10^{-1}$, como demonstrado pelos potenciais de membrana na Fig. 29(a4) e apoiado pela medida de anti-fase χ na Fig. 29(b4). Neste caso, os estados quase sincronizados intermitentes tornam-se mais facilmente identificáveis. Para $\beta = \gamma = 2 \times 10^{-1}$ e $\beta = \gamma = 3 \times 10^{-1}$, as séries temporais para os potenciais de membrana x_1 e x_2 , mostradas nas Figs. 29(a5) e 29(a6), respectivamente, exibem sincronização intermitente, conforme refletido pela medida anti-fase $\chi \approx 0$ durante todo o intervalo de tempo. A Fig. 29(a7) ilustra a série temporal para os potenciais de membrana para $\beta = \gamma = 1$. Ambos potenciais de membrana x_1 e x_2 estão quase perfeitamente sincronizados com apenas pequenas diferenças observadas entre oscilações de pequena amplitude. O estado sincronizado é confirmado por $\chi \approx 0$ plotado para este caso na Fig. 29(b7). As pequenas oscilações observadas em χ em função do tempo são devido a pequenas diferenças observadas nas séries temporais de x_1 e x_2 . A Fig. 29(a7) mostra a série temporal para os potenciais de membrana para $\beta = \gamma = 1$, onde x_1 e x_2 estão quase perfeitamente sincronizados, com apenas pequenas diferenças observadas nas oscilações de pequena amplitude. O estado sincronizado é confirmado pela medida de anti-fase $\chi \approx 0$, conforme mostrado na Fig. 29(b7). As pequenas oscilações em χ ao longo do tempo surgem dessas pequenas diferenças nas séries temporais de x_1 e x_2 .

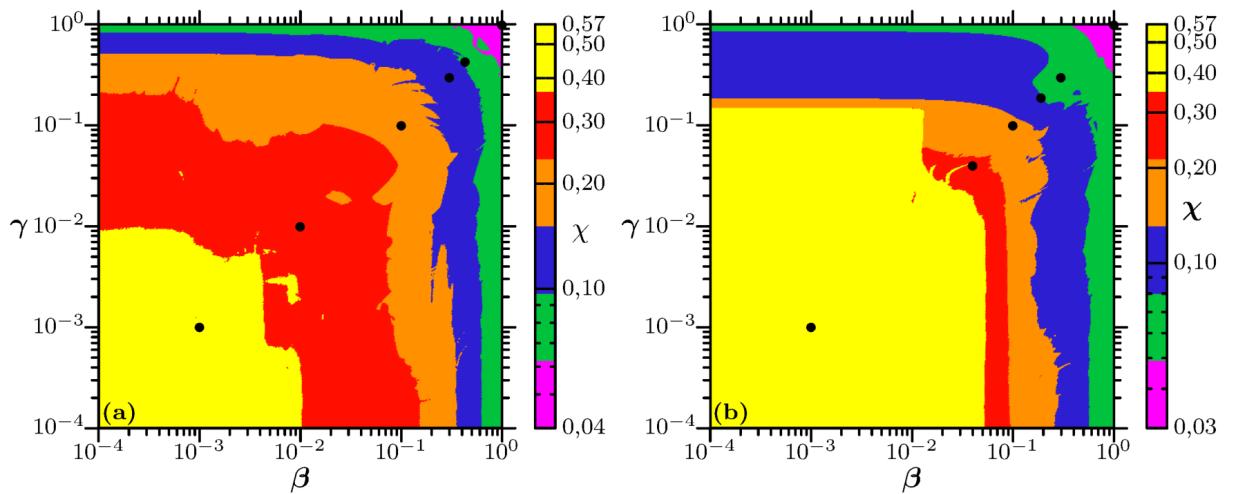
Figura 29 – Evolução temporal dos potenciais de membrana x_i e fase $\Delta\Psi$ do modelo de dois neurônios, em que um neurônio exibe dinâmica periódica e o outro exibe dinâmica caótica, para diferentes intensidades de acoplamento: (a1,b1) $(\beta, \gamma) = (0, 0)$, (a2,b2) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-3}, 1 \times 10^{-3})$, (a3,b3) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-2}, 1 \times 10^{-2})$, (a4,b4) $(\beta, \gamma) = (1 \times 10^{-1}, 1 \times 10^{-1})$, (a5,b5) $(\beta, \gamma) = (3 \times 10^{-1}, 3 \times 10^{-1})$, (a6,b6) $(\beta, \gamma) = (4 \times 10^{-1}, 4 \times 10^{-1})$ e (a7,b7) $(\beta, \gamma) = (1, 1)$. Os parâmetros restantes para o acoplamento de dois neurônios, periódico e caótico, acoplados estão listados na legenda da Fig. 18.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

Quando a intensidade de uma ou ambos os acoplamentos β e γ aumentam, os estados do sistema de dois neurônios (5.1.2) sofrem uma transição fundamental: de eventuais estados quase sincronizados de tempo finito, através de estados sincronizados intermitentes, para estados sincronizados induzidos pelo acoplamento. A Fig. 30 apresenta a medida antifase χ em escala logarítmica, destacando sua forte sensibilidade aos parâmetros de acoplamento (β, γ) , com valores codificados em cores de acordo com a barra de cores logarítmica. A medida de anti-fase é representada em dois planos de parâmetros: a Fig. 30(a) representa o caso de dois neurônios caóticos acoplados, enquanto a Fig. 30(b) corresponde ao acoplamento de um neurônio periódico e um caótico. Ambos os planos de parâmetros são divididos em seis regiões distintas, cada uma representada por cores diferentes, que sintetizam as principais descobertas das Figs. 28 e 29 para combinações específicas de forças de acoplamento (β, γ) , indicadas por marcadores pretos nas figuras.

Figura 30 – Gráfico de contorno da medida de sincronização anti-fase, χ , representada com cores discretas de acordo com o barra de cores da escala logarítmica.



Fonte: Elaborado pela autora (2025).

A partir da análise feita, podemos concluir que nos domínios amarelos, a medida de anti-fase χ indica que os neurônios acoplados estão predominantemente num estado de anti-fase, como ilustrado nas Figs. 28(a2) e 29(a2). Quando os parâmetros de acoplamento (β, γ) são suficientemente pequenos, o sistema de dois neurônios (5.1.2) permanece em um estado de anti-fase, com estados quase sincronizados ocorrendo esporadicamente ao longo do tempo.

Com o aumento dos parâmetros de acoplamento (β, γ) , observa-se uma redução na medida de antifase χ , acompanhando a transição entre os domínios vermelho e verde, por meio das regiões laranja e azul. Esta tendência indica claramente a ocorrência de um estado intermitentemente sincronizado induzido pela força de acoplamento. Exemplos desse comportamento podem ser visto nas Figs. 28 e 29, particularmente nos painéis (a3) a (a6).

