

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

**ANA LUÍZA BRAGA DE ALMEIDA**

**ESTUDO DA DINÂMICA DE UM MODELO DE NEURÔNIO DE HUBER-BRAUN A  
TEMPO DISCRETO**

**JOINVILLE**

**2025**

**ANA LUÍZA BRAGA DE ALMEIDA**

**ESTUDO DA DINÂMICA DE UM MODELO DE NEURÔNIO DE HUBER-BRAUN A  
TEMPO DISCRETO**

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

Orientador: Prof. César Manchein

**JOINVILLE**

**2025**

Ficha catalográfica elaborada pelo(a) autor(a),  
com auxílio do programa de geração automática da  
Biblioteca Setorial do CCT/UDESC

de Almeida, Ana Luíza Braga

Estudo da dinâmica de um modelo de neurônio de  
Huber-Braun a tempo discreto / Ana Luíza Braga de Almeida.  
- Joinville, 2025.

110 p. : il. ; 30 cm.

Orientador: Prof. César Manchein.

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

1. Dinâmica neuronal. 2. Modelo Huber-Braun. 3.  
Biofísica. 4. Mapas. 5. Multiestabilidade. I. Manchein,  
Prof. César. II. Universidade do Estado de Santa Catarina,  
Centro de Ciências Tecnológicas, Programa de Pós-Graduação  
em Física. III. Estudo da dinâmica de um modelo de neurônio  
de Huber-Braun a tempo discreto.

**ANA LUÍZA BRAGA DE ALMEIDA**

**ESTUDO DA DINÂMICA DE UM MODELO DE NEURÔNIO DE HUBER-BRAUN A  
TEMPO DISCRETO**

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

Orientador: Prof. César Manchein

**BANCA EXAMINADORA:**

Prof. Dr. César Manchein  
Universidade do Estado de Santa Catarina - UDESC/CCT  
(orientador/presidente)

Membros:

Prof. Dr. Holokx Abreu Albuquerque  
Universidade do Estado de Santa Catarina - UDESC/CCT

Prof. Dr. Julio César Sagás  
Universidade do Estado de Santa Catarina - UDESC/CCT

Profa. Dra. Carolini Costa Felicio  
Universidade Federal do Paraná - UFPR

Joinville, 29 de agosto de 2025



À minha avó, meu maior exemplo de força e coragem. O Alzheimer jamais será maior que o seu amor e a sua dedicação que guardo eternamente na minha memória.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço, em primeiro lugar, à minha família, meus pais Aluizio e Gracilene, minha tia Sara, meu irmão Thiago e minha avó Francisca. Obrigada pelo apoio incondicional, pelo incentivo constante e por acreditarem no meu potencial. Sou profundamente grata por todos os esforços e sacrifícios que realizaram para tornar este sonho possível.

Aos meus amigos da pós-graduação e da República Washington, Jéssica, Eloir e Pedro, pela amizade genuína e pelo companheirismo. Os momentos compartilhados no café da tarde, as risadas em meio ao caos das disciplinas e o apoio nas horas de incerteza tornaram esta jornada mais leve. Não poderia deixar de mencionar Salém, Nala e Geraldo, os gatos que, com sua presença silenciosa (ou não, no caso do Gerald), acompanharam-me no período em que morei na República.

Agradeço ao meu orientador, professor César Manchein, por suas sábias palavras nos momentos em que a escuridão permeava meus pensamentos, cujos conselhos levarei comigo ao longo da vida. Sou grata por instigar meu desenvolvimento como pesquisadora, por compartilhar generosamente seus conhecimentos e por revelar o quão fascinante pode ser o estudo de Sistemas Dinâmicos.

Por fim, registro meu reconhecimento ao apoio financeiro da UDESC e da CAPES, instituições que viabilizaram a realização desta pesquisa.

## RESUMO

Neste trabalho, investigamos o modelo de neurônio Huber–Braun discretizado (*Discrete Huber–Braun* — *DHB*) sob a perspectiva da Teoria dos Sistemas Dinâmicos Não-Lineares. Concebido como uma versão simplificada do modelo Hodgkin–Huxley (HH), o DHB preserva mecanismos essenciais da excitabilidade neuronal, ao mesmo tempo em que reduz substancialmente o custo computacional. O foco deste estudo recai sobre a identificação e caracterização de regimes dinâmicos por meio da variação sistemática de parâmetros, com o objetivo de elucidar o significado biofísico dos comportamentos observados. Para isso, empregam-se ferramentas numéricas e qualitativas, incluindo diagramas de bifurcação, cálculo de expoentes de Lyapunov e mapeamento do espaço de parâmetros. Os resultados revelam regiões de multiestabilidade, nas quais distintos atratores coexistem para valores idênticos de parâmetros. Esse fenômeno apresenta implicações funcionais relevantes para memória, processamento paralelo e alternância de padrões em redes neurais, mas também pode comprometer a confiabilidade do processamento de informações. A análise aqui desenvolvida reforça a relevância do modelo DHB para compreender as condições sob as quais comportamentos multiestáveis e caóticos emergem em sistemas neuronais, mesmo na ausência de acoplamento sináptico ou ruído externo. Este trabalho contribui para o estudo de modelos discretizados de neurônios biológicos, evidenciando seu potencial para a análise de comportamentos complexos em sistemas excitatórios.

**Palavras-chave:** Dinâmica neuronal. Modelo Huber-Braun. Biofísica. Mapas. Multiestabilidade.

## ABSTRACT

In this work, we investigate the discretized Huber–Braun neuron model (*Discrete Huber–Braun* — *DHB*) from the perspective of Nonlinear Dynamical Systems Theory. Conceived as a simplified version of the Hodgkin–Huxley (HH) model, the DHB formulation preserves essential mechanisms of neuronal excitability while substantially reducing computational cost. The focus of this study lies on the identification and characterization of dynamical regimes through a systematic variation of parameters, aiming to elucidate the biophysical significance of the observed behaviors. To this end, we employ both numerical and qualitative tools, including bifurcation diagrams, Lyapunov exponent calculations, and parameter space mapping. The results reveal regions of multistability, where distinct attractors coexist for identical parameter values. This phenomenon has important functional implications for memory, parallel processing, and pattern switching in neural networks, yet it may also compromise the reliability of information processing. The analysis presented here underscores the relevance of the DHB model for understanding the conditions under which multistable and chaotic behaviors emerge in neuronal systems, even in the absence of synaptic coupling or external noise. This work contributes to the study of discretized biological neuron models, highlighting their potential for analyzing complex behaviors in excitable systems.

**Keywords:** Neuronal dynamics. Huber–Braun model. Biophysics. Maps. Multistability.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – **Atrator de Hénon no espaço de fase bidimensional  $(x_t, y_t)$ .** A órbita é formada a partir da condição inicial  $\vec{x}_0 = \begin{bmatrix} 0,5 & 0,5 \end{bmatrix}^T$ ,  $a = 1,4$  e  $b = 0,3$ . (a)  $10^3$  iterações (b)  $10^4$  iterações. . . . . 27
- Figura 2 – **Gráficos "cobweb" para o mapa logístico.** Gráficos que descrevem a órbita do mapa logístico após 24 iterações. A função  $f(x) = \mu x(1 - x)$  é representada pela curva da cor preta, enquanto a função identidade  $x_{t+1} = x_t$  é ilustrada pela reta da cor azul. Os segmentos verticais e horizontais em vermelho mostram graficamente as iterações a partir da condição inicial  $x_0$ . (a) e (b) mantêm fixo  $\mu = 2,8$  e consideram, respectivamente, as condições iniciais  $x_0 = 0,5$  e  $0,1$ . Já (c) e (d) mantêm  $\mu = 0,9$  para  $x_0 = 0,5$  e  $0,7$ . . . . . 29
- Figura 3 – Retrato de fase do pêndulo simples. O gráfico mostra o campo vetorial do sistema no espaço de fases  $(\theta, \omega) \in \mathbb{R}^2$ . As curvas vermelhas correspondem a trajetórias fechadas, representando oscilações periódicas em torno do ponto de equilíbrio inferior, enquanto as curvas abertas representam rotações contínuas do pêndulo. As setas em azul indicam o campo vetorial, os pontos pretos correspondem aos pontos fixos estáveis e os pontos abertos a pontos fixos instáveis. A separatriz, que passa pelo ponto de equilíbrio instável no topo, delimita as regiões de oscilação e rotação, caracterizando a fronteira entre comportamentos qualitativamente distintos. . . . . 32
- Figura 4 – **Teorema de Hartman-Grobman.** A figura mostra que a vizinhança  $U$  e sua imagem  $H(U)$  são topologicamente equivalentes após a linearização local em torno do ponto fixo hiperbólico  $x^*$ . . . . . 38
- Figura 5 – **Estabilidade de um ponto fixo em um mapa.** Estabilidade de um ponto fixo em um mapa unidimensional. O painel (a) ilustra a convergência monotônica de uma órbita para o ponto fixo  $x^*$ , evidenciando sua estabilidade local. Pequenas perturbações iniciais  $x'_0 = x^* + \delta_0$  decrescem a cada iteração, de modo que  $|\delta_{t+1}| < |\delta_t|$ . O painel (b) mostra a divergência monotônica em torno do ponto fixo, caracterizando instabilidade local. Aqui, pequenas perturbações se amplificam a cada passo, com  $|\delta_{t+1}| > |\delta_t|$ , de modo que a trajetória se afasta de  $x^*$ . . . . 39
- Figura 6 – **Estabilidade de pontos fixos em mapas bidimensionais.** Representação esquemática de (a) Nó estável (b) Nó instável (c) Foco estável (d) Foco instável (e) Ponto de Sela (f) Centro. . . . . 43

Figura 7 –	<b>Estabilidade de Lyapunov.</b> O ponto fixo $x^*$ é estável no sentido de Lyapunov, ou seja, as trajetórias que se iniciam suficientemente próximas a $x^*$ permanecem em uma vizinhança limitada, sem necessariamente convergir para o ponto de equilíbrio. . . . .	44
Figura 8 –	<b>Estabilidade assintótica.</b> O ponto fixo $x^*$ é assintoticamente estável, por ser atrativo e estável no sentido de Lyapunov. . . . .	45
Figura 9 –	<b>Retrato de fase para o pêndulo simples e com amortecimento.</b> (a) retrato de fase para o pêndulo simples, cuja separatriz delimita a fronteira entre o regime de libração – movimento oscilatório limitado – e o regime de rotação, onde ocorrem voltas completas; (b) o amortecimento elimina a rotação sustentada e a separatriz conecta os pontos de sela instáveis aos pontos atrativos estáveis. . . . .	47
Figura 10 –	<b>Gráficos de iteração do mapa logístico para diferentes valores de <math>\mu</math>.</b> A figura mostra a evolução temporal de $x_n$ para a condição inicial $x_0 = 0,5$ . (a) $\mu = 0,9$ ; (b) $\mu = 2,8$ ; (c) $\mu = 3,3$ ; (d) $\mu = 3,82$ . . . . .	49
Figura 11 –	<b>Diagrama de bifurcação do mapa logístico.</b> À medida que o parâmetro de controle $\mu$ aumenta, observa-se a sequência de bifurcações por duplicação de período, indicando a perda de estabilidade dos ciclos periódicos e a transição para o regime caótico. . . . .	50
Figura 12 –	<b>Representação de multiestabilidade.</b> A figura ilustra um sistema dinâmico biestável. . . . .	51
Figura 13 –	<b>Representação dos principais tipos de atratores.</b> Em (a) Atrator pontual, (b) Atrator periódico, (c) Atrator quase-periódico (d) Atrator Estranho (Atrator de Lorenz). . . . .	53
Figura 14 –	<b>Autossimilaridade no Atrator Estranho do mapa de Hénon.</b> A trajetória é formada a partir da condição inicial $\vec{x}_0 = \begin{bmatrix} 0,5 & 0,5 \end{bmatrix}^T$ , o valor dos parâmetros $a = 1,4$ , $b = 0,3$ . (a) $5 \times 10^3$ iterações (b) $10^5$ iterações (c) $2 \times 10^6$ iterações (d) $4 \times 10^7$ iterações. . . . .	54
Figura 15 –	<b>Gráfico de série temporal para o mapa de Hénon.</b> As trajetórias são formadas a partir das condições iniciais $\vec{x}_0 = \begin{bmatrix} 0,5 & 0,5 \end{bmatrix}^T$ em azul e $\vec{x}_0 = \begin{bmatrix} 0,5 + 10^{-6} & 0,5 + 10^{-6} \end{bmatrix}^T$ em vermelho. (a) Trajetória de $x_t$ (b) Trajetória de $y_t$ , ambas para 100 iterações, $a = 1,4$ e $b = 0,3$ . . . . .	55
Figura 16 –	<b>Evolução de um volume no espaço de fase.</b> Representação da evolução de um volume esférico em torno de um ponto inicial $x_0$ . Depois de um tempo $t$ a esfera torna-se um elipsóide. . . . .	56

- Figura 17 – **Diagrama de bifurcação e expoente de Lyapunov do mapa logístico.** O diagrama superior em preto mostra os pontos assintóticos  $x_t$  em função de  $\mu$ , evidenciando bifurcações de período dobrado. A curva inferior em azul representa o expoente de Lyapunov  $\lambda$ , indicando regimes estáveis ( $\lambda < 0$ ) e caóticos ( $\lambda > 0$ ). As linhas verticais vermelhas sinalizam valores críticos de  $\mu$  correspondentes às bifurcações. . . . . 60
- Figura 18 – **Morfologia básica de um neurônio.** Em (a), os neurônios da região do hipocampo estão destacados em verde, enquanto as células gliais aparecem em vermelho, evidenciando a organização celular dessa região cerebral. Na representação (b), observa-se a morfologia típica do neurônio, composta pelo corpo celular, dendritos, axônio e terminais pré-sinápticos, essenciais para a condução e transmissão de sinais elétricos. 61
- Figura 19 – **Membrana plasmática.** Estrutura composta por duas camadas de fosfolipídios organizadas de modo que suas regiões hidrofóbicas (as caudas lipídicas) ficam voltadas para o interior da membrana, enquanto as regiões hidrofílicas (os grupos fosfato) permanecem em contato com os meios intra e extracelular. . . . . 62
- Figura 20 – **Ilustração do equilíbrio eletroquímico em uma célula seletivamente permeável ao íon  $K^+$ .** Os íons de sódio, potássio e cloro são representados, respectivamente, pelas partículas nas cores vermelha, preta e branca. Em (a) a força motriz existente é a gerada pelo gradiente de concentração. No quadro (b) o acúmulo de cargas de sinais opostos nas superfícies interna e externa da membrana originam um campo elétrico e, portanto, uma força elétrica. Em (c) ocorre o equilíbrio entre a força motriz química e elétrica e é a ação da Bomba de cálcio que mantém retorna o valor das concentrações de íon potássio e o potencial de repouso é estabelecido. Em (d) o sistema retorna ao estado do quadro (a). . . . . 66
- Figura 21 – **Configuração de uma membrana permeável a íons.** Representação esquemática de uma membrana biológica homogênea de espessura  $\delta$ . As faces interna e externa da membrana correspondem a  $x = 0$  e  $x = \delta$ , respectivamente. As concentrações do íon nas regiões adjacentes à membrana são indicadas por  $[C]_{in,0}$  (interna) e  $[C]_{ext,\delta}$  (externa), enquanto  $[C]_{in}$  e  $[C]_{ext}$  representam concentrações variáveis ao longo da membrana. . . . . 71

Figura 22 – <b>Estrutura do canal voltagem-dependente de sódio.</b> Representação esquemática do canal seletivo ao íon $\text{Na}^+$ , cuja abertura é regulada por variações no potencial de membrana. Em (a), observa-se a subunidade $\alpha$ , que formam quatro domínios homólogos (DI–DIV), cada um com seis segmentos transmembranares (S1–S6). O segmento S4 atua como sensor de voltagem e os segmentos S5–S6 formam o poro central. A subunidade $\beta$ em roxo exerce função moduladora. Em (b), destaca-se o filtro de seletividade P, responsável pela passagem preferencial de íons $\text{Na}^+$ . Em (c), apresenta-se os quatro domínios conectados pelas alças intracelulares e extracelulares que contribuem para os processos de ativação e inativação do canal. . . . .	75
Figura 23 – <b>Estados funcionais do canal de sódio voltagem-dependente.</b> Em (a) o canal encontra-se fechado, porém ativável. Em (b) o canal está ativo com a abertura induzida pela movimentação do segmento S4 (estrutura amarela). Em (c) o canal está aberto, mas inativo devido à alça de inativação que bloqueia fisicamente o poro. . . . .	76
Figura 24 – <b>Potencial de ação.</b> Variação temporal do potencial de membrana $V_m$ em resposta a um estímulo supralimiar. O processo inicia-se com a despolarização, decorrente da abertura dos canais de sódio voltagem-dependentes (VGSCs) e do conseqüente influxo de $\text{Na}^+$ . Em seguida, ocorre a repolarização, caracterizada pelo fechamento dos VGSCs e abertura dos canais de potássio voltagem-dependentes (VGKCs), promovendo o efluxo de $\text{K}^+$ . O período refratário absoluto corresponde ao intervalo em que novos potenciais de ação não podem ser gerados, seguido do período refratário relativo, no qual o limiar de excitação é temporariamente elevado. Por fim, observa-se a hiperpolarização, causada pela demora no fechamento dos VGKCs, antes da membrana retornar ao potencial de repouso. . . . .	78
Figura 25 – <b>Técnica de <i>Voltage-Clamp</i>.</b> Ilustração do experimento realizado com o axônio gigante da lula para o controle e registro das variações de potencial de membrana. . . . .	80



Figura 26 – <b>Circuito equivalente da membrana neuronal.</b> Representação esquemática do circuito equivalente proposto por Hodgkin e Huxley (HODGKIN; HUXLEY, 1952) para reproduzir o comportamento eletrofisiológico da membrana de um neurônio observado experimentalmente. À esquerda, ilustram-se os principais íons que atravessam a membrana ( $\text{Na}^+$ , $\text{K}^+$ e $\text{Cl}^-$ ) movendo-se através dos seus respectivos canais iônicos seletivos, representados pela correspondência de cores. À direita, apresenta-se o circuito correspondente: o capacitor $C_m$ representa a capacidade da membrana de armazenar cargas elétricas; as resistências $R_{\text{Na}}$ , $R_{\text{K}}$ e $R_l$ modelam a condutância específica dos canais de sódio, potássio e de vazamento (leak), respectivamente; e as fontes de potencial $V_{\text{Na}}$ , $V_{\text{K}}$ e $V_l$ correspondem aos potenciais de equilíbrio de cada íon, determinados pelas suas concentrações intra e extracelulares. A corrente $I_{\text{ext}}$ representa uma corrente externa aplicada experimentalmente. . . . .	81
Figura 27 – <b>Abertura do canal de sódio voltagem-dependente.</b> Três domínios ativadores devem estar simultaneamente ativos para permitir a abertura do poro. . . . .	83
Figura 28 – <b>Padrões de disparo neuronal.</b> (a) Padrão de disparo tônico (b) Padrão de disparo em rajadas. . . . .	88
Figura 29 – <b>Circuito equivalente HB.</b> O modelo HB acrescenta ao circuito equivalente de HH duas correntes iônicas adicionais, responsáveis pela modulação dos potenciais de ação do neurônio, ampliando as possibilidades de padrões de disparo possíveis. . . . .	90
Figura 30 – <b>Diagrama de regimes.</b> As cores representam diferentes regimes dinâmicos, em amarelo a dinâmica caótica, em preto regular, em ciano regiões de bifurcação e em vermelho divergência numérica. Em (a) diagrama $g_{\text{Na}} \times g_l$ e (b) diagrama $g_{\text{Na}} \times T$ . . . . .	94

- Figura 31 – **Diagrama de Lyapunov no espaço de parâmetros  $g_{Na} \times T$ .** O painel (a) apresenta o cálculo do maior expoente de Lyapunov  $\lambda_1$  para a varredura no sentido crescente de  $g_{Na}$  (*forward*), enquanto o painel (b) mostra o resultado obtido na varredura decrescente (*backward*). As cores indicam o valor de  $\lambda_1$  em cada ponto do espaço de parâmetros: o gradiente do branco ao preto representa valores negativos (comportamentos estáveis, associados a pontos fixos ou órbitas periódicas estáveis); o ciano indica  $\lambda_1 \approx 0$ , caracterizando condições de bifurcação; e a escala que vai do azul ao amarelo corresponde a  $\lambda_1 > 0$ , identificando regiões de dinâmica caótica. As áreas em vermelho indicam divergência numérica. As regiões destacadas por  $m_1$ ,  $m_2$  e  $m_3$  delimitam zonas de multiestabilidade, nas quais coexistem diferentes atratores para o mesmo conjunto de parâmetros. A comparação entre os painéis evidencia a sobreposição de áreas estáveis e caóticas, confirma a presença de múltiplas soluções atratoras no modelo DHB. . . . . 96
- Figura 32 – **Seleção de trajetória no espaço de parâmetros  $g_{Na} \times T$ .** A reta de varredura paramétrica atravessa as regiões  $m_1$  e  $m_2$ , sendo os pontos destacados os pares de parâmetros selecionados para análise detalhada. Os pontos destacados indicam pares de parâmetros escolhidos para investigação. . . . . 97
- Figura 33 – **Diagrama de bifurcação do potencial de membrana  $V_m$  em função do parâmetro  $T$ .** O painel (a) mostra a evolução do potencial de membrana  $V_m$  conforme o parâmetro  $T$  é variado ao longo da reta paramétrica definida na Fig. 32, para  $g_{Na} = 1,7$ . As trajetórias obtidas nos sentidos direto (*forward*, em vermelho) e inverso (*backward*, em azul) evidenciam a presença de regiões de multiestabilidade. Os painéis ampliados (b) e (c) correspondem às regiões destacadas em (a), revelando a coexistência de diferentes atratores, ciclos limites e comportamentos caóticos. O ponto A representa um ciclo limite estável de período 4. Em B, observa-se a coexistência entre dinâmica caótica (*forward*) e ciclo de período 3 (*backward*). Em C, o sistema sofre uma cascata de bifurcações *flip* (duplicação de período), culminando em caos. E em D, ocorre uma nova região de multiestabilidade com a coexistência de caos e um ciclo limite de período 5. . . . . 98

- Figura 34 – **Estruturas periódicas no espaço de parâmetros** ( $g_{Na}, T$ ). (a) Diagrama global do maior expoente de Lyapunov, com destaque para a região ampliada. (b) Ampliação intermediária evidenciando o aparecimento de regiões periódicas organizadas. (c) Ampliação detalhada mostrando estruturas do tipo *shrimps* (“camarões”), associadas a ilhas de periodicidade imersas em regiões caóticas, alinhadas segundo uma *windows street*. . . . . 100
- Figura 35 – **Diagrama de bifurcação do potencial de membrana  $V_m$  ao longo da reta inclinada da Fig. 34c.** O parâmetro  $g_{Na}$  foi variado sobre a reta  $T = -7,0875g_{Na} + 31,679$ , cruzando sucessivas estruturas periódicas do tipo camarão. Em E o período é 9, em F o período é 11 e em G o período é 13. . . . . 102
- Figura 36 – **“Olho” do caos (*eye of chaos*).** Em (a), observa-se uma região do espaço de parâmetros ( $g_{Na}, T$ ) do modelo DHB. A área delimitada pela caixa branca indica a região ampliada nas figuras (b) e (c), as quais revelam, com maior detalhe, a organização interna das estruturas do tipo “camarão” e a formação do chamado “olho do caos”. Essa configuração apresenta uma “pupila” central de comportamento caótico, circundada por domínios periódicos, evidenciando a transição entre dinâmicas regulares e caóticas. As fronteiras em azul delimitam curvas aproximadas de bifurcação. . . . . 103

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	<b>Órbita do mapa logístico.</b> A tabela apresenta a órbita do mapa logístico após 24 iterações. Considera-se $\mu = 2,8$ fixo para as condições iniciais $x_0 = 0,5$ e $x_0 = 0,1$ , respectivamente, e $\mu = 0,9$ fixo para $x_0 = 0,5$ e $x_0 = 0,7$ . . . . .	28
Tabela 2 –	<b>Órbita do mapa logístico variando <math>\mu</math>.</b> Órbita do mapa logístico após 24 iterações, considerando a condição inicial $x_0 = 0,5$ e diferentes valores de $\mu$ . . . . .	48
Tabela 3 –	<b>Exemplos de espectros de Lyapunov em sistemas contínuos quadridimensionais.</b> Os sinais dos expoentes de Lyapunov (+, – e 0) indicam, respectivamente, expansão, contração ou invariância infinitesimal de volumes no espaço de fases, permitindo a classificação qualitativa dos atratores. . . . .	59
Tabela 4 –	<b>Fases do potencial de ação.</b> Etapas do ciclo eletrofisiológico neuronal, destacando os principais eventos iônicos envolvidos. . . . .	78
Tabela 5 –	<b>Equações de estado do modelo Hodgkin-Huxley (HH).</b> Equações do potencial de membrana, das variáveis de ativação das subunidades dos canais iônicos e da inativação dos VGSCs. . . . .	85
Tabela 6 –	<b>Parâmetros do modelo de Hodgkin-Huxley.</b> Valores de referência utilizados para esse modelo. . . . .	86
Tabela 7 –	<b>Equações de estado do modelo Huber-Braun discreto (DHB).</b> Equações de estado do modelo HB em sua forma discretizada. . . . .	92
Tabela 8 –	<b>Parâmetros do modelo de Huber-Braun HB.</b> Valores de referência utilizados nesta pesquisa e por Huber e Braun et al (HUBER et al., 1997). . . . .	92

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

HH	Modelo Hodgkin–Huxley (Hodgkin–Huxley model)
HB	Modelo Huber–Braun (Huber–Braun model)
DHB	Modelo Huber–Braun discreto (Discrete Huber–Braun model)
VGIC	Canais iônicos voltagem-dependentes ( <i>Voltage-Gated Ion Channels</i> )
VGSC	Canal de sódio voltagem-dependente ( <i>Voltage-Gated Sodium Channel</i> )
VGPC	Canais de potássio voltagem-dependentes ( <i>Voltage-Gated Potassium Channels</i> )
VSD	Domínios sensores de voltagem (Voltage-Sensing Domains)
GHK	Equação de Goldman-Hodgkin-Katz ( <i>Goldman-Hodgkin-Katz equation</i> )
VGCC	Canais de cálcio voltagem-dependentes ( <i>Voltage-Gated Calcium Channels</i> )