Os domínios em magenta indicam valores de $\chi \approx 0$, significando que o sistema de dois neurônios (5.1.2) atingiu um estado quase sincronizado, como mostrado nas Figs. 28(b7)

e 29(b7). Percebemos que a transição de anti-fase (domínios em amarelo) para sincronização (domínios em magenta) no sistema de neurônios acoplados é suave e regular e é essencialmente independente da dinâmica individual dos neurônios.

5.6 CONCLUSÕES PARCIAIS

Neste capítulo, foram analisados os efeitos do acoplamento elétrico bidirecional sobre a dinâmica de dois neurônios FHN não autônomos, modelados por um sistema contínuo de equações diferenciais ordinárias de quatro dimensões, com forçamento senoidal aplicado a ambos os neurônios. A dinâmica individual de cada unidade é controlada por parâmetros intrínsecos e externos, enquanto as intensidades de acoplamento são moduladas pelos parâmetros β e γ , que controlam, respectivamente, a influência de N_1 sobre N_2 e vice-versa. Três configurações distintas foram consideradas, de acordo com os regimes dinâmicos dos neurônios isolados: caótico-caótico, caótico-periódico e periódico-periódico. A análise sistemática do plano de parâmetros (β, γ) permitiu identificar uma variedade de comportamentos do sistema acoplado, incluindo transições dinâmicas, padrões de sincronização, estruturas periódicas autossimilares e regiões de multiestabilidade. Os resultados evidenciam que a organização da dinâmica do sistema acoplado é fortemente determinada pela interação entre a natureza da dinâmica individual de cada neurônio e a intensidade do acoplamento, contribuindo para o entendimento dos mecanismos de coerência e complexidade em sistemas neuronais acoplados.

No primeiro cenário analisado, considerou-se o acoplamento de dois neurônios de FHN idênticos, ambos operando em regime caótico. A investigação revelou uma variedade de comportamentos dinâmicos organizados no plano de parâmetros (β, γ) , com destaque para os seguintes aspectos:

- Supressão do caos via acoplamento: O acoplamento bidirecional é capaz de suprimir a dinâmica caótica dos neurônios individuais, induzindo padrões periódicos de oscilação. Esse efeito estabilizador evidencia o papel modulador do acoplamento na transição de estados caóticos para regimes regulares.
- Delimitação de regiões dinâmicas distintas: O espaço de parâmetros (β, γ) exibe zonas bem definidas associadas a comportamentos periódicos e caóticos. As transições entre esses regimes ocorrem de forma estruturada, com faixas intercaladas que indicam a complexidade da organização dinâmica do sistema.
- Coexistência de atratores (multiestabilidade): Foram identificados atratores periódicos e caóticos coexistindo para os mesmos valores de parâmetros, confirmando a ocorrência de multiestabilidade. A evolução do sistema depende fortemente das condições iniciais, refletindo a diversidade de trajetórias assintóticas possíveis.
- Diagramas de bifurcação: A análise com base nos diagramas de bifurcação revelou mudanças significativas nos máximos locais da variável y_1 em função do parâmetro β ,

permitindo visualizar transições entre regimes e a coexistência de múltiplos atratores em determinadas regiões do plano de parâmetros (β, γ) .

- Estruturas periódicas autossimilares: A presença de estruturas periódicas com autossimilaridade, tais como os domínios em forma de camarão, embutidas em regiões de regime caótico do plano de parâmetros.
- Sincronização: À medida que a intensidade do acoplamento aumenta, observa-se uma transição gradual entre estados assíncronos e regimes de sincronização parcial ou quase perfeita. Essa transição é mediada pela interação entre os regimes dinâmicos dos neurônios, neste caso caóticos, com o acoplamento funcionando como mecanismo de coerência. Em particular, o sistema atinge um estado intermitentemente sincronizado para certos valores de acoplamento, aproximando-se de uma sincronização quase perfeita quando $\chi \approx 0$. Essa transição de anti-fase para sincronização ocorre de forma suave e regular, sendo amplamente independente das dinâmicas individuais das unidades.

Em síntese, o acoplamento entre dois neurônios caóticos idênticos modifica substancialmente a dinâmica do sistema acoplado, levando à supressão da dinâmica caótica, resultando no surgimento de estruturas periódicas estáveis dentro de regiões caóticas, anéis periódicos organizados em padrões espirais descontínuos e estruturas periódicas autosimilares semelhantes a camarões. Regiões de atratores coexistentes também foram observadas, destacando a multiestabilidade do sistema.

No segundo cenário investigado, foi analisado o acoplamento bidirecional entre dois neurônios de FHN, sendo um operando em regime periódico e o outro em regime caótico. A combinação assimétrica das dinâmicas individuais produz uma organização complexa no espaço de fases, com destaque para os seguintes aspectos:

- Coexistência de atratores (multiestabilidade): A interação entre neurônios com comportamentos distintos resulta na coexistência de atratores periódicos e caóticos. A trajetória assintótica do sistema depende criticamente das condições iniciais e dos valores de acoplamento, configurando um regime multiestável típico de sistemas dissipativos não lineares. Para explorar a existência de multiestabilidade, foram também gerados diagramas de bifurcação, que revelam transições abruptas entre atratores periódicos e caóticos à medida que os parâmetros de acoplamento são variados.
- Delimitação de regiões dinâmicas: O plano de parâmetros (β, γ) apresenta faixas alternadas de comportamentos periódicos e caóticos. Regiões caóticas frequentemente aparecem intercaladas entre domínios regulares, evidenciando como o comportamento do sistema é altamente sensível à intensidade do acoplamento.

- Presença de estruturas periódicas autossimilares: Dentro das regiões caóticas, identificam-se estruturas periódicas com geometria característica em forma de camarão, exibindo autossimilaridade.
- Transição para sincronização: Observa-se uma transição gradual entre estados assíncronos e estados de sincronização parcial ou quase perfeita, à medida que se intensifica o acoplamento. Essa transição é mediada pela intensidade de acoplamento entre os regimes distintos dos dois neurônios, com o acoplamento funcionando como mecanismo de coerência. Da mesma forma que para o caso anterior, o sistema atinge um estado intermitentemente sincronizado para certos valores de acoplamento, aproximando-se de uma sincronização quase perfeita quando $\chi \approx 0$. Essa transição de anti-fase para sincronização também é independente das dinâmicas individuais das unidades.

Em resumo, o acoplamento entre um neurônio periódico e outro caótico promove uma dinâmica marcada por regiões de regimes distintos, padrões periódicos do tipo camarão com invariância de escala foram observados nos planos de parâmetros. A multiestabilidade também foi evidente, com a coexistência de atratores permitindo transições entre estados dinâmicos dependendo das condições iniciais. Esses resultados também evidenciam a relevância do acoplamento como mecanismo controlador da dinâmica do sistema acoplado, evidenciando um papel menos significativo das dinâmicas individuais dos neurônios para o comportamento do sistema, principalmente comparado ao papel da intensidade dos acoplamentos.