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>18</b>
<b>2</b>	<b>FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA</b>	<b>21</b>
2.1	Contextualização histórica	21
2.2	Espaço de fase	24
2.3	Classificação dos Sistemas dinâmicos	24
2.3.1	Mapas	24
2.3.2	Fluxos	30
2.3.3	Sistemas lineares ou não lineares	33
2.3.4	Sistemas dissipativos ou conservativos	35
2.4	Estabilidade	37
2.4.1	Estabilidade Linear	38
2.4.2	Estabilidade de Lyapunov	44
2.4.3	Estabilidade Assintótica	45
2.4.4	Estabilidade Estrutural	46
2.5	Multiestabilidade	50
2.6	Atratores	51
2.7	Dependência às condições iniciais	55
<b>3</b>	<b>FISIOLOGIA DE UM NEURÔNIO</b>	<b>61</b>
3.1	Potencial de Repouso	64
3.1.1	Equação de Nernst-Planck	67
3.1.2	Equação de Nernst	69
3.1.3	Equação de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK)	70
3.2	Potencial de Ação	74
<b>4</b>	<b>MODELO DE NEURÔNIO HODGKING-HUXLEY</b>	<b>79</b>
<b>5</b>	<b>MODELO DE NEURÔNIO HUBER-BRAUN</b>	<b>87</b>
<b>6</b>	<b>RESULTADOS E DISCUSSÕES</b>	<b>93</b>
6.1	Materiais e métodos	93
6.2	Diagrama de regimes	93
6.3	Diagramas de Lyapunov e bifurcações	94
<b>7</b>	<b>Conclusão</b>	<b>104</b>
	Referências	105
	APÊNDICE A Solução EDO	110

## 1 INTRODUÇÃO

Desde a formulação das bases da Mecânica Clássica por Isaac Newton, cujas leis descrevem o movimento e interações dos corpos em condições específicas, diferentes formalismos matemáticos foram desenvolvidos para ampliar a compreensão da dinâmica e tratar de sistemas conservativos e não conservativos (TAYLOR, 2013).

Entretanto, a previsibilidade, outrora considerada uma característica intrínseca dos sistemas dinâmicos clássicos, passou a ser questionada pela comunidade científica. Um marco nesse processo foi o estudo do problema dos três corpos, no qual Henri Poincaré, ao final do século XIX, demonstrou a existência da sensibilidade às condições iniciais, quando pequenas variações no estado inicial do sistema resultam em trajetórias qualitativamente distintas no espaço de fase. A divergência exponencial dessas trajetórias inviabiliza a previsão detalhada de sua evolução temporal. Tal constatação ampliou os limites da Mecânica da época e instituiu novas perspectivas para o estudo de sistemas dinâmicos não lineares que apresentavam essa imprevisibilidade devido às propriedades intrínsecas do sistema (STROGATZ, 2015; MONTEIRO, 2006).

Como os métodos analíticos disponíveis à época mostraram-se insuficientes para investigações mais aprofundadas desses sistemas, novas descobertas só foram possíveis com o advento e a progressiva evolução dos computadores. Esse avanço permitiu a análise de um número crescente de equações não lineares e a identificação de padrões e comportamentos complexos antes inacessíveis. Assim, a modelagem de fenômenos se beneficia dos recursos computacionais por meio das simulações numéricas, nas quais novas hipóteses podem ser formuladas e comportamentos emergentes identificados, importantes para orientação e delineamento de experimentos (MOTTA; PAPPALARDO, 2013). Nesse contexto, surgiu a Teoria dos Sistemas Dinâmicos, que consolidou-se como um campo interdisciplinar cujas aplicações ultrapassam os domínios da Física, estendendo-se às Engenharias, à Química, à Biologia, à Economia e às Ciências Sociais (MONTEIRO, 2006).

Na Biologia, a modelagem matemática é uma ferramenta auxiliar para a compreensão de processos vitais. Ela abrange desde a propagação de doenças infecciosas, a dinâmica das interações ecológicas e a descrição fisiológica de sistemas internos de organismos vivos (ANDERSON; MAY, 2008; SINGH, 2023; FISCHER, 2008). Entre os diferentes enfoques da modelagem fisiológica, este trabalho destaca os modelos neuronais, amplamente utilizados na investigação dos mecanismos subjacentes ao processamento de informação no sistema nervoso e à geração de padrões dinâmicos provenientes da atividade eletroquímica (ZHANG; FENG, 2012).

Dentro desse cenário, o primeiro modelo biológico de neurônio com relevância descritiva na geração de impulsos elétricos foi desenvolvido na década de 1950 por Alan Hodgkin e Andrew Huxley, a partir de experimentos realizados com axônios de lulas gigantes (HODGKIN; HUXLEY, 1952). Trata-se de um modelo eletrofisiológico composto

por um sistema de quatro equações diferenciais não lineares, no qual são introduzidas variáveis de ativação e inativação para representar a dinâmica dos canais iônicos de sódio e potássio voltagem-dependentes. Devido à sua elevada precisão na reprodução quantitativa do potencial de ação real, o modelo Hodgkin-Huxley (HH) estabeleceu um marco conceitual na neurociência computacional, servindo como base para o desenvolvimento de diversos modelos neuronais subsequentes, como os de Traub (TRAUB; MILES, 1991), Huber-Braun (BRAUN et al., 1998), Morris-Lecar (MORRIS; LECAR, 1981) e FitzHugh-Nagumo (FITZHUGH, 1961; NAGUMO; ARIMOTO; YOSHIZAWA, 1962).

A escolha do modelo matemático mais apropriado para a investigação depende das características dinâmicas que se deseja analisar. Essa decisão envolve a consideração de diferentes escalas temporais, contemplando tanto mecanismos rápidos, como os canais responsáveis pela geração do potencial de ação, quanto processos mais lentos, como os canais que modulam as frequências dos pulsos elétricos (IZHIKECICH, 2004).

Como o modelo HH apresenta elevado custo computacional, uma vez que sua resolução requer a integração numérica de um sistema de equações diferenciais não lineares de ordem relativamente alta. A escolha do modelo de neurônio Huber-Braun (HB) para a base desta pesquisa justifica-se por sua fidelidade biológica aliada ao expressivo ganho computacional. Esse modelo considera uma simplificação eletrofisiológica que reduz o custo de simulação, mas preserva os mecanismos fundamentais de excitabilidade neuronal necessários para reproduzir o regime de disparo tônico, característico do modelo Hodgkin-Huxley (HH). A correspondência direta entre os parâmetros do modelo e as grandezas fisiológicas mensuráveis também constitui um aspecto essencial para a interpretação biológica dos resultados obtidos nesta pesquisa (BEULER et al., 2017).

Outro diferencial do modelo Huber-Braun (HB) reside na inclusão de correntes iônicas de dinâmica lenta, as quais possibilitam a ocorrência do regime de disparo em rajadas (*bursting*), um padrão de atividade característico dos neurônios termossensíveis ao frio em mamíferos (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016). Com o intuito de descrever de forma mais fiel a dinâmica desses neurônios específicos, o modelo HB ainda considera explicitamente a dependência da temperatura em suas equações, um fator antes considerado apenas implicitamente na formulação original do modelo HH dentre os valores constantes.

Embora o modelo Huber-Braun (HB) apresente vantagens significativas em termos de simplificação e fidelidade biológica, o estudo de redes neuronais e de fenômenos coletivos pode se beneficiar de abordagens ainda mais eficientes. Alguns estudos demonstraram que mapas discretos de neurônios constituem modelos fenomenológicos consistentes para representar a dinâmica neuronal, oferecendo uma alternativa conceitual e computacionalmente mais viável aos modelos contínuos (IZHIKECICH, 2004; TANAKA et al., 2006; RULKOV, 2002).

Assim, para a investigação das dinâmicas associadas à excitação neuronal, o presente trabalho adota uma versão discretizada do modelo Huber-Braun (DHB) (HE et al., 2023)



e concentra-se na análise e caracterização dos regimes dinâmicos desse modelo, utilizando a variação de parâmetros como ferramenta principal. Esta pesquisa visa aplicar a Teoria dos Sistemas Dinâmicos para correlacionar os padrões emergentes do modelo com seus respectivos significados biofísicos.

Para a consecução deste objetivo, foram realizadas simulações numéricas e análises qualitativas com o intuito de mapear regiões de estabilidade e instabilidade no espaço de parâmetros, identificar os pontos de bifurcação entre os distintos padrões dinâmicos e as regiões do espaço de parâmetros que apresentam comportamento multiestável.

Assim, para garantir uma compreensão ampla e progressiva, este trabalho desdobra-se em capítulos sequenciais. O próximo capítulo é dedicado à fundamentação teórica sobre a Teoria dos Sistemas Dinâmicos, abordando conceitos essenciais como espaço de fase, classificação dos sistemas, estabilidade, multiestabilidade, caracterização de atratores e quantificação da sensibilidade às condições iniciais por meio dos expoentes de Lyapunov. O Capítulo 3 discute a eletroquímica e biofísica da dinâmica neuronal, examinando os aspectos morfológicos e eletrofisiológicos de um neurônio, com ênfase nos conceitos de potencial de repouso e potencial de ação. O Capítulo 4 apresenta as equações do modelo Hodgkin-Huxley (HH). O Capítulo 5 é dedicado ao modelo de Huber-Braun (HB), detalhado em suas versões contínua e discretizada no tempo. O Capítulo 6 é reservado à apresentação dos diagramas e à discussão aprofundada dos resultados obtidos. Por fim, o Capítulo 7 sintetiza os resultados e as principais contribuições desta pesquisa.

## 2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

O objetivo desta seção é fornecer uma base teórica sólida que permita, nos capítulos posteriores, a análise rigorosa do modelo DHB e conexões claras entre a teoria e os fenômenos dinâmicos observados. Inicialmente, é feita uma breve contextualização histórica da Teoria dos Sistemas Dinâmicos, destacando sua evolução e relevância para o estudo de fenômenos que apresentam não linearidade em suas equações. Em seguida, são introduzidos os conceitos fundamentais que sustentam a abordagem adotada, incluindo: representação no espaço de fases, distinção entre sistemas contínuos e discretos, papel da não linearidade nas equações de evolução temporal, diferenças entre sistemas dissipativos e conservativos, classificação de atratores, sensibilidade às condições iniciais, cálculo e interpretação de expoentes de Lyapunov, bem como a utilização de diagramas de bifurcação e mapeamento de espaços de parâmetros.

### 2.1 CONTEXTUALIZAÇÃO HISTÓRICA

O astrônomo e físico Galileu Galilei (1564-1642), em sua obra *Il Saggiatore* (O Ensaaiador), defendeu que “o universo está escrito na linguagem matemática”. Essa concepção rompeu com o paradigma aristotélico então vigente, segundo o qual os argumentos filosóficos eram tidos como suficientes para a explicação do movimento dos corpos. Ao enfatizar a observação sistemática, a experimentação e a formulação matemática, Galileu estabeleceu fundamentos que viriam a orientar o desenvolvimento da ciência moderna (TIPLER; MOSCA, 2009; GALILEI, 1996).

Essa concepção foi consolidada por Isaac Newton (1643–1727) em 1687 com a publicação de sua obra *Philosophiae Naturalis Principia Mathematica* (Princípios Matemáticos da Filosofia Natural). Nesses documentos, Newton formulou as leis do movimento, apresentou a teoria da gravitação universal e estabeleceu as bases do cálculo infinitesimal. A partir desses princípios, forneceu uma justificativa teórica rigorosa para as leis empíricas do movimento planetário propostas por Johannes Kepler entre 1609 e 1619 (STROGATZ, 2015).

Isaac Newton explicou, com notável precisão, as trajetórias dos planetas e de outros corpos celestes ao demonstrar que o movimento da Terra ao redor do Sol decorre da ação de uma força universal, proporcional ao produto das massas e inversamente proporcional ao quadrado da distância que as separa (TIPLER; MOSCA, 2009). Essa sistematização além de explicar o movimento celeste, também consolidou a visão de que a natureza poderia ser descrita por modelos matemáticos de validade universal, viabilizando a previsão analítica da evolução temporal de outros sistemas físicos.

A partir dos experimentos de Galileu, da sistematização teórica de Newton e das formulações mais gerais introduzidas por Lagrange, Hamilton e outros estudiosos dos séculos XVIII e XIX, consolidou-se a base conceitual e formal do que hoje se denomina

Mecânica Clássica, ramo da Física dedicado à descrição do movimento dos corpos e das causas que o produzem, desde que não envolvam velocidades relativísticas ou escalas subatômicas (TAYLOR, 2013). Essa estrutura teórica, embora notavelmente bem-sucedida em uma vasta gama de aplicações, mostrou-se limitada na análise de sistemas modelados por equações não lineares. Essas limitações, evidenciadas já no final do século XIX, motivaram investigações pioneiras sobre a previsibilidade e a estabilidade de soluções (ALLIGOOD; SAUER; YORKE, 1996).

Esse impasse teórico repercutiu principalmente no chamado problema dos três corpos, um arranjo aparentemente simples, somente adicionar um terceiro corpo ao sistema de atração gravitacional estudado por Newton, fomentou intensos questionamentos sobre a abordagem dos métodos analíticos na descrição de certos sistemas dinâmicos. Gerações sucessivas de físicos e matemáticos dedicaram-se à busca por uma solução exata para esse problema, que mostrou-se não admitir uma solução analítica geral (MONTEIRO, 2006).