O terceiro cenário analisado, considerou-se o acoplamento bidirecional entre dois neurônios FHN idênticos, ambos operando em regime periódico. Em contraste com os casos anteriores, este arranjo apresenta uma dinâmica significativamente mais estável e organizada do sistema acoplado, conforme descrito a seguir:

- Estabilização da dinâmica periódica: O acoplamento entre dois neurônios que individualmente já exibem comportamento periódico atua no sentido de preservar e reforçar essa regularidade. Não foram observadas transições espontâneas para regimes caóticos ou dinâmicas complexas ao longo do plano de parâmetros analisado.
- Ausência de multiestabilidade: Diferentemente dos cenários caótico-caótico e caótico-periódico, não se verificou a coexistência de múltiplos atratores para um mesmo conjunto de parâmetros fixos. A ausência de multiestabilidade sugere que a regularidade periódica dos neurônios individuais impõe uma forte dominância sobre a dinâmica coletiva.
- Planos de parâmetros: O plano de parâmetros (β, γ) revela uma organização homogênea, caracterizada por uma única região extensa de comportamento periódico. Essa configuração indica que, neste caso, o acoplamento atua essencialmente como mecanismo de reforço da estabilidade dinâmica.

Em síntese, o acoplamento entre dois neurônios periódicos idênticos preserva e fortalece a regularidade da dinâmica, destacando o papel estabilizador do acoplamento simétrico em sistemas cuja dinâmica individual já é regular. O acoplamento periódico-periódico revelou que o plano de parâmetros estava confinado a uma única região, refletindo um comportamento periódico estável sem dinâmica caótica. O acoplamento estabilizou o sistema, levando à dinâmica periódica.

Ambos os casos apresentaram regiões de multiestabilidade, com a coexistência de atratores periódicos e caóticos para determinadas regiões dos planos de parâmetros, permitindo transições entre estados dinâmicos dependendo das condições iniciais (Nicolau et al., 2019). Por outro lado, o cenário periódico-periódico revelou uma organização mais simples e estável no espaço de parâmetros.

No que diz respeito às propriedades de sincronização, o aumento dos parâmetros de acoplamento induz uma transição de estados assíncronos para sincronizados. Nos casos caótico-caótico e caótico-periódico, a sincronização evoluiu de estados intermitentes para uma sincronização quase perfeita à medida que a intensidade do acoplamento aumentava. Foi observada uma transição consistente dos estados de anti-fase para sincronizados, ocorrendo independentemente da dinâmica individual dos neurônios. No caso periódico-periódico, a sincronização foi facilmente alcançada devido à estabilidade do estado periódico. Em ambos os casos, o aumento progressivo das intensidades de acoplamento (β, γ) induziu uma transição dinâmica, de um estado assíncrono, passando por sincronização intermitente, até a ocorrência de sincronização quase perfeita. Essa evolução gradual mostra que o acoplamento é capaz de modular a sincronização do sistema acoplado mesmo em sistemas com dinâmicas individuais complexas e distintas.

Em resumo, o estudo destaca o papel fundamental da função de acoplamento e da intensidade na influência da sincronização e na supressão do comportamento caótico em um modelo de neurônio FHN sinusoidalmente acoplado. No que diz respeito à influência do acoplamento na dinâmica, os resultados mostraram que este desempenha um papel crucial na supressão do comportamento caótico. O espaço de parâmetros de dois modelos de neurônios FHN eletricamente interagindo revela uma grande complexidade, caracterizada pela coexistência de múltiplos atratores e estruturas periódicas estáveis entrelaçadas em dinâmicas caóticas. Os resultados indicam que o aumento da força de acoplamento pode fazer a transição do sistema de um comportamento caótico para um comportamento periódico. Uma descoberta notável é que, para neurônios FHN não autônomos acoplados, a dinâmica individual dos neurônios desempenha um papel menos significativo no processo de sincronização em comparação com estudos anteriores sobre modelos de neurônios autônomos (Cabraia et al., 2023; Ngongiah et al., 2023). Isso sugere que a dinâmica de acoplamento é mais influente na determinação da sincronização do que as propriedades intrínsecas dos neurônios individuais. O estudo identifica uma transição clara de estados assíncronos para estados sincronizados à medida que a intensidade de acoplamento aumenta. Essa transição é fundamental para entender como a sincronização pode ser alcançada em redes neurais, o que é fundamental para processos como comunicação neural e processamento

de informações. Os resultados obtidos com este estudo têm amplas implicações para o campo da neurociência, particularmente na compreensão de como os fenômenos de sincronização podem afetar a comunicação neural e o processamento de informações.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta dissertação teve como objetivo investigar os efeitos do acoplamento elétrico e do forçamento externo sobre a dinâmica de neurônios descritos pelo modelo de FHN, considerando duas configurações distintas: (*i*) acoplamento unidirecional com forçamento aplicado ao neurônio mestre (Capítulo 4); e (*ii*) acoplamento bidirecional com forçamento externo atuando sobre ambos os neurônios (Capítulo 5). O modelo FHN possibilitou a análise de comportamentos dinâmicos a partir de uma estrutura matemática reduzida, mas capaz de preservar características fundamentais da excitabilidade neuronal. Essa abordagem torna o modelo especialmente adequado para o estudo de mecanismos emergentes em sistemas neuronais acoplados.

Na configuração unidirecional analisada no Capítulo 4, investigou-se como o regime dinâmico do neurônio mestre (N_1), submetido a um forçamento senoidal externo, influencia a dinâmica do sistema acoplado. O estudo mostrou que a dinâmica individual de N_1 , que pode ser periódica, quase-periódica ou caótica, desempenha um papel central na determinação dos comportamentos coletivos do sistema. A partir da construção de planos de parâmetros (γ, a_2) e da análise qualitativa e quantitativa dos regimes, as seguintes conclusões principais foram obtidas:

- Influência determinante da dinâmica de N_1 : O comportamento assintótico do neurônio mestre exerce papel dominante na definição da dinâmica global do sistema acoplado. A sua evolução temporal, ao interagir com o neurônio subordinado, impõe características dinâmicas que se propagam ao longo do acoplamento.
- Propagação das características dinâmicas de N_1 : A natureza do regime de N_1 (periódico, quase-periódico ou caótico) é refletida no sistema acoplado, demonstrando que os padrões oscilatórios impostos pelo forçamento externo sobre o mestre são transmitidos ao escravo via acoplamento.
- Regime periódico em N_1 : Quando N_1 opera em regime periódico, o sistema exibe uma rica variedade de estruturas periódicas estáveis nos planos de parâmetros, incluindo sequências de adição de período e línguas de Arnold. Além disso, identificou-se a presença de multiestabilidade, com coexistência de atratores periódico-periódico e periódico-caótico.
- Regime quase-periódico em N_1 : No caso em que o neurônio mestre exibe dinâmica quase-periódica, observa-se uma drástica redução de regiões periódicas no sistema acoplado. Os planos de parâmetros passam a ser dominados por dinâmicas quase-periódicas e caóticas, sugerindo que o regime quase-periódico do mestre compromete a sustentação de trajetórias periódicas no sistema acoplado.
- Regime caótico em N_1 : Quando N_1 encontra-se em regime caótico, as dinâmicas resultantes do sistema acoplado são marcadas pela predominância de regiões caóticas e hipercaóticas. Destaca-se a presença de hipercaos transitente, cuja extensão no plano

de parâmetros mostrou-se sensível ao tempo total de integração utilizado, sugerindo a ocorrência de transições lentas para dinâmicas regulares ou menos instáveis.

Na configuração bidirecional, em que ambos os neurônios estão sujeitos a forçamento senoidal e acoplados por intensidades assimétricas de acoplamento elétrico, os principais resultados obtidos podem ser organizados da seguinte forma:

- Transição para sincronização induzida pelo acoplamento: O aumento progressivo dos parâmetros de acoplamento (β, γ) promove uma transição clara entre regimes dinâmicos coletivos. Inicialmente assíncrono, o sistema passa por estados de sincronização intermitente até atingir sincronização quase perfeita, estável e sustentada pela força de acoplamento.
- Redução do papel da dinâmica individual: Observou-se que, ao contrário do esperado em modelos autônomos, a dinâmica individual de cada neurônio tem influência reduzida na determinação do estado sincronizado. O acoplamento passa a desempenhar o papel predominante na organização coletiva da dinâmica.
- Supressão do caos e emergência de periodicidade: Em cenários com pelo menos um neurônio em regime caótico (casos caótico–caótico e caótico–periódico), o acoplamento bidirecional mostrou-se capaz de suprimir o comportamento caótico e induzir a emergência de padrões periódicos organizados, inclusive estruturas auto-similares como os domínios do tipo camarão.
- Ocorrência de multiestabilidade: Verificou-se a presença de múltiplos atratores coexistentes no espaço de fases, indicando que o sistema pode evoluir para diferentes estados (periódicos ou caóticos), a depender das condições iniciais. Essa característica reforça a complexidade da dinâmica coletiva sob acoplamento.
- Interação entre acoplamento e forçamento externo: A análise mostrou que a intensidade e a natureza do acoplamento, combinadas com o forçamento senoidal, desempenham um papel central na determinação da estabilidade, da organização do espaço de parâmetros e dos padrões de sincronização do sistema.

Ao considerarmos exclusivamente os efeitos do acoplamento elétrico, seja na configuração unidirecional, seja na bidirecional, torna-se evidente que este parâmetro atua como um dos principais mecanismos de controle dos regimes dinâmicos do sistema. No contexto unidirecional, γ atua como mediadora da “sensibilidade” do neurônio N_2 à dinâmica imposta por N_1 , condicionando sua resposta tanto ao forçamento externo quanto às variações na dinâmica individual de N_1 . A análise dos planos de parâmetros (γ, a_2) revela que a variação de γ exerce influência significativa sobre a organização das regiões periódicas, quase-periódicas e caóticas. Quando N_1 opera em regime periódico, observa-se a emergência de domínios estruturados e

intercalados, com fronteiras dinâmicas moduladas pela intensidade do acoplamento. Como foi evidenciado nos diagramas de bifurcação, à medida que γ varia, o sistema apresenta sequências de adição de período, caracterizadas por transições sucessivas entre estados periódicos com número crescente de períodos. Esse fenômeno é fortemente modulado pelo acoplamento, que regula a “sensibilidade” de N_2 à dinâmica de N_1 , possibilitando a formação dessas estruturas periódicas organizadas.

Na configuração com acoplamento bidirecional, por outro lado, os parâmetros de acoplamento β e γ não apenas regulam a intensidade da interação mútua entre os neurônios, como também exercem papel central na organização coletiva da dinâmica, favorecendo estados de sincronização e suprimindo regimes caóticos. Nesse contexto, a ausência de uma imposição unilateral da dinâmica por parte de um único neurônio evidencia que a organização do comportamento global emerge da reciprocidade das interações, o que reforça o papel estruturante do acoplamento bidirecional na coordenação das dinâmicas individuais. Nesse sentido, a intensidade do acoplamento desempenha um papel crucial na mediação da transição entre diferentes regimes dinâmicos.

No cenário composto por dois neurônios idênticos em regime caótico, o aumento da intensidade dos acoplamentos β e γ induz uma transição progressiva para comportamentos mais regulares. A supressão do caos observada nesse contexto evidencia o papel do acoplamento como mecanismo de controle dinâmico, capaz de favorecer a emergência de regimes periódicos. A análise dos planos de parâmetros (β, γ) revela regiões organizadas, em que estruturas periódicas emergem dentro de regiões de dinâmica caótica. Tais efeitos também se refletem no estudo da sincronização, conforme descrito a seguir:

- Acoplamento fraco ($\beta, \gamma \approx 10^{-3}$): Os neurônios mantêm comportamentos caóticos independentes, com sincronização rara e transitória. A dinâmica assíncrona domina, mas pequenas correlações podem surgir esporadicamente.
- Acoplamento moderado ($\beta, \gamma \approx 10^{-2}$ e $\beta, \gamma \approx 10^{-1}$): O caos é suprimido em certas regiões do plano de parâmetros, dando lugar a estruturas periódicas estáveis.
- Acoplamento forte ($\beta, \gamma \geq 0.4$): O sistema atinge sincronização quase perfeita. O caos é completamente suprimido, e o comportamento coletivo torna-se periódico.

O aumento dos parâmetros de acoplamento β e γ induz uma transição gradual entre três estados de sincronização distintos: (i) estados assíncronos, nos quais N_1 e N_2 operam de forma independente; (ii) estados de sincronização intermitente, caracterizados por episódios de sincronização quase perfeita alternados com estados assíncronos; e (iii) estados de sincronização quase completa, observados para $\beta = \gamma = 1$, nos quais os neurônios N_1 e N_2 mantêm comportamentos altamente sincronizados ao longo do tempo.

No caso em que um neurônio caótico é acoplado a outro em regime periódico, os parâmetros de acoplamento β e γ desempenham um papel central na reorganização das dinâmicas

coletivas. O aumento da intensidade de acoplamento revela a presença de estruturas periódicas autossimilares embutidas em regiões caóticas do espaço de parâmetros. Nesse caso, a sincronização entre os neurônios depende predominantemente da força do acoplamento, sendo a contribuição da dinâmica individual consideravelmente menos significativa. A seguir, apresentamos os diferentes regimes sincronizados observados conforme a intensidade de acoplamento é incrementada:

- Acoplamento Fraco ($\beta, \gamma \approx 10^{-3}$): O sistema permanece predominantemente assíncrono, com eventos raros de sincronização quase perfeita. O neurônio caótico e o periódico mantêm comportamentos distintos, com pouca influência mútua.
- Acoplamento Moderado ($\beta, \gamma \approx 10^{-2}$): Surgem estados intermitentes de sincronização quase perfeita, onde os neurônios exibem comportamentos temporariamente alinhados, mas retornam a dinâmicas assíncronas. A frequência desses eventos aumenta com a intensidade do acoplamento.
- Acoplamento Forte ($\beta, \gamma \geq 10^{-1}$): O sistema atinge estados quase perfeitamente sincronizados, onde as diferenças entre as dinâmicas dos neurônios tornam-se mínimas.