Nesse contexto, o matemático francês Henri Poincaré publicou entre 1892 e 1899 seus estudos intitulados *Les Méthodes Nouvelles de la Mécanique Céleste* (Os novos métodos da mecânica celeste). No terceiro e último volume da sua obra, introduziu o conceito de soluções irregulares, cuja evolução não pode ser descrita por fórmulas fechadas nem por séries convergentes, e propôs uma abordagem qualitativa e geométrica baseada no estudo global das trajetórias no espaço de fases (POINCARÉ, 1899). Assim, em vez de buscar soluções exatas para prever posições futuras com precisão absoluta, passou a investigar questões como a estabilidade do sistema solar a longo prazo e a possibilidade de que planetas eventualmente escapassem de suas órbitas (ALLIGOOD; SAUER; YORKE, 1996). As técnicas geométricas e topológicas por ele desenvolvidas são fundamentais na análise de sistemas dinâmicos não lineares e constituem as bases conceituais da moderna Teoria dos Sistemas Dinâmicos, razão pela qual Poincaré é reconhecido como o “pai da dinâmica não linear” (LAYEK, 2015).

Ainda no final do século XIX, o matemático russo Aleksandr Lyapunov trouxe contribuições fundamentais ao estudo desses sistema, ao formular uma definição rigorosa de estabilidade e desenvolver a Função de Lyapunov, além de publicar seu teorema e a técnica dos expoentes de Lyapunov para a quantificação da sensibilidade em sistemas dinâmicos (LAYEK, 2015).

No entanto, as ideias inovadoras de Henri Poincaré permaneceram relativamente pouco exploradas pela comunidade científica até a década de 1960. Esse atraso pode ser atribuído, em parte, à emergência de outras teorias fundamentais no início do século XX, como a Teoria da Relatividade, formulada em 1905, e a Mecânica Quântica, desenvolvida a partir de 1925, bem como às dificuldades técnicas associadas à resolução analítica de sistemas não lineares (TAYLOR, 2013).

Houve, contudo, exceções notáveis durante o período em que as ideias de Poincaré foram pouco exploradas. Na década de 1920, os matemáticos franceses Pierre Fatou e

Gaston Julia investigaram a dinâmica de funções analíticas no plano complexo e observaram comportamentos caóticos em determinados conjuntos que mais tarde ficaram conhecidos como conjuntos de Julia. Em 1927, o matemático norte-americano George David Birkhoff adotou e expandiu a abordagem qualitativa introduzida por Poincaré, aplicando-a ao estudo de sistemas discretos. Birkhoff argumentava que esse método representava uma via mais simples e eficaz para compreender o comportamento dinâmico de equações diferenciais (DEVANEY, 2022).

Já na década de 1960, o matemático americano Stephen Smale revisitou as variedades estáveis e instáveis de Poincaré sob a ótica da iteração, demonstrando, por meio da construção hoje conhecida como "ferradura de Smale", que o comportamento caótico podia ser efetivamente compreendido e analisado.

Com o advento dos computadores, tornou-se possível alcançar uma compreensão mais ampla dos fenômenos, sendo essa ferramenta decisiva para a consolidação da área de Sistemas Dinâmicos Não Lineares (DEVANEY, 2022). Em 1963, Edward Lorenz, meteorologista do MIT e ex-orientando de doutorado de Birkhoff, demonstrou que sistemas descritos por equações diferenciais relativamente simples poderiam exibir comportamentos altamente imprevisíveis, similares aos identificados por Poincaré décadas antes (DEVANEY, 2022). Durante suas investigações sobre convecção atmosférica, ao realizar simulações numéricas em um computador rudimentar, Lorenz observou que pequenas variações, oriundas do arredondamento de valores iniciais, resultavam em trajetórias divergentes. Posteriormente, em 1972, ao apresentar a palestra intitulada “Previsibilidade: O bater de asas de uma borboleta no Brasil provoca um tornado no Texas?”, Lorenz popularizou essa ideia, que passou a ser conhecida como o “efeito borboleta” (LAYEK, 2015).

Embora os fundamentos da Teoria dos Sistemas Dinâmicos tenham com base a Mecânica Clássica, muitas das questões fundamentais dessa área só puderam ser efetivamente abordadas com o advento da computação moderna. Esses avanços impulsionaram investigações em diversas áreas do conhecimento. Por exemplo, o ecólogo Robert May demonstrou que processos iterativos simples, como modelos populacionais, podem gerar comportamentos caóticos. Paralelamente, o físico Mitchell Feigenbaum, fundamentando-se em trabalhos anteriores de Stephen Smale, identificou constantes universais que caracterizam a transição para o caos em sistemas dinâmicos (DEVANEY, 2022).

Estudos sobre a órbita de Plutão e o ritmo cardíaco humano revelaram padrões caóticos análogos aos fluxos turbulentos em fluidos, investigados por Harry Swinney e Jerry Gollub. No âmbito matemático, John Guckenheimer e Robert Williams aplicaram a teoria dos atratores estranhos para descrever os fenômenos observados por Lorenz. Ademais, conceitos como dinâmica simbólica e teoria das bifurcações mostraram-se fundamentais para a análise aprofundada de sistemas não lineares (DEVANEY, 2022). Desse modo, a Teoria dos Sistemas Dinâmicos destaca-se pela interdisciplinaridade e relevância como ferramenta para a compreensão de fenômenos marcados por comportamentos não lineares

(STROGATZ, 2015).

## 2.2 ESPAÇO DE FASE

Um conceito central tanto na Mecânica Clássica quanto na Teoria dos Sistemas Dinâmicos é o espaço de fase, também denominado espaço de estados ou espaço das variáveis. Na Mecânica Clássica, segundo o formalismo hamiltoniano, para um sistema com  $d$  graus de liberdade, o espaço de fase é tipicamente um espaço  $2d$ -dimensional, em que cada ponto é definido pelas coordenadas generalizadas  $\vec{q} = (q^{(1)}, \dots, q^{(d)})$  e pelos momentos conjugados  $\vec{p} = (p^{(1)}, \dots, p^{(d)})$ . Dessa forma, o estado completo do sistema em um dado instante é representado por um ponto  $(\vec{q}, \vec{p})$  nesse espaço (TAYLOR, 2013). Alternativamente, no formalismo lagrangiano, os momentos conjugados podem ser substituídos pelas velocidades generalizadas  $\dot{\vec{q}}$ , mantendo a descrição do estado do sistema (TAYLOR, 2013).

De maneira ampla, considerando a análise de sistemas dinâmicos em diferentes domínios científicos, o espaço de fase é um espaço vetorial  $\mathbb{R}^d$ , onde  $d$  corresponde à dimensão do sistema. Cada ponto nesse espaço representa um estado possível do sistema em um dado instante  $t$  de tempo e é descrito por um vetor de variáveis de estado  $\vec{x}_t = (x_t^{(1)}, \dots, x_t^{(d)})$  (MONTEIRO, 2006). Portanto, o espaço de fase constitui o domínio matemático no qual os vetores de estado, que caracterizam a evolução temporal do sistema, estão localizados.

O percurso seguido pelos estados no espaço de fase, a partir de uma condição inicial  $\vec{x}_0$ , é comumente denominado trajetória ou órbita, representada por  $\mathcal{O}(\vec{x}_0)$ . Na prática, costuma-se gerar um conjunto limitado de trajetórias e representá-las graficamente no espaço de fase, resultando no que é conhecido como retrato de fase (AGUIRRE, 2023). Essa representação gráfica configura uma ferramenta essencial para a elucidação do comportamento dinâmico do sistema, proporcionando uma compreensão qualitativa e intuitiva dos fenômenos.

## 2.3 CLASSIFICAÇÃO DOS SISTEMAS DINÂMICOS

Um sistema pode ser definido como um conjunto de objetos inter-relacionados, cuja interação é regida por um fenômeno de causa e efeito. Esse sistema é considerado dinâmico quando uma grandeza que caracteriza um ou mais de seus elementos varia ao longo do tempo (MONTEIRO, 2006).

### 2.3.1 Mapas

De acordo com a natureza da variável temporal, os sistemas dinâmicos podem ser classificados em sistemas de tempo contínuo ou de tempo discreto. Nos sistemas dinâmicos discretos, a evolução do estado ocorre em instantes definidos, geralmente representados

por números inteiros não negativos. A dinâmica desses sistemas é descrita por equações de diferença, cujo conjunto é denominado mapa. O mapa é responsável por determinar a transformação do estado do sistema a cada iteração, também chamada de passo, definindo assim a trajetória do sistema no espaço de estados ao longo do tempo (MONTEIRO, 2006).

O estado de um sistema dinâmico discreto multidimensional pode ser descrito por um vetor  $\vec{x}_{t+1}$  em um espaço de dimensão  $d$ , cuja evolução é determinada por um mapa  $\vec{F}$ , expresso por: (AGUIRRE, 2023)

$$\vec{x}_{t+1} = \vec{F}(\vec{x}_t). \quad (1)$$

Nessa representação, têm-se que,  $\vec{x}_t \in \mathbb{R}^d$  denota o vetor de estado no instante  $t$ , ou seja,  $\vec{x}_t = \begin{bmatrix} x_t^{(1)} & x_t^{(2)} & \dots & x_t^{(d)} \end{bmatrix}^T$ . Cada índice  $(1), (2), \dots, (d)$  indica uma variável de estado, ou componente do vetor  $\vec{x}_t$ , dessa forma,  $x_t^{(1)}$  é a primeira variável de estado do sistema no instante  $t$ ,  $x_t^{(2)}$  a segunda e  $x_t^{(d)}$  a  $d$ -ésima variável. Nota-se que a dimensão do sistema dinâmico está diretamente relacionada com a quantidade de variáveis de estado.

O vetor  $\vec{F}$  é o mapa composto por funções que dependem das variáveis de estado e governam a evolução do sistema. Assim,  $\vec{F}$  pode ser reescrito como:

$$\vec{F}(\vec{x}_t) = \begin{bmatrix} f_{(1)}(\vec{x}_t) \\ f_{(2)}(\vec{x}_t) \\ \vdots \\ f_{(d)}(\vec{x}_t) \end{bmatrix}.$$

O vetor  $\vec{x}_{t+1}$  representa o vetor de estados do sistema, no instante discreto, seguinte a  $t$ . Esse vetor tem a seguinte forma:

$$\vec{x}_{t+1} = \begin{bmatrix} x_{t+1}^{(1)} \\ x_{t+1}^{(2)} \\ \vdots \\ x_{t+1}^{(d)} \end{bmatrix}.$$

De maneira detalhada, o sistema discreto multidimensional representado na Eq. (1) pode ser reescrito como:

$$\begin{cases} x_{t+1}^{(1)} = f_{(1)}(x_t^{(1)}, \dots, x_t^{(d)}) \\ x_{t+1}^{(2)} = f_{(2)}(x_t^{(1)}, \dots, x_t^{(d)}) \\ \vdots \\ x_{t+1}^{(d)} = f_{(d)}(x_t^{(1)}, \dots, x_t^{(d)}) \end{cases} \quad (2)$$

O tempo  $t$  é denominado índice da iteração ou passo do mapa. Para exemplificar, dada uma condição inicial  $(x_0^{(1)}, x_0^{(2)}, \dots, x_0^{(d)})$ , obtém-se o estado seguinte quando  $t = 0$

(primeira iteração), isto é,  $\vec{x}_{0+1} = \vec{x}_1 = \vec{F}(\vec{x}_0)$ . Em seguida, para  $t = 1$  (segunda iteração), o estado é determinado por  $\vec{x}_{1+1} = \vec{x}_2 = \vec{F}(\vec{x}_1)$ .

Dessa forma, a função  $\vec{F}$  pode ser compreendida como uma regra que, ao ser aplicada a um estado inicial, gera um novo estado. Este, por sua vez, torna-se a entrada para a próxima aplicação da mesma função. A repetição iterativa desse procedimento, conforme o número de iterações definido, origina uma sequência de estados que juntos representam a trajetória do sistema no espaço de fase (MONTEIRO, 2006).

Em notação, esse processo pode ser representado como:

- $\vec{x}_0 \rightarrow$  condição inicial;
- $\vec{x}_1 = \vec{F}^1(\vec{x}_0) \rightarrow$  primeira iteração de  $\vec{f}(\vec{x}_0)$ ;
- $\vec{x}_2 = \vec{F}(\vec{x}_1) = \vec{F}(\vec{F}(\vec{x}_0)) = \vec{F}^2(\vec{x}_0) \rightarrow$  segunda iteração de  $\vec{F}(\vec{x}_0)$ ;
- $\vec{x}_3 = \vec{F}(\vec{x}_2) = \vec{F}(\vec{F}(\vec{F}(\vec{x}_0))) = \vec{F}^3(\vec{x}_0) \rightarrow$  terceira iteração de  $\vec{F}(\vec{x}_0)$ ;
- $\vec{x}_{t+1} = \vec{F}(\vec{x}_t) = \vec{F}^{t+1}(\vec{x}_0) \rightarrow (t+1)$ -ésima iteração de  $\vec{f}(\vec{x}_0)$ .