Em ambos os cenários analisados, caótico-caótico e caótico-periódico, a elevação da intensidade do acoplamento promove transições graduais entre estados dinâmicos distintos: partindo de comportamentos assíncronos, passando por sincronizações intermitentes, até alcançar sincronizações quase completas. No caso caótico-caótico, esse processo é evidenciado pela redução progressiva da medida de anti-fase χ , que tende a zero conforme β e γ aumentam, indicando o alinhamento das fases neurais. De forma análoga, na configuração caótico-periódico, o sistema evolui de estados com sincronização parcial de curta duração para sincronizações sustentadas, induzidas pelo acoplamento. Em ambos os casos, os planos de parâmetros (β, γ) mapeiam claramente essas transições, evidenciando o papel do acoplamento como parâmetro crítico na supressão do caos, na organização de estruturas periódicas e na promoção de estados sincronizados, independentemente da dinâmica individual dos neurônios.

A análise comparativa entre os sistemas de neurônios FHN acoplados unidirecional e bidirecionalmente revela diferenças fundamentais quanto ao papel da dinâmica individual na configuração do comportamento coletivo. No caso do acoplamento unidirecional, como discutido anteriormente, a dinâmica do neurônio mestre N_1 exerce influência predominante sobre a unidade receptora N_2 . Embora essa influência se intensifique com o aumento da intensidade de acoplamento, N_2 ainda pode preservar traços de sua dinâmica intrínseca em regimes de acoplamento fraco. A ausência de retroalimentação de N_2 para N_1 implica que a evolução coletiva do sistema é altamente sensível às transições dinâmicas do neurônio mestre, o que permite concluir que, nesse cenário, a dinâmica individual de N_1 possui papel determinante na organização global da dinâmica.

Em contraste, no caso do acoplamento bidirecional, o comportamento coletivo emerge de uma interação mútua entre os neurônios, o que reduz significativamente a influência isolada

da dinâmica de cada unidade. Quando os parâmetros de acoplamento β e γ atingem valores suficientemente elevados (por exemplo, $\beta = \gamma \geq 0,4$), observa-se a supressão do comportamento caótico e a estabilização de órbitas periódicas sincronizadas. Essa transição evidencia que a intensidade e a simetria do acoplamento tornam-se os principais reguladores da dinâmica do sistema, superando a contribuição das dinâmicas individuais. A organização recíproca imposta pelo acoplamento bidirecional promove uma estruturação robusta do comportamento coletivo, especialmente em termos de sincronização e ordenamento das regiões periódicas no espaço de parâmetros.

Essas diferenças tornam-se ainda mais evidentes ao se comparar os planos de parâmetros obtidos em ambas as configurações. No regime unidirecional, o caos tende a prevalecer em N_2 , e não se observam janelas de periodicidade bem definidas, reflexo da assimetria do acoplamento. Já no sistema com acoplamento bidirecional, a supressão do caos ocorre de modo mais expressivo, com a emergência de domínios periódicos estáveis, organizados em padrões estruturados e recorrentes ao longo do espaço de parâmetros.

Em síntese, enquanto a dinâmica individual apresenta papel significativo no caso do acoplamento unidirecional, os resultados mostram que, na configuração bidirecional, a intensidade e a simetria do acoplamento se consolidam como os principais fatores de controle da dinâmica coletiva. Esses achados reforçam a interpretação de que o acoplamento bidirecional opera como um mecanismo de coordenação dinâmica, promovendo sincronização e organização global, independentemente das características intrínsecas dos neurônios individuais.

O forçamento externo exerce papel central na modulação da dinâmica dos neurônios do tipo FHN, influenciando diretamente os regimes dinâmicos observados tanto em sistemas com acoplamento unidirecional quanto bidirecional. A aplicação de um estímulo elétrico periódico atua como elemento controlador primário das dinâmicas individuais, induzindo comportamentos periódicos, quase-periódicos ou caóticos, dependendo dos parâmetros do sinal senoidal ($J(t) = A \operatorname{sen}(\omega t)$). Além de configurar a dinâmica de cada unidade, o forçamento influencia a multiestabilidade do sistema e a complexidade das estruturas emergentes no espaço de parâmetros, revelando potencial para aplicações no controle dinâmico de redes neurais artificiais ou biológicas.

Na configuração unidirecional, o estímulo periódico é aplicado exclusivamente ao neurônio mestre (N_1), que passa a ditar a dinâmica global do sistema. A natureza do regime de N_1 , seja ele periódico, quase-periódico ou caótico, é determinada diretamente pelo forçamento externo, e essa dinâmica se propaga para o neurônio escravo (N_2) via acoplamento. Observa-se que, sob forçamento periódico, surgem padrões organizados no espaço de parâmetros, como as chamadas estruturas do tipo camarão e línguas de Arnold. Por outro lado, quando N_1 apresenta comportamento caótico, o sistema acoplado pode exibir regimes caóticos, hipercaóticos ou hipercaóticos transitórios, com fronteiras dinâmicas sensivelmente moduladas pela intensidade do acoplamento.

Já no acoplamento bidirecional, ambos os neurônios recebem o mesmo forçamento

externo, o que configura inicialmente seus regimes dinâmicos antes da interação. Essa simetria permite a exploração de diferentes combinações, como pares caótico-caótico, periódico-caótico ou periódico-periódico, e revela que, embora o forçamento continue moldando a dinâmica individual, a interação mútua entre os neurônios passa a ser o principal fator na organização do comportamento coletivo. De fato, os resultados indicam que a transição para estados sincronizados ocorre de forma suave e contínua, independentemente da natureza dos regimes individuais, evidenciando a forte influência do acoplamento sobre o forçamento na dinâmica coletiva.

Portanto, o forçamento externo é decisivo para estabelecer as dinâmicas de base em cada neurônio e contribui para a emergência de multiestabilidade, padrões estruturados e transições entre regimes. No entanto, sua influência na organização do sistema acoplado é modulada pela configuração e intensidade do acoplamento. No regime unidirecional, a influência do forçamento se propaga de forma hierárquica via o neurônio mestre. Já no acoplamento bidirecional, a reciprocidade das interações entre os neurônios pode suplantar as dinâmicas individuais, destacando o acoplamento como o principal mecanismo estruturante da dinâmica do sistema.

Entre os resultados mais expressivos obtidos nos estudos com acoplamento unidirecional e bidirecional, destaca-se a recorrência da multiestabilidade, fenômeno caracterizado pela coexistência de múltiplos atratores para um mesmo conjunto de parâmetros. Essa propriedade foi identificada e analisada por meio de diversas ferramentas qualitativas e quantitativas, conforme descrito a seguir:

- Atratores coexistentes: Foram observadas regiões no espaço de parâmetros em que o sistema admite múltiplos atratores assintóticos, sendo a trajetória final determinada exclusivamente pelas condições iniciais. Ambos os estudos evidenciam a coexistência de diferentes combinações de atratores, como atratores caóticos e periódicos (ex.: período-3, período-6, período-15 e período-30), bem como a coexistência de múltiplos atratores caóticos ou múltiplos periódicos de diferentes ordens.
- Bacias de atração: A estrutura das bacias foi utilizada para caracterizar visualmente a sensibilidade do sistema às condições iniciais. Cada atrator apresenta uma bacia correspondente, e pequenas variações nas condições iniciais podem conduzir a trajetórias qualitativamente distintas. As bacias exibem fronteiras complexas entre domínios caóticos e periódicos. Para ilustrar essa sensibilidade, ambos os trabalhos constroem seções transversais em planos específicos de condições iniciais:
 - No caso do acoplamento unidirecional, essas seções são geradas no plano (x_{20}, y_{20}) , permitindo identificar domínios de atração de atratores periódicos (como períodos 15 e 30, em preto e verde) e caóticos (em amarelo).
 - No caso do acoplamento bidirecional, essas seções são geradas no plano (x_{10}, y_{10}) com valores fixos de (x_{20}, y_{20}) , destacando regiões associadas a atratores caóticos (vermelho) e periódicos (preto, como no caso de período-3).

- Diagramas de bifurcação: A multiestabilidade também se manifesta em diagramas construídos com a técnica de seguir o atrator à medida que um parâmetro (como β ou γ) é variado em ambas as direções. A não coincidência entre os ramos obtidos para o aumento e para a diminuição do parâmetro constitui forte evidência da presença de atratores coexistentes.
- Planos de parâmetros: no caso do acoplamento unidirecional, em que são identificadas regiões nos planos de (γ, α_2) por meio da comparação entre planos gerados com diferentes condições iniciais. Quando o comportamento assintótico do sistema depende da condição inicial para um mesmo ponto no espaço de parâmetros, a presença de multiestabilidade é confirmada.

De maneira geral, os resultados obtidos nos dois estudos realizados nesta dissertação, referentes aos efeitos dos acoplamentos unidirecional e bidirecional e do forçamento externo senoidal, evidenciam uma ampla variedade de regimes dinâmicos, moldados profundamente tanto pela configuração de acoplamento quanto pelas características do estímulo externo. Em ambos os casos, observou-se a emergência de multiestabilidade como fenômeno recorrente.

Um aspecto adicional marcante nas duas configurações estudadas é a presença de estruturas complexas no espaço de parâmetros, como padrões periódicos do tipo camarão, línguas de Arnold e, no caso bidirecional, espirais descontínuas. Tais padrões refletem zonas organizadas de periodicidade imersas em regiões caóticas, associadas à geometria dos atratores no espaço de fases e às bifurcações que surgem com a variação dos parâmetros. Essas estruturas são características de sistemas dinâmicos não lineares e dissipativos sob forçamento externo, sugerindo a presença de organização fractal e auto-organizada entre diferentes regimes dinâmicos.

Ambos os estudos também reforçam o papel central de correntes externas e mecanismos de acoplamento na regulação da dinâmica neuronal, apontando caminhos promissores para o controle de osciladores acoplados. Um resultado notável é que o acoplamento bidirecional entre dois neurônios caóticos pode suprimir o caos individual, promovendo a emergência de dinâmicas periódicas. Notavelmente, essa supressão de caos ocorre com maior facilidade no acoplamento bidirecional do que no unidirecional, especialmente na ausência de forçamento externo ou quando o neurônio mestre caótico transmite sua dinâmica de forma assimétrica.

Para neurônios FHN acoplados bidirecionalmente e sujeitos a forçamento periódico, as dinâmicas individuais, periódica ou caótica, desempenham papel secundário na indução da sincronização. A transição para estados sincronizados ocorre de forma suave e regular, sendo essencialmente determinada pela intensidade do acoplamento. Não foram identificadas regiões de hipercaos nessa configuração, o que sugere um efeito estabilizador promovido pela reciprocidade da interação. Em contraste, no sistema com acoplamento unidirecional, a dinâmica do neurônio mestre exerce influência dominante sobre a evolução do sistema, caracterizando uma estrutura hierárquica na transmissão dos regimes dinâmicos. A propagação da dinâmica do mestre é particularmente expressiva: se este opera em regime periódico, tende-se à sincronização periódica;

se caótico, podem emergir regiões de hipercaos e hipercaos transiente, fenômenos ausentes na configuração bidirecional. A dinâmica do escravo, portanto, é fortemente condicionada pela oscilação do mestre, com padrões periódicos bem definidos surgindo apenas quando N_1 está em regime periódico, e sendo suprimidos nos casos em que N_1 apresenta comportamento caótico ou quase-periódico. Essas observações revelam que, enquanto o acoplamento bidirecional favorece a estabilidade e a sincronização, minimizando a influência das dinâmicas locais, o acoplamento unidirecional tende a amplificar os efeitos da dinâmica do mestre, inclusive facilitando a emergência de hipercaos.

Esses resultados reforçam a tese central desta dissertação: a dinâmica dos sistemas estudados emerge da interação entre a configuração do acoplamento, bem como a sua intensidade, e a presença de forçamentos externos. Esses elementos reorganizam os comportamentos dinâmicos no espaço de parâmetros e promovem a transição entre comportamentos complexos como sincronização, supressão do caos e multiestabilidade. A recorrência desses fenômenos sob diferentes configurações sugere que tais propriedades são robustas frente a variações estruturais, consolidando os modelos de neurônios acoplados do tipo FHN como ferramentas teóricas e computacionais valiosas para o entendimento e controle da atividade neuronal em sistemas acoplados.