A sequência de estados gerada pela iteração do mapa  $\vec{F}$  a partir de uma condição inicial é denominada órbita ( $\mathcal{O}$ ) do sistema. Nesse contexto, a órbita corresponde a uma sequência de pontos  $\{\vec{X}_t\}_{t \in \mathbb{Z}}$  no espaço de fases, reunindo todos os estados que o sistema visitará ao longo do tempo a partir da condição inicial escolhida. Para sistemas dinâmicos discretos, uma órbita pode ser representada como

$$\mathcal{O}(\vec{x}_0) = \{\vec{x}_0, \vec{x}_1, \vec{x}_2, \dots, \vec{x}_{t+1}\}. \quad (3)$$

Um exemplo de mapa multidimensional de dimensão  $d = 2$  é o mapa de Hénon, descrito por:

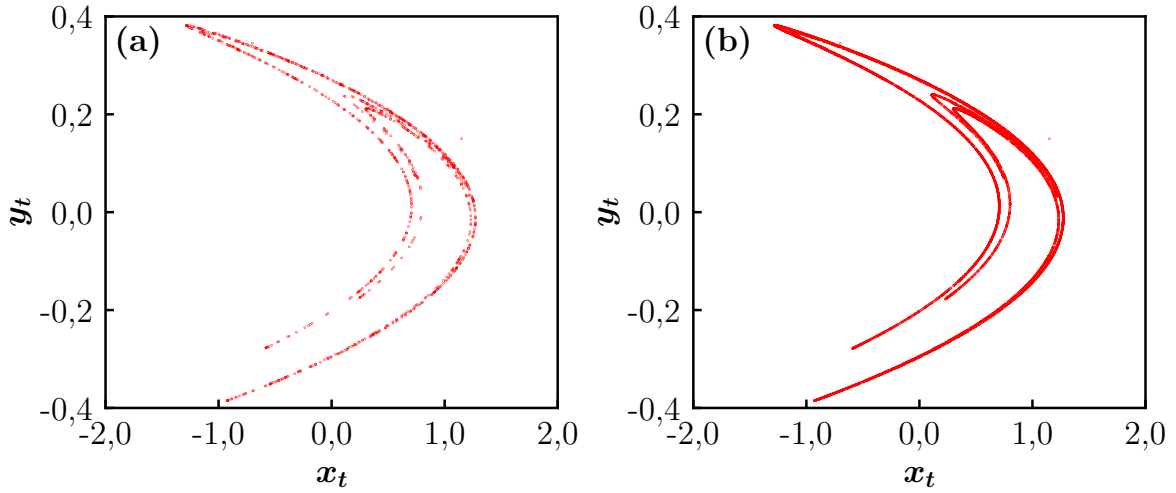
$$\begin{cases} x_{t+1} = 1 - ax_t^2 + y_t \\ y_{t+1} = bx_t \end{cases}, \quad (4)$$

em que  $a$  e  $b$  são parâmetros do sistema. Escolhendo as condições iniciais  $\vec{x}_0 = \begin{bmatrix} x_0 & y_0 \end{bmatrix}^T = \begin{bmatrix} 0,5 & 0,5 \end{bmatrix}^T$  e os parâmetros  $a = 1,4$  e  $b = 0,3$ , tem-se que as sucessivas iterações são:

$$\begin{cases} x_1 = 1 - 1,4x_0^2 + y_0 = 1,15 \\ y_1 = 0,3x_0 = 0,15 \end{cases}, \quad \begin{cases} x_2 = 1 - 1,4x_1^2 + y_1 = -0,702 \\ y_2 = 0,3x_1 = 0,345 \end{cases}, \dots$$

A seguir, é apresentado o espaço de fase do mapa de Henón, cujos pontos que compõem a órbita são visíveis na cor vermelha. Mais detalhes sobre esse mapa serão abordados ao longo das seções deste capítulo.

**Figura 1 – Atrator de Hénon no espaço de fase bidimensional  $(x_t, y_t)$ .** A órbita é formada a partir da condição inicial  $\vec{x}_0 = [0,5 \ 0,5]^T$ ,  $a = 1,4$  e  $b = 0,3$ . (a)  $10^3$  iterações (b)  $10^4$  iterações.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Um exemplo de mapa unidimensional ( $d = 1$ ) é o mapa logístico, que pode ser escrito da seguinte forma:

$$x_{t+1} = \mu x_t(1 - x_t). \quad (5)$$

Nesse modelo  $x_t \in [0, 1]$  e representa a densidade populacional normalizada no instante  $t$ . O parâmetro  $\mu \in [0, 4]$  modela a taxa de crescimento do sistema. O termo  $(1 - x_t)$  impõe um limite ao crescimento, inserido para refletir o efeito da competição por recursos finitos.

Algumas órbitas associadas ao mapa logístico são apresentadas na Tabela 1. Observa-se que, para  $\mu = 2,8$ , independentemente das condições iniciais consideradas, os valores da órbita aumentam gradualmente e convergem para um valor fixo, caracterizando um comportamento assintoticamente estável. Esse regime pode ser interpretado como um estado de equilíbrio dinâmico entre o crescimento populacional e a disponibilidade de recursos. Em contraste, para  $\mu = 0,9$ , as iterações decrescem progressivamente até atingir o valor nulo, o que também corresponde a um regime estável. Todavia, nesse caso, a interpretação ecológica indica uma tendência à extinção populacional, resultante da insuficiência da taxa de crescimento para compensar as perdas, ainda que os recursos permaneçam disponíveis.



**Tabela 1 – Órbita do mapa logístico.** A tabela apresenta a órbita do mapa logístico após 24 iterações. Considera-se  $\mu = 2,8$  fixo para as condições iniciais  $x_0 = 0,5$  e  $x_0 = 0,1$ , respectivamente, e  $\mu = 0,9$  fixo para  $x_0 = 0,5$  e  $x_0 = 0,7$ .

$t$	$\mu = 2,8$	$\mu = 2,8$	$\mu = 0,9$	$\mu = 0,9$
0	0,500000	0,100000	0,500000	0,700000
1	0,700000	0,252000	0,225000	0,189000
2	0,588000	0,527162	0,156938	0,137979
3	0,678317	0,698213	0,119077	0,107227
4	0,610969	0,592293	0,094408	0,083432
5	0,665521	0,676026	0,076946	0,064837
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$
20	0,642037	0,642037	0,009676	0,001277
21	0,643511	0,643511	0,008624	0,000907
22	0,642332	0,642332	0,007695	0,000645
23	0,643276	0,643276	0,006872	0,000459
24	0,642521	0,642521	0,006142	0,000327

Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Essa análise foi conduzida considerando duas abordagens complementares: a variação das condições iniciais, mantendo o parâmetro  $\mu$  fixo, e a variação do próprio parâmetro  $\mu$ . Mudanças qualitativas no comportamento de sistemas dinâmicos podem ser investigadas por ambas as perspectivas. A análise baseada nas condições iniciais permite compreender como pequenas perturbações podem afetar significativamente a evolução do sistema, sendo fundamental para a identificação de atratores e para a avaliação da estabilidade local.

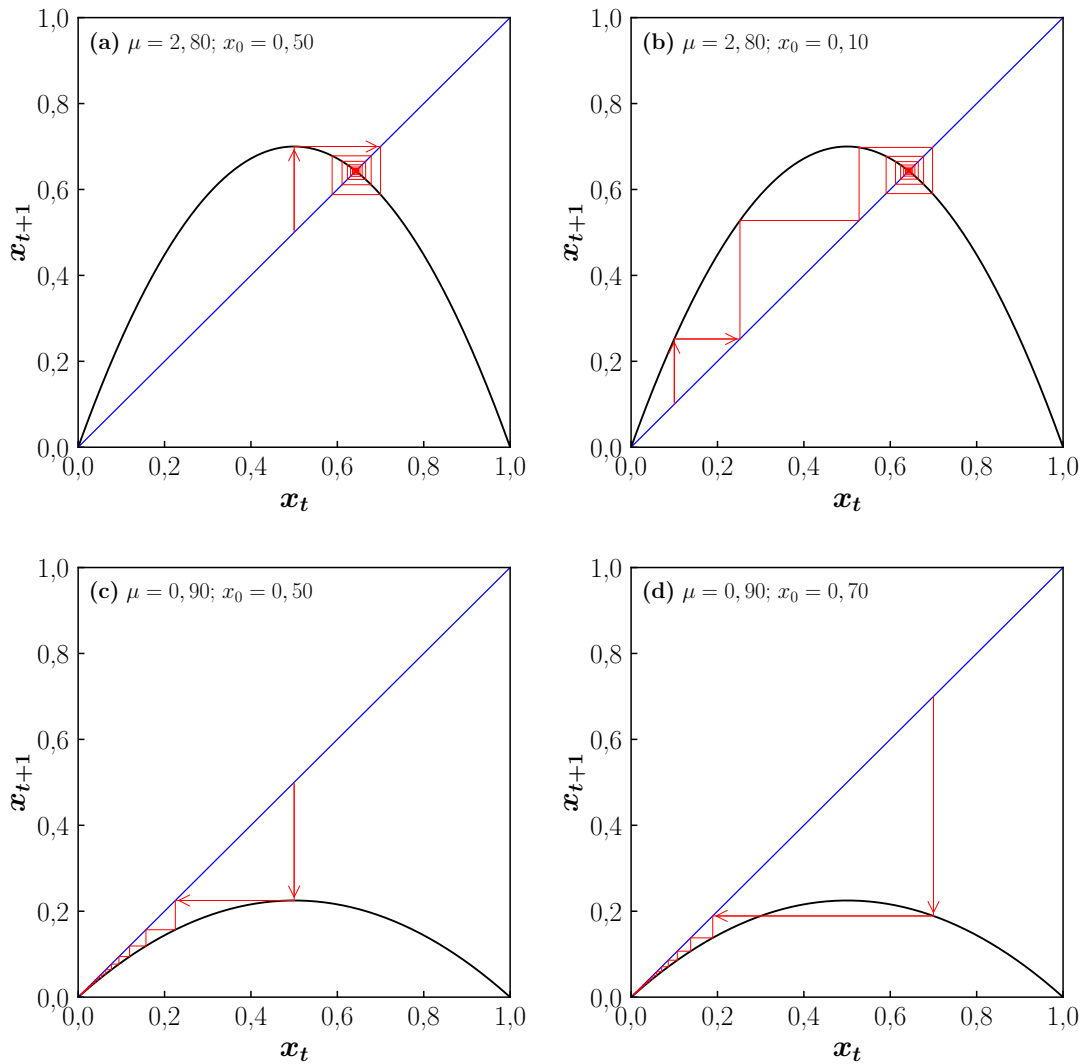
No caso do mapa logístico, ao fixar  $\mu = 3,57$ , o sistema encontra-se em regime caótico. Nessa condição, pequenas variações nas condições iniciais, como entre  $x_0 = 0,5000$  e  $x_0 = 0,5001$ , conduzem a trajetórias que rapidamente divergem, evidenciando a sensibilidade exponencial às condições iniciais, uma das características fundamentais do caos determinístico. Nesse caso, apesar dessa divergência entre trajetórias individuais, a estrutura global permanece qualitativamente semelhante.

Por outro lado, a análise paramétrica está associada ao estudo de bifurcações, nas quais variações nos parâmetros do sistema podem induzir transições estruturais no retrato de fases. Em suma, a análise das condições iniciais está relacionada à estabilidade local, enquanto a análise paramétrica aborda a estabilidade estrutural em nível global.

Para mapas unidimensionais, como o mapa logístico, a estrutura geométrica formada no espaço de fases é pouco informativa, portanto, em tais casos, é interessante recorrer a outras ferramentas gráficas, como diagramas de iteração, séries temporais ou diagramas de bifurcação, a fim de investigar o comportamento dinâmico do sistema. A seguir é apresentado o diagrama de iteração para o mapa logístico, também chamado de diagrama

de teia de aranha ou *cobweb*, os valores utilizados são os mesmos da Tabela 1.

**Figura 2 – Gráficos "cobweb" para o mapa logístico.** Gráficos que descrevem a órbita do mapa logístico após 24 iterações. A função  $f(x) = \mu x(1 - x)$  é representada pela curva da cor preta, enquanto a função identidade  $x_{t+1} = x_t$  é ilustrada pela reta da cor azul. Os segmentos verticais e horizontais em vermelho mostram graficamente as iterações a partir da condição inicial  $x_0$ . (a) e (b) mantêm fixo  $\mu = 2,8$  e consideram, respectivamente, as condições iniciais  $x_0 = 0,5$  e  $0,1$ . Já (c) e (d) mantêm  $\mu = 0,9$  para  $x_0 = 0,5$  e  $0,7$ .



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Na figura acima, a curva da cor preta representa a função  $f(x) = \mu x(1 - x)$ , enquanto a reta da cor azul corresponde à função identidade  $x_{t+1} = x_t$ . A partir de uma condição inicial  $x_0$ , os segmentos verticais e horizontais em vermelho mostram graficamente as iterações sucessivas da função.

O estágio inicial da evolução dinâmica de um sistema, no qual seu comportamento ainda não alcançou o regime estacionário, é denominado **transiente**. Em contrapartida, após o transiente, os pontos nos quais o sistema permanece invariável ao longo do tempo,

como ilustrado na Fig. 2, em  $x_t \approx 0,6429$  para  $\mu = 2,8$  e  $x_t \approx 0$  para  $\mu = 0,9$ , são identificados como pontos de equilíbrio ou pontos fixos. No contexto de mapas discretos, tais pontos correspondem aos valores de  $x_t$  que permanecem inalterados sob a aplicação iterativa da função, satisfazendo a condição  $f(x^*) = x^*$  (SAVI, 2017). Em virtude de sua relevância para a análise qualitativa da dinâmica do sistema, esses pontos serão examinados com maior profundidade na seção 2.4.

### 2.3.2 Fluxos

No estudo de sistemas dinâmicos de tempo contínuo, a evolução do estado é descrita por equações diferenciais, cuja natureza – ordinárias (EDOs), parciais (EDPs) ou funcionais (EDFs) – depende das características específicas do fenômeno modelado. Essas equações definem o fluxo do sistema, a regra que descreve de forma contínua a evolução do estado ao longo do tempo, traçando as trajetórias no espaço de fases a partir de condições iniciais específicas (AGUIRRE, 2023).

Um sistema dinâmico contínuo descrito por equações diferenciais ordinárias de primeira ordem em  $\mathbb{R}^d$  pode ser representado por:

$$\begin{cases} \frac{dx^{(1)}}{dt} = f_{(1)}(x^{(1)}, \dots, x^{(d)}) \\ \vdots \\ \frac{dx^{(d)}}{dt} = f_{(d)}(x^{(1)}, \dots, x^{(d)}), \end{cases} \quad (6)$$

onde  $\vec{x}(t) = (x^{(1)}(t), \dots, x^{(d)}(t)) \in \mathbb{R}^d$  representa o vetor de estado do sistema e as funções  $f_{(i)} : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}$ , com  $i = 1, \dots, d$ , determinam a variação temporal de cada componente do sistema.

Um exemplo clássico de sistema dinâmico de tempo contínuo é o modelo de Lorenz, constituído por um conjunto de EDOs de primeira ordem acopladas, que descrevem, de forma simplificada, o fenômeno da convecção térmica em fluidos. Esse sistema envolve três variáveis de estado:  $x(t)$ , que representa a intensidade do movimento convectivo;  $y(t)$ , associada à diferença de temperatura entre camadas horizontais do fluido; e  $z(t)$ , relacionada à variação vertical da temperatura. O sistema de Lorenz é definido por:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \sigma(y - x) \\ \frac{dy}{dt} = x(r - z) - y \\ \frac{dz}{dt} = xy - bz \end{cases} \quad (7)$$

em que  $\sigma$ ,  $r$  e  $b$  são parâmetros físicos positivos que representam, respectivamente, o número de Prandtl, o número de Rayleigh reduzido e um fator geométrico associado à razão entre a largura e a altura da célula de convecção.

É comum que sistemas dinâmicos sejam inicialmente descritos com base na mecânica newtoniana, cuja formulação resulta em equações diferenciais ordinárias de segunda ordem

no tempo. No entanto, para viabilizar análises qualitativas ou implementações numéricas, é usual reescrever tais equações como um sistema equivalente de primeira ordem, por meio da introdução de variáveis auxiliares que representam as derivadas temporais das variáveis originais. Por exemplo, a equação diferencial de segunda ordem que rege a dinâmica do pêndulo simples pode ser transformada em um sistema de duas equações diferenciais de primeira ordem. Esse procedimento implica um aumento na dimensionalidade do espaço de estados, que passa a incluir, além da posição angular, a velocidade angular do pêndulo (TAYLOR, 2013).

$$\text{EDO de 2ª ordem: } \ddot{\theta} + \frac{g}{l} \sin \theta = 0 \quad \xrightarrow{\text{Redução à 1ª ordem}} \quad \begin{cases} \dot{\theta} = \omega \\ \dot{\omega} = -\frac{g}{l} \sin \theta \end{cases} \quad (8)$$

Uma importante ferramenta matemática para a análise de sistemas contínuos é a discretização temporal, que possibilita descrever a dinâmica contínua por meio de mapas. Um exemplo dessa técnica é o mapa logístico, resultante da discretização da equação diferencial de crescimento populacional de Verhulst (MURRAY, 2002):

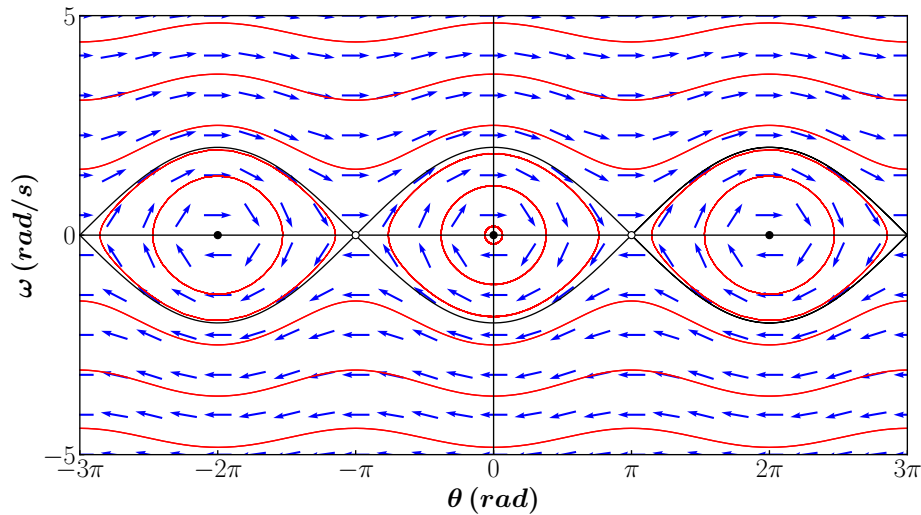
$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \xrightarrow{\text{Euler explícito}} x_{n+1} = \mu x_n (1 - x_n), \quad (9)$$

onde  $N(t)$  representa a população em tempo contínuo,  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento, e  $K$  a capacidade de suporte do ambiente. O termo  $x_n$  corresponde à população normalizada no instante discreto  $n$ , enquanto o parâmetro  $\mu$  relaciona-se à taxa de crescimento ajustada pelo tamanho do passo temporal utilizado na discretização. Essa discretização transforma uma equação diferencial contínua em um mapa iterativo, facilitando a análise computacional.

Ao discretizar um sistema dinâmico contínuo, sua dimensionalidade é, em geral, preservada. Contudo, certas técnicas específicas podem alterá-la, como o método de Poincaré, que consiste em mapear as interseções das órbitas do sistema com uma hiper superfície transversal, resultando em um sistema discreto de menor dimensão (MONTEIRO, 2006). Portanto, escolha do método de discretização depende dos objetivos da análise. O mapa investigado neste trabalho, por exemplo, corresponde a um modelo em quatro dimensões, derivado da discretização direta do tempo de um sistema contínuo, originalmente descrito por um conjunto de equações diferenciais ordinárias de primeira ordem com quatro variáveis de estado.

A interpretação geométrica das equações diferenciais como campos vetoriais sobre o espaço de fases permite a construção de retratos de fase, nos quais as trajetórias representam soluções do sistema para diferentes condições iniciais. Em sistemas de tempo contínuo, essas trajetórias se manifestam como curvas contínuas no espaço de fases (STROGATZ, 2015). Um exemplo ilustrativo é apresentado na Fig. 3, na qual se exhibe o retrato de fase do pêndulo simples, conforme descrito pela Eq. (8).

**Figura 3** – Retrato de fase do pêndulo simples. O gráfico mostra o campo vetorial do sistema no espaço de fases  $(\theta, \omega) \in \mathbb{R}^2$ . As curvas vermelhas correspondem a trajetórias fechadas, representando oscilações periódicas em torno do ponto de equilíbrio inferior, enquanto as curvas abertas representam rotações contínuas do pêndulo. As setas em azul indicam o campo vetorial, os pontos pretos correspondem aos pontos fixos estáveis e os pontos abertos a pontos fixos instáveis. A separatriz, que passa pelo ponto de equilíbrio instável no topo, delimita as regiões de oscilação e rotação, caracterizando a fronteira entre comportamentos qualitativamente distintos.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

No retrato de fase apresentado na Fig. 3, as setas azuis indicam o campo vetorial, evidenciando o sentido da evolução temporal do sistema em cada ponto do espaço de fases. As curvas fechadas em vermelho correspondem a órbitas cíclicas (ou periódicas), que representam oscilações regulares em torno dos pontos de equilíbrio estáveis, localizados em  $\theta = 2k\pi$ ,  $k \in \mathbb{Z}$  e indicados pelos pontos pretos. Essas órbitas mostram que pequenas perturbações iniciais ao redor desses pontos geram movimentos limitados e repetitivos.

Por sua vez, as curvas abertas em vermelho representam rotações completas do pêndulo, caracterizando trajetórias não limitadas ao intervalo  $\theta \in [-\pi, \pi]$ . Os pontos de equilíbrio instáveis (pontos brancos na figura), localizados em  $\theta = (2k + 1)\pi$ ,  $k \in \mathbb{Z}$ , exercem forte influência sobre as trajetórias próximas. A separatriz na cor preta, que passa pelos pontos de equilíbrio instáveis, constitui uma órbita homoclínica, funcionando como fronteira entre os regimes qualitativamente distintos.

### 2.3.3 Sistemas lineares ou não lineares

Quanto ao tipo de modelo, um sistema pode ser formado por equações lineares ou não-lineares (MONTEIRO, 2006). Seja um sistema de EDO de primeira ordem dado por:

$$\dot{\vec{x}} = \vec{F}(\vec{x}) \quad (10)$$

sendo  $\vec{x}$  o vetor de variáveis de estado  $\vec{x} = \begin{bmatrix} x^{(1)} & x^{(2)} & \dots & x^{(d)} \end{bmatrix}^T$  e  $\vec{F}(\vec{x})$  chamado de campo vetorial ou fluxo.

Se  $\vec{F}$  não depende explicitamente do tempo, ou seja,  $\vec{F} = \vec{F}(\vec{x})$ , diz-se que o sistema é autônomo; caso contrário, se  $\vec{F} = \vec{F}(\vec{x}, t)$ , o sistema é classificado como não autônomo. Além disso, se o campo vetorial pode ser descrito como  $\vec{F}(\vec{x}) = A\vec{x}$ , onde  $A \in \mathbb{R}^{d \times d}$  é uma matriz constante, o sistema é dito linear e invariante no tempo. Se a matriz varia com o tempo, ou seja,  $\vec{F}(\vec{x}, t) = A(t)\vec{x}$ , o sistema é linear e variante no tempo. Por outro lado, se a matriz do sistema depende do estado, como na forma  $\vec{F}(\vec{x}) = A(\vec{x})\vec{x}$ , diz-se que o sistema é não linear (AGUIRRE, 2023). Essa forma representa somente um caso particular de não linearidade, pois, em geral, a não linearidade pode envolver outras expressões como termos quadráticos, cúbicos e funções não polinomiais.

Assim, a representação geral de um sistema linear autônomo de primeira ordem é dada por::

$$\dot{\vec{x}}(t) = A\vec{x}(t), \quad (11)$$

sendo  $\vec{x}(t)$  o vetor de estado no instante  $t$ ,  $A$  uma matriz constante no tempo e  $\dot{\vec{x}}(t)$  a derivada temporal de  $\vec{x}(t)$ .

Um sistema linear homogêneo possui as seguintes características (TAYLOR, 2013):

1. Homogeneidade: Se  $x(t)$  é solução, sendo  $\alpha \in \mathbb{R}$ , o produto escalar  $\alpha x(t)$  também é uma solução.
2. Aditividade: Se  $x_1(t)$  e  $x_2(t)$  são soluções da equação diferencial, então a combinação linear  $x_1(t) + x_2(t)$  também é solução.

A combinação entre esses dois princípios é frequentemente denominado como o princípio da superposição de efeitos, o qual pode ser expresso pela seguinte relação:

$$x(t) = a_1 x_1(t) + a_2 x_2(t). \quad (12)$$

De forma geral, para determinar todas as  $n$  soluções de uma equação diferencial linear homogênea de ordem  $n$ , basta encontrar  $n$  soluções linearmente independentes. Isso assegura que qualquer solução do sistema possa ser expressa como uma combinação linear dessas  $n$  soluções fundamentais. No caso de equações diferenciais lineares não homogêneas, se  $\vec{x}_p(t)$  representa uma solução particular, a solução geral pode ser escrita como

$$x(t) = x_p(t) + c_1 x_1(t) + c_2 x_2(t) + \dots + c_n x_n(t), \quad (13)$$

onde  $x_1(t), \dots, x_n(t)$  são as soluções da equação homogênea associada, e  $c_1, \dots, c_n \in \mathbb{R}$  são constantes arbitrárias. Esta propriedade, decorrente do princípio da superposição, simplifica a investigação de sistemas complexos, possibilitando a aplicação de ferramentas analíticas consagradas, tais como a transformada de Laplace e a análise de Fourier (TAYLOR, 2013).

Em resumo, qualquer solução de uma equação diferencial linear de ordem  $n$  (seja homogênea ou não) pode ser expressa como uma combinação linear de  $n$  funções linearmente independentes. No entanto, essa propriedade não se estende às equações diferenciais não lineares, para as quais, em geral, não se pode obter uma representação fechada e completa do conjunto de soluções. Embora em alguns casos seja possível determinar soluções particulares ou parametrizadas por constantes arbitrárias, outras soluções qualitativamente distintas podem não ser capturadas por essas expressões. Quando a integração de uma equação não linear é possível, o resultado geralmente leva a uma representação implícita das soluções, em vez de uma forma explícita (TAYLOR, 2013; BOYCE; DIPRIMA, 2005).