REFERÊNCIAS

- AHAMED, A Ishaq; LAKSHMANAN, M. Nonsmooth bifurcations, transient hyperchaos and hyperchaotic beats in a memristive murali–lakshmanan–chua circuit. **International Journal of Bifurcation and Chaos**, v. 23, n. 06, 2013. Citado na página 96.
- ASSIS, Thiago Albuquerque de; MIRANDA, José Garcia Vivas; CAVALCANTE, Sílvia Larisse do Patrocínio. A dinâmica de condução nervosa via modelo de fitzhugh-nagumo. **Revista Brasileira de Ensino de Física**, Sociedade Brasileira de Física, v. 32, n. 1, p. 1307–1310, 2010. Citado 3 vezes nas páginas 60, 75 e 77.
- BEAR, Mark F. **Neurociências**. [S.l.]: ArtMed, 2017. Citado 8 vezes nas páginas 18, 50, 56, 57, 61, 62, 63 e 64.
- BENETTIN, Giancarlo et al. Lyapunov characteristic exponents for smooth dynamical systems and for hamiltonian systems; a method for computing all of them. part 1: Theory. **Mecanica**, v. 15, n. 9, p. 9–20, 1980. Citado 2 vezes nas páginas 83 e 100.
- BENNETT, Michael V.L; ZUKIN, R.Suzanne. Electrical coupling and neuronal synchronization in the mammalian brain. **Neuron**, v. 41, n. 4, p. 495–511, 2004. ISSN 0896-6273. Citado 3 vezes nas páginas 22, 62 e 63.
- BOARETTO, Bruno RR et al. The role of individual neuron ion conductances in the synchronization processes of neuron networks. **Neural Networks**, v. 137, p. 97–105, 2021. Citado 2 vezes nas páginas 18 e 52.
- BONHOEFFER, K. F. Activation of passive iron as a model for the excitation of nerve. **Journal of General Physiology**, v. 32, n. 1, p. 69–91, 1948. Citado na página 21.
- BRIZARD, Alain J. Asymptotic limit-cycle analysis of the fitzhugh–nagumo equations. **European Journal of Physics**, v. 42, n. 6, p. 065201, 2021. Citado na página 44.
- CAMBRAIA, E.B.S.A. et al. Dependence on the local dynamics of a network phase synchronization process. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 619, p. 128750, 2023. ISSN 0378-4371. Citado na página 122.
- CARELLI, Pedro V. **Modelagem estocástica de neurônios e sua interação em tempo real com neurônios biológicos**. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2008. Citado na página 52.
- CEBRIÁN-LACASA, Daniel et al. Six decades of the fitzhugh–nagumo model: A guide through its spatio-temporal dynamics and influence across disciplines. **Physics Reports**, v. 1096, p. 1–39, 2024. Citado 4 vezes nas páginas 21, 22, 71 e 72.
- CENCINI, Massimo; CECCONI, Fabio; VULPIANI, Angelo. **Chaos: From Simple Models to Complex Systems**. [S.l.]: World Scientific, 2010. v. 17. Citado na página 26.
- CONNORS, Barry W.; LONG, Michael A. Electrical synapses in the mammalian brain. **Annual Review of Neuroscience**, v. 27, p. 393–418, 2004. Citado 3 vezes nas páginas 22, 62 e 63.
- DAYAN, P.; ABBOTT, L.F. **Theoretical Neuroscience**: Computational and mathematical modeling of neural systems. Cambridge: The MIT Press, 2001. Citado 4 vezes nas páginas 18, 19, 20 e 52.

- FEUDEL C. GREBOGI, B. R. Hunt U.; A, J. Map with more than 100 coexisting low-period periodic attractors. **Phys. Rev. E**, v. 54, p. 71–81, 1996. Citado na página 105.
- FEUDEL, U. Complex dynamics in multistable systems. **International Journal of Bifurcation and Chaos**, v. 18, n. 06, p. 1607–1626, 2008. Citado na página 105.
- FEUDEL, U.; GREBOGI, C. Multistability and the control of complexity. **Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science**, v. 7, n. 4, p. 597–604, 1997. Citado 2 vezes nas páginas 90 e 105.
- FIEDLER-FERRARA, Nelson; PRADO, C P C. **Caos: uma introdução**. [S.l.]: Edgard Blucher, 1994. Citado 6 vezes nas páginas 34, 39, 45, 46, 49 e 76.
- FITZHUGH, Richard. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. **Biophysical journal**, v. 1, n. 6, p. 445–465, 1961. Citado 9 vezes nas páginas 20, 21, 40, 70, 71, 73, 74, 75 e 77.
- FITZHUGH, Richard. **Mathematical Models of Excitation and Propagation in Nerve**. Berlin: Springer, 1969. (Biological Engineering). Citado 3 vezes nas páginas 21, 52 e 72.
- GAIKO, Valery A. Multiple limit cycle bifurcations of the fitzhugh–nagumo neuronal model. **Chaos, Solitons & Fractals**, v. 44, n. 8, p. 617–626, 2011. Citado na página 44.
- GALARRETA, Mario; HESTRIN, Shaul. A network of fast-spiking cells in the neocortex connected by electrical synapses. **Nature**, v. 402, n. 6757, p. 72–75, 1999. Citado na página 62.
- GALDINO, Vanlex Gomes. Técnicas para estimação de expoentes de lyapunov em sistemas dinâmicos não-lineares. **dissertação**, 2018. Citado na página 48.
- GALLAS, Jason A. C. Structure of the parameter space of the hénon map. **Phys. Rev. Lett.**, American Physical Society, v. 70, 1993. Citado na página 105.
- GIBSON, Jay R; BEIERLEIN, Michael; CONNORS, Barry W. Two networks of electrically coupled inhibitory neurons in neocortex. **Nature**, v. 402, n. 6757, p. 75–79, 1999. Citado na página 62.
- GINOUX, Jean-Marc; LETELLIER, Christophe. Van der pol and the history of relaxation oscillations: Toward the emergence of a concept. **Chaos**, v. 22, n. 2, 2012. Citado na página 44.
- GINOUX, Jean-Marc; LETELLIER, Christophe. The history of relaxation oscillations and the emergence of a concept. **International Journal of Bifurcation and Chaos**, v. 24, n. 09, p. 1430010, 2014. Citado na página 44.
- GLICKSTEIN, Mitchell. **Neuroscience: A Historical Introduction**. The MIT Press, 2014. ISBN 9780262534611. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/j.ctt19qgfcm>. Citado 2 vezes nas páginas 50 e 51.
- HART, Joseph D. et al. Adding connections can hinder network synchronization of time-delayed oscillators. **Phys. Rev. E**, American Physical Society, v. 92, 2015. Citado na página 113.
- HEGGER, Rainer; KANTZ, Holger; SCHREIBER, Thomas. Practical implementation of nonlinear time series methods: The tisean package. **Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science**, v. 9, n. 2, p. 413–435, 1999. Citado na página 85.

HILLE, Bertil. **Ion Channels of Excitable Membranes**. 3. ed. [S.l.]: Sinauer Associates Inc., 2001. Citado 2 vezes nas páginas 18 e 19.

HODGKIN, Alan L; HUXLEY, Andrew F. The components of membrane conductance in the giant axon of loligo. **The Journal of Physiology**, v. 116, n. 4, p. 473–496, 1952. Citado na página 66.

HODGKIN, Alan L; HUXLEY, Andrew F. Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of loligo. **The Journal of Physiology**, v. 116, n. 4, p. 449–472, 1952. Citado na página 66.

HODGKIN, Alan L; HUXLEY, Andrew F. The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of loligo. **The Journal of Physiology**, v. 116, n. 4, p. 497–506, 1952. Citado na página 66.

HODGKIN, Alan L; HUXLEY, Andrew F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. **The Journal of Physiology**, v. 117, n. 4, p. 500–544, 1952. Citado 6 vezes nas páginas 19, 20, 52, 66, 67 e 70.

HODGKIN, Alan L; HUXLEY, Andrew F; KATZ, Bernard. Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of loligo. **The Journal of Physiology**, v. 116, n. 4, p. 424–448, 1952. Citado na página 66.

HOFF, Anderson et al. Numerical bifurcation analysis of two coupled fitzhugh-nagumo oscillators. **The European Physical Journal B**, 2014. Citado na página 21.