A maioria dos fenômenos observados na natureza apresenta comportamento não linear. Sempre que os componentes de um sistema interagem de forma cooperativa, competitiva ou interferente, surgem efeitos não lineares que impedem a decomposição do problema em partes independentes. Nesses casos, o princípio da superposição deixa de ser aplicável, e a dinâmica do sistema pode exibir sensibilidade às condições iniciais (STROGATZ, 2015).

Outra distinção importante refere-se ao comportamento das singularidades. Em equações lineares, os pontos de descontinuidade ou singularidade das soluções podem ser antecipadamente identificados pela análise dos coeficientes, sem a necessidade de resolver explicitamente a equação. Assim, se os coeficientes forem contínuos ao longo de todo o intervalo considerado, garante-se a existência e continuidade da solução nesse intervalo. Por outro lado, em equações não lineares, as singularidades só podem ser determinadas após a resolução da equação e a análise das soluções obtidas (BOYCE; DIPRIMA, 2005).

A não linearidade constitui uma condição fundamental para a manifestação de comportamento caótico em sistemas dinâmicos (MONTEIRO, 2006). Caso as equações de movimento de um sistema sejam estritamente lineares, sua evolução será inteiramente previsível, regida pelo princípio da superposição, impossibilitando a ocorrência de caos. Contudo, embora a não linearidade seja necessária para o surgimento do caos, ela por si só não é suficiente para garanti-lo (TAYLOR, 2013).

Um exemplo é a Eq. (8) que descreve o pêndulo simples. A não linearidade dessa equação provém do termo  $\sin \theta$ , que não é linear em relação à variável  $\theta$ . Para pequenas amplitudes de oscilação, é comum adotar a aproximação  $\sin \theta \approx \theta$ , linearizando a equação. No entanto, fora desse regime, para amplitudes maiores, em que a aproximação deixa de ser válida, a equação mantém seu caráter intrinsecamente não linear. Mesmo em condições de alta amplitude, o pêndulo simples não apresenta comportamento caótico (TAYLOR, 2013).

A situação muda ao introduzir uma força de amortecimento  $-bv = -bL\dot{\theta}$  e uma força motriz  $F_m(t)$ . Dessa forma, a Eq. (8) transforma-se na equação do pêndulo amortecido forçado:

$$\ddot{\theta} + \beta\dot{\theta} + \omega_0^2 \sin \theta = \frac{F_m(t)}{mL}, \quad (14)$$

com  $\beta = \frac{b}{mL}$  e  $\omega_0^2 = \frac{g}{L}$ . Essa nova equação conduz ao caos para determinados valores de parâmetros.

Retornando à Eq. (11), se a matriz  $A$  depende do estado  $\vec{x}$ , então,  $\vec{F}$  é não linear e os sistemas dinâmicos não lineares contínuos podem ser representados da seguinte forma.

$$\dot{\vec{x}}(t) = \vec{F}(\vec{x}(t)), \quad (15)$$

em que  $\vec{F} : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$  é uma função vetorial não linear.

Em sistemas descritos por mapas, como  $\vec{x}_{t+1} = \vec{F}(\vec{x}_t)$ , com  $\vec{F} : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$  a não linearidade também manifesta-se sempre que o princípio da superposição não se aplica, ou seja,  $\vec{F}(\alpha\vec{x}_1 + \beta\vec{x}_2) \neq \alpha\vec{F}(\vec{x}_1) + \beta\vec{F}(\vec{x}_2)$  para algum par  $(\vec{x}_1, \vec{x}_2)$  e escalares  $(\alpha, \beta)$ . Tipicamente, tanto para mapas como para fluxos, isso ocorre quando  $\vec{F}$  incorpora termos polinomiais de ordem superior ( $x_i^m x_j^n$ , com  $m + n > 1$ ), funções transcendentais, tais como  $\sin(x_i)$ ,  $\exp(x_i)$ ,  $\log(x_i)$ , ou ainda acoplamentos multiplicativos não lineares, como  $x_i x_j$ ,  $x_i \sqrt{x_j}$ , etc. (TAYLOR, 2013).

O modelo de neurônio Huber-Braun discreto (DHB), objeto central desta pesquisa, é constituído por equações diferenciais que incorporam múltiplas fontes de não linearidade, tanto nas expressões que descrevem as correntes iônicas quanto nas interações entre as variáveis dinâmicas. Entre essas fontes destacam-se: o uso de funções exponenciais para representar a dinâmica de ativação e inativação dos canais iônicos, refletindo a resposta abrupta desses canais a variações de potencial; o acoplamento entre canais de diferentes naturezas (excitatórios com inibitórios) cuja interação produz comportamentos não triviais; e a presença de acoplamentos multiplicativos entre diferentes variáveis dinâmicas nas equações que regem as correntes iônicas.

### 2.3.4 Sistemas dissipativos ou conservativos

A natureza de um sistema dinâmico pode ser caracterizada pela evolução de uma nuvem de pontos no espaço de fases, onde cada ponto representa uma condição inicial distinta. Com o passar do tempo, esses pontos seguem trajetórias determinadas pela dinâmica do sistema. A maneira como o volume ocupado por essa nuvem se comporta ao longo da evolução permite distinguir entre sistemas conservativos e dissipativos.

Em sistemas conservativos, como os sistemas hamiltonianos, o volume ocupado pela nuvem de pontos no espaço de fases é preservado ao longo do tempo. Esse comportamento reflete a conservação da densidade de estados nesse espaço, conforme estabelecido pelo Teorema de Liouville (TAYLOR, 2013).



Tal teorema afirma que, para sistemas cuja dinâmica obedece à formulação hamiltoniana, a densidade de probabilidade  $\rho$  satisfaz a equação de continuidade no espaço de fases:

$$\frac{d\rho}{dt} = \frac{\partial\rho}{\partial t} + \sum_{i=1}^n \left( \frac{\partial\rho}{\partial q_i} \dot{q}_i + \frac{\partial\rho}{\partial p_i} \dot{p}_i \right) = 0. \quad (16)$$

Uma consequência desse resultado é que a densidade  $\rho$  permanece constante ao longo das trajetórias no espaço de fases e, consequentemente, não há compressão nem expansão do volume ocupado pela nuvem de pontos, caracterizando a natureza conservativa do sistema.

Por outro lado, em sistemas dissipativos, o volume ocupado por essa nuvem de pontos no espaço de fases se contrai ao longo do tempo. Essa contração indica perda de informação volumétrica e reflete a não conservação da densidade de estados, ou seja, a divergência negativa do fluxo no espaço de fases (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994).

Nesse contexto, um mapa  $d$ -dimensional é classificado como conservativo quando o determinante de sua matriz Jacobiana é unitário, ou seja, se

$$|\det J(\vec{x})| \equiv \left| \det \left[ \frac{\partial \vec{F}(\vec{x})}{\partial \vec{x}} \right] \right| = 1, \forall \vec{x}. \quad (17)$$

Sendo a matriz Jacobiana expressa por:

$$J(\vec{x}) = \frac{\partial \vec{F}}{\partial \vec{x}} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_{(1)}}{\partial x^{(1)}} & \frac{\partial f_{(1)}}{\partial x^{(2)}} & \cdots & \frac{\partial f_{(1)}}{\partial x^{(d)}} \\ \frac{\partial f_{(2)}}{\partial x^{(1)}} & \frac{\partial f_{(2)}}{\partial x^{(2)}} & \cdots & \frac{\partial f_{(2)}}{\partial x^{(d)}} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_{(d)}}{\partial x^{(1)}} & \frac{\partial f_{(d)}}{\partial x^{(2)}} & \cdots & \frac{\partial f_{(d)}}{\partial x^{(d)}} \end{pmatrix}, \quad (18)$$

em que cada elemento  $a_{i,j}$  dessa matriz corresponde à derivada parcial  $\frac{\partial f_{(i)}}{\partial x^{(j)}}$ , sendo  $f_{(i)}$  a  $i$ -ésima função componente do mapa para  $i = 1, 2, \dots, d$  e  $x^{(j)}$  a  $j$ -ésima variável de estado para  $j = 1, 2, \dots, d$ .

A seguir, calcula-se a matriz Jacobiana para o mapa de Hénon apresentado na Eq. (4) e na sequência o determinante resultante.

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial x_{t+1}}{\partial x_t} & \frac{\partial x_{t+1}}{\partial y_t} \\ \frac{\partial y_{t+1}}{\partial x_t} & \frac{\partial y_{t+1}}{\partial y_t} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2ax_n & 1 \\ b & 0 \end{pmatrix} \quad (19)$$

$$\det J(\vec{x}) = (-2ax_n)(0) - (1)(b) = -b. \quad (20)$$

Este resultado indica que, para  $b = 0, 3$ , isto é,  $|b| < 1$ , o mapa apresenta uma contração do volume no espaço de fases, caracterizando o sistema como dissipativo para esse valor do parâmetro.

Agora, seja um fluxo descrito por  $\dot{\vec{x}} = \vec{F}(\vec{x})$ , onde  $\vec{F} : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$  é um campo vetorial contínuo. A conservação de volume no espaço de fases ocorre quando o divergente do campo vetorial é nulo, isto é,

$$\nabla \cdot \vec{F} = \sum_{i=1}^d \frac{\partial F_{(i)}}{\partial x^{(i)}} = 0. \quad (21)$$

Já para sistemas dissipativos, a contração do volume no espaço de fase é determinado pelo sinal da divergência do campo, ou seja,  $\nabla \cdot \vec{F} < 0$ . Como dito anteriormente, um sistema é dissipativo quando as trajetórias originadas a partir de um conjunto de condições iniciais que ocupam um volume  $V_0$  no espaço de fase  $\mathbb{R}^d$  evoluem, ao longo do tempo, para uma região de menor volume.

Essa característica implica a existência de um subconjunto compacto que contém a dinâmica assintótica das trajetórias, ou seja, um conjunto invariante. Um conjunto invariante é qualquer subconjunto fechado do espaço de fase que permanece inalterado sob a evolução do sistema dinâmico, assim, toda trajetória que nele adentra permanece contida nele para todo tempo (SAVI, 2017). Nesse contexto, um atrator constitui um caso particular de conjunto invariante que satisfaz outras propriedades específicas (essas estruturas serão melhor apresentadas na Seção 2.4). Em resumo, todo atrator é um conjunto invariante, mas nem todo conjunto invariante é um atrator. Para que um conjunto invariante se qualifique como atrator, é necessária a convergência assintótica de trajetórias iniciadas em uma vizinhança do conjunto, ou seja, de sua bacia de atração (conceito abordado na Seção 2.6).

Esses conjuntos invariantes podem manifestar-se de diferentes formas, assumindo denominações específicas conforme seu comportamento. Por exemplo, um ponto fixo atrativo é comumente chamado de sumidouro "*sink*", enquanto um ponto fixo repulsivo é denominado fonte "*source*". Além disso, existem pontos do tipo sela "*saddles*" e outros tipos de conjuntos invariantes que não necessariamente são atratores, como órbitas periódicas instáveis ou toro invariantes (STROGATZ, 2015). Dada a diversidade de comportamentos possíveis, é necessário investigar não apenas a existência desses conjuntos, mas também sua estabilidade. A próxima seção é dedicada à análise da estabilidade de conjuntos invariantes.

## 2.4 ESTABILIDADE

A estabilidade constitui uma das propriedades fundamentais na análise de sistemas dinâmicos, sendo essencial para a compreensão de comportamentos mais específicos da dinâmica, como a evolução de trajetórias individuais e o comportamento do sistema frente a pequenas perturbações em suas condições iniciais ou parâmetros.

Entre os principais tipos de estabilidade destacam-se a estabilidade linear, a estabilidade de Lyapunov, a estabilidade assintótica, a estabilidade exponencial e a estabilidade estrutural (PISARCHIK; HRAMOV, 2022). De modo geral, esses conceitos são aplicáveis

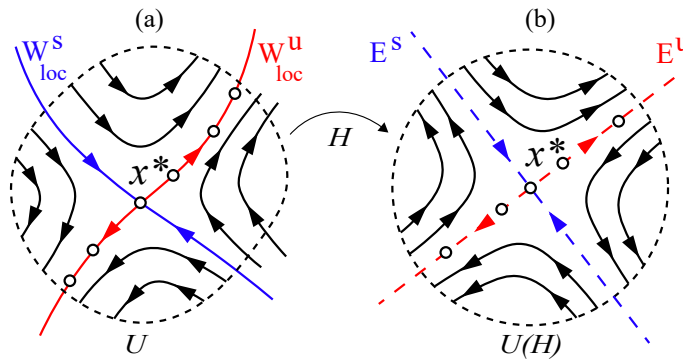
tanto a sistemas contínuos quanto discretos, embora as definições e procedimentos de verificação apresentem suas particularidades específicas.

#### 2.4.1 Estabilidade Linear

A estabilidade linear, também conhecida como primeiro critério de Lyapunov ou método indireto de Lyapunov, é uma técnica baseada na linearização do sistema em torno de um ponto de equilíbrio com o intuito de analisar o comportamento local nas proximidades desse ponto. A partir desse método é possível inferir a estabilidade local da solução, fornecendo uma primeira aproximação sobre a dinâmica do sistema (SAVI, 2017).