KANDEL, E. R. et al. **Princípios de Neurociências**. 6. ed. [S.l.]: Artmed, 2023. Citado 21 vezes nas páginas 18, 19, 20, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66 e 70.

KOCH, Christof. **Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons**. [S.l.]: Oxford University Press, 1998. Citado 7 vezes nas páginas 19, 20, 21, 52, 66, 67 e 70.

LAI, Ying-Cheng; TÉL, Tamás. **Transient Chaos: Complex Dynamics on Finite Time Scales**. [S.l.]: Springer Science Business Media, 2011. v. 173. (Applied Mathematical Sciences, v. 173). Citado na página 96.

LONGO, I. P.; QUEIROLO, E.; KUEHN, C. On the transition between autonomous and nonautonomous systems: The case of fitzhugh–nagumo’s model. **Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science**, v. 34, n. 12, 2024. Citado na página 21.

LU, Lulu et al. Phase synchronization and mode transition induced by multiple time delays and noises in coupled fitzhugh–nagumo model. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 535, 2019. Citado na página 113.

MANCHEIN, Cesar et al. Noise-induced stabilization of the FitzHugh–Nagumo neuron dynamics: Multistability and transient chaos. **Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science**, v. 32, n. 8, 08 2022. Citado 3 vezes nas páginas 52, 82 e 98.

MONTEIRO, Luiz Henrique Alves. **Sistemas Dinâmicos**. 4. ed. São Paulo: Editora Livraria da Física, 2019. Citado 20 vezes nas páginas 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 38, 39, 40, 41, 43, 55, 56, 59, 60, 70 e 75.

NAGUMO, Jinichi; ARIMOTO, Suguru; YOSHIZAWA, Shuji. An active pulse transmission line simulating nerve axon. **Proceedings of the IRE**, v. 50, n. 10, p. 2061–2070, 1962. Citado 4 vezes nas páginas 20, 21, 72 e 75.

NGONGIAH, Isidore Komofor et al. Actuating mechanical arms coupled to an array of fitzhugh–nagumo neuron circuits. **The European Physical Journal Special Topics**, Springer, v. 232, n. 2, p. 285–299, 2023. Citado na página 122.

NICOLAU, Nathan S. et al. Tracking multistability in the parameter space of a chua’s circuit model. **European Physical Journal B**, v. 92, n. 5, 2019. Citado na página 122.

OTT, E. **Chaos In Dynamical Systems**. [S.l.]: (Cambridge University Press, 2002. Citado na página 88.

PISARCHIK, A. N.; FEUDEL, U. Control of multistability. **Physics Reports**, v. 540, n. 4, p. 167–218, 2014. Citado 2 vezes nas páginas 90 e 105.

PISARCHIK, 34A. N.; HRAMOV, A. E. **Multistability in Physical and Living Systems**. [S.l.]: Springer, 2022. Citado na página 90.

POL, Balth Van Der; MARK, Jan Van Der. The heartbeat considered as a relaxation oscillation, and an electrical model of the heart. **The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science**, v. 6, n. 38, p. 763–775, 1928. Citado na página 21.

POL, Balth Van der. Lxxxviii. on “relaxation-oscillations”. **The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science**, Taylor & Francis, v. 2, n. 11, p. 978–992, 1926. Citado 2 vezes nas páginas 44 e 70.

PURVES, Dale et al. **Neurosciences**. 6. ed. New York: Oxford University Press, 2018. Citado na página 65.

ROCŞOREANU A. GEORGESCU, N. Giurgiţeanu C. **The FitzHugh-Nagumo Model: Bifurcation and Dynamics**. [S.l.]: Springer Dordrecht, 2000. Citado 3 vezes nas páginas 21, 70 e 72.

ROENNEBERG, Till et al. Modeling biological rhythms. **Current Biology**, v. 18, n. 17, p. R816–R825, 2008. Citado na página 44.

SAHA, Arindam; FEUDEL, Ulrike. Extreme events in fitzhugh-nagumo oscillators coupled with two time delays. **Phys. Rev. E**, American Physical Society, v. 95, p. 062219, Jun 2017. Citado na página 113.

SANTANA, Luana et al. Transient dynamics and multistability in two electrically interacting FitzHugh–Nagumo neurons. **Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science**, v. 31, n. 5, p. 053107, 2021. Citado na página 21.

SANTOS, Juliana Vicente dos. **Dinâmica de redes de osciladores de Fitzhugh-Nagumo**. Dissertação (Mestrado) — Universidade do Estado de Santa Catarina (Udesc), 2013. Citado na página 21.

SEL’KOV, E. E. Self-oscillations in glycolysis 1. a simple kinetic model. **European Journal of Biochemistry**, v. 4, n. 1, p. 79–86, 1968. Citado na página 44.

STROGATZ, Steven H. **Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications to Physics, Biology, Chemistry and Engineering.** [S.l.]: Westview Press, 2015. Citado 13 vezes nas páginas 26, 30, 32, 36, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 73 e 74.

TEGNITSAP, JV Ngamsa; FOTSIN, Hilaire Bertrand. Multistability, transient chaos and hyperchaos, synchronization, and chimera states in wireless magnetically coupled vdpc1 oscillators. **Chaos, Solitons Fractals**, v. 158, p. 112056, 2022. ISSN 0960-0779. Citado na página 96.

TRAUB, Roger D et al. Gap junctions between interneuron dendrites can enhance synchrony of gamma oscillations in distributed networks. **Journal of Neuroscience**, v. 21, n. 23, p. 9478–9486, 2001. Citado na página 62.

ULBRICHT, Werner. Sodium channel inactivation: Molecular determinants and modulation. **Physiological Reviews**, v. 85, n. 4, p. 1271–1301, 2005. Citado na página 58.

WOLF, Alan et al. Determining lyapunov exponents from a time series. **Physica D: nonlinear phenomena**, v. 16, n. 3, p. 285–317, 1985. Citado 3 vezes nas páginas 49, 83 e 100.

YU, Dong et al. Synchronization mode transition induced by bounded noise in multiple time-delays coupled fitzhugh–nagumo model. **Chaos, Solitons Fractals**, v. 147, 2021. Citado na página 113.

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE SANTA CATARINA – UDESC
BIBLIOTECA UNIVERSITÁRIA
REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL

CENTRO DE CIÉNCIAS TECNOLÓGICAS – CCT

ATESTADO DE VERSÃO FINAL

Eu, CÉSAR MANCHEIN, professor(a) do curso de MESTRADO ACADÊMICO EM FÍSICA, declaro que esta é a versão final aprovada pela comissão julgadora da dissertação intitulada:
**“EFEITOS DO ACOPLAMENTO E DO FORÇAMENTO EXTERNO NA DINÂMICA
DE NEURÔNIOS DE FITZHUGH-NAGUMO”**
de autoria da acadêmica NÍVEA DANIELE BOSCO.

Joinville, 11 de setembro de 2025.

Assinatura digital do(a) orientador(a):

Documento assinado digitalmente

 CESAR MANCHEIN
Data: 11/09/2025 11:50:04-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

César Manchein