A validade dessa abordagem é sustentada pelo Teorema de Hartman-Grobman, o qual assegura a existência de um homeomorfismo local  $H$  que estabelece uma correspondência entre o sistema não linear e sua versão linearizada em uma vizinhança  $U$  em torno de um ponto fixo hiperbólico. No caso de mapas, essa condição requer que todos os autovalores da matriz jacobiana avaliados nesse ponto possuam módulo diferente de um, garantindo que o comportamento qualitativo do sistema não linear seja topologicamente equivalente ao do sistema linearizado (SAVI, 2017), conforme ilustrado na Fig. 4.

**Figura 4 – Teorema de Hartman-Grobman.** A figura mostra que a vizinhança  $U$  e sua imagem  $H(U)$  são topologicamente equivalentes após a linearização local em torno do ponto fixo hiperbólico  $x^*$ .



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Na figura acima, em (a), o ponto  $x^*$  na cor preta representa um ponto fixo hiperbólico do sistema não linear. Os Pontos abertos representam posições ao longo da trajetória nas proximidades do ponto de sela, evidenciando que o sistema não permanece no ponto fixo, mas segue o caminho determinado pelas variedades estável e instável, exceto quando a condição inicial coincide exatamente com o ponto fixo. Em sua vizinhança  $U$  existem duas curvas invariantes locais: a variedade estável local  $W^s_{loc}(x^*)$  e a variedade instável local  $W^u_{loc}(x^*)$ . A primeira, representada em azul, é o conjunto de pontos cujas trajetórias convergem para  $x^*$  sob iterações sucessivas do mapa; já a segunda, em vermelho, é composta

pelos pontos cujas trajetórias divergem de  $x^*$ . Essas variedades descrevem as direções das trajetórias que compõem o espaço de fase do sistema não linear.

Continuando a análise da Fig. 4, em (b) está representado o sistema linearizado associado, a matriz jacobiana define duas direções invariantes lineares: o subespaço estável  $E^s$ , correspondente aos autovalores com módulo menor que um, e o subespaço instável  $E^u$ , associado aos autovalores com módulo maior que um. O Teorema de Hartman-Grobman garante que as variedades invariantes locais do sistema não linear,  $W_{\text{loc}}^s(x^*)$  e  $W_{\text{loc}}^u(x^*)$ , são tangentes a esses subespaços lineares  $E^s$  e  $E^u$  no ponto fixo  $x^*$ . Essa condição assegura que a análise da estabilidade do ponto fixo de um sistema não linear possa ser determinada localmente por meio da estabilidade do sistema linearizado correspondente.

Embora essa técnica seja eficaz para investigar a estabilidade em torno de pontos fixos hiperbólicos, sua aplicabilidade é limitada e não abrange os casos onde o sistema apresenta comportamento fortemente não linear ou pontos de equilíbrio não hiperbólicos (PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

Assim, seja  $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  um mapa unidimensional, dado por  $x_{t+1} = f(x_t)$ . Por definição, um ponto  $x^* \in \mathbb{R}$  é denominado ponto fixo de  $f$  se a seguinte condição for satisfeita:

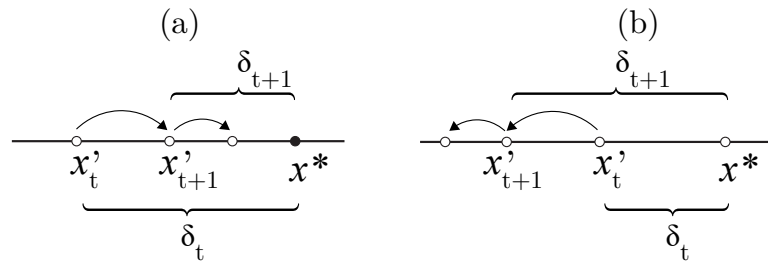
$$f(x^*) = x^*. \quad (22)$$

Então, considerando um ponto inicial  $x'_0$  próximo de  $x^*$ , tal que  $x'_0 = x^* + \delta_0$ , onde  $\delta_0$  é um valor muito pequeno, a órbita correspondente pode ser expressa como  $x'_t = x^* + \delta_t$ , para  $t \geq 0$ . As iterações são descritas pela equação  $x'_{t+1} = x^* + \delta_{t+1}$ , e, portanto, a equação do mapa unidimensional pode ser reescrita como:

$$x^* + \delta_{t+1} = f(x^* + \delta_t). \quad (23)$$

Essa expressão indica que, se  $\delta_{t+1} < \delta_t$ , então a órbita  $x_{t+1}$  está se aproximando de  $x^*$ , caso contrário, ela afasta-se de  $x^*$ , como mostra a Fig. 5 a seguir:

**Figura 5 – Estabilidade de um ponto fixo em um mapa.** Estabilidade de um ponto fixo em um mapa unidimensional. O painel (a) ilustra a convergência monotônica de uma órbita para o ponto fixo  $x^*$ , evidenciando sua estabilidade local. Pequenas perturbações iniciais  $x'_0 = x^* + \delta_0$  decrescem a cada iteração, de modo que  $|\delta_{t+1}| < |\delta_t|$ . O painel (b) mostra a divergência monotônica em torno do ponto fixo, caracterizando instabilidade local. Aqui, pequenas perturbações se amplificam a cada passo, com  $|\delta_{t+1}| > |\delta_t|$ , de modo que a trajetória se afasta de  $x^*$ .



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Assim, para investigar o comportamento da Eq. (23), deve-se expandir a função  $f(x)$  em série de Taylor em torno do ponto fixo  $x^*$ . Com isso, obtém-se uma aproximação simplificada de  $f(x^* + \delta_t)$  que captura as características locais de  $f(x)$ . Como  $\delta_t$  é um valor pequeno, é possível desprezar os termos quadráticos e de ordem superior e, então, truncar a equação no termo linear (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994). Dessa forma, segue que:

$$x^* + \delta_{t+1} = f(x^* + \delta_t) = f(x^*) + \delta_t \left( \frac{df(x)}{dx} \right)_{x=x^*} + \frac{1}{2}(\delta_t)^2 \left( \frac{d^2f(x)}{dx^2} \right)_{x=x^*} + \dots \quad (24)$$

$$x^* + \delta_{t+1} \approx f(x^*) + \delta_t f'(x^*) \quad (25)$$

Como  $f(x^*) = x^*$ , então,  $\delta_{t+1} \approx \delta_t f'(x^*)$ . Nomeando o fator estabilidade da seguinte forma:

$$\Gamma = f'(x^*) \quad (26)$$

Logo, para um mapa unidimensional, têm-se as seguintes possibilidades para a estabilidade dos pontos fixos:

- Se  $|\Gamma| < 1$ , o ponto fixo é estável.
- Se  $|\Gamma| > 1$ , o ponto fixo é instável.
- Se  $|\Gamma| = 1$ , indefinido por meio dessa linearização.

A situação de  $|\Gamma| \neq 1$  indica que o ponto é hiperbólico, e o contrário,  $|\Gamma| = 1$  é não-hiperbólico. O sinal de  $\Gamma$  determina o tipo de comportamento dos pontos da órbita:

- $0 < \Gamma < 1$ : convergência monotônica ao ponto fixo;
- $-1 < \Gamma < 0$ : convergência oscilatória ao ponto fixo;
- $\Gamma > 1$ : divergência monotônica do ponto fixo;
- $\Gamma < -1$ : divergência oscilatória do ponto fixo;
- $\Gamma = 1$ : é uma condição necessária para o surgimento de bifurcações transcíticas, sela-nó ou de forquilha (*pitchfork*), mas não suficiente, é preciso analisar os termos não lineares.
- $\Gamma = -1$ : diz-se que o sistema está em um estado de "flip" incipiente e, novamente, deve-se analisar termos de ordem superior para concluir algo sobre a estabilidade.

O processo é análogo para um mapa bidimensional não linear  $\vec{x}_{t+1} = \vec{F}(\vec{x}_t)$ , cujo vetor de estado é dado por  $\vec{x}_t = (x_t, y_t) \in \mathbb{R}^2$  e o mapa  $\vec{F} : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$  possui componentes  $f$  e  $g$ ,  $x_{t+1} = f(x_t, y_t)$  e  $y_{t+1} = g(x_t, y_t)$ . O ponto fixo é o vetor que satisfaz  $\vec{x}^* = \vec{F}(\vec{x}^*)$ , ou seja,

$$x^* = f(x^*, y^*), \quad y^* = g(x^*, y^*). \quad (27)$$

Portanto, considerando um ponto  $(x'_t, y'_t)$  vizinho ao ponto fixo, em que  $x'_t = x^* + (\delta x)_t$  e  $y'_t = y^* + (\delta y)_t$ , as suas iterações são expressas, respectivamente, por:

$$x'_{t+1} = f(x^* + (\delta x)_t, y^* + (\delta y)_t); \quad y'_{t+1} = g(x^* + (\delta x)_t, y^* + (\delta y)_t), \quad (28)$$

Então, o mapa bidimensional pode ser reescrito como:

$$\begin{pmatrix} x^* + (\delta x)_{t+1} \\ y^* + (\delta y)_{t+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(x^* + (\delta x)_t, y^* + (\delta y)_t) \\ g(x^* + (\delta x)_t, y^* + (\delta y)_t) \end{pmatrix}. \quad (29)$$

Aplicando uma expansão de Taylor no ponto  $(x^*, y^*)$ , obtém-se:

$$\begin{aligned} x^* + (\delta x)_{t+1} &= f(x^* + (\delta x)_t, y^* + (\delta y)_t) \\ &= f(x^*, y^*) + (\delta x)_t \left( \frac{\partial f}{\partial x} \right)_{(x^*, y^*)} + (\delta y)_t \left( \frac{\partial f}{\partial y} \right)_{(x^*, y^*)} + \dots, \\ y^* + (\delta y)_{t+1} &= g(x^* + (\delta x)_t, y^* + (\delta y)_t) \\ &= g(x^*, y^*) + (\delta x)_t \left( \frac{\partial g}{\partial x} \right)_{(x^*, y^*)} + (\delta y)_t \left( \frac{\partial g}{\partial y} \right)_{(x^*, y^*)} + \dots. \end{aligned}$$

Da Eq.(28) e considerando somente os termos de primeira ordem, as expressões acima podem ser reescritas como:

$$\begin{aligned} (\delta x)_{t+1} &\approx (\delta x)_t \left( \frac{\partial f}{\partial x} \right)_{(x^*, y^*)} + (\delta y)_t \left( \frac{\partial f}{\partial y} \right)_{(x^*, y^*)}, \\ (\delta y)_{t+1} &\approx (\delta x)_t \left( \frac{\partial g}{\partial x} \right)_{(x^*, y^*)} + (\delta y)_t \left( \frac{\partial g}{\partial y} \right)_{(x^*, y^*)}. \end{aligned} \quad (30)$$

Em notação vetorial, as equações linearizadas na Eq. (30) assumem a forma:

$$(\delta \vec{V})_{t+1} = \vec{J}(\vec{x}^*) \cdot (\delta \vec{V})_t, \quad (31)$$

onde cada termo corresponde a:

$$(\delta \vec{V})_{t+1} = \begin{pmatrix} (\delta x)_{t+1} \\ (\delta y)_{t+1} \end{pmatrix}, \quad J(x^*, y^*) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(x^*, y^*)} \quad e \quad (\delta \vec{V})_t = \begin{pmatrix} (\delta x)_t \\ (\delta y)_t \end{pmatrix}. \quad (32)$$

A estabilidade de  $(x^*, y^*)$  depende dos autovalores da matriz jacobiana  $J(x^*, y^*)$ , esses são encontrados resolvendo a equação característica

$$\det(J(x^*, y^*) - \Lambda I) = 0, \quad (33)$$

onde  $\Lambda$  é o autovalor e  $I$  é a matriz identidade  $2 \times 2$ . Explicitamente, têm-se

$$\det \left( \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(x^*, y^*)} - \Lambda \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \right) = 0, \quad (34)$$

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} - \Lambda & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} - \Lambda \end{pmatrix} = 0. \quad (35)$$

Calculando o determinante, expandindo e reorganizando os termos, a equação característica obtida é:

$$\left( \frac{\partial f}{\partial x} - \Lambda \right) \left( \frac{\partial g}{\partial y} - \Lambda \right) - \left( \frac{\partial f}{\partial y} \right) \left( \frac{\partial g}{\partial x} \right) = 0. \quad (36)$$

$$\Lambda^2 - \text{tr}(J)\Lambda + \det(J) = 0, \quad (37)$$

Assim, os autovalores  $\Lambda$  são as soluções da equação quadrática

$$\Lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}(J) \pm \sqrt{(\text{tr}(J))^2 - 4\det(J)}}{2}. \quad (38)$$

Nomeando esses termos como

$$\tau \equiv \text{tr}(J) = \left( \frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\partial g}{\partial y} \right)_{(x^*, y^*)}, \quad \Delta \equiv \det(J) = \left( \frac{\partial f}{\partial x} \frac{\partial g}{\partial y} - \frac{\partial f}{\partial y} \frac{\partial g}{\partial x} \right)_{(x^*, y^*)}. \quad (39)$$

Dessa forma, o discriminante da equação eq.(38) é dado por

$$D \equiv \tau^2 - 4\Delta. \quad (40)$$

As raízes da Eq.(38) podem ser reais ou complexas dependendo do discriminante  $D$ , de modo que há três situações possíveis:

- $D > 0$ : autovalores reais e distintos ( $\Lambda_1 \neq \Lambda_2$ );
- $D < 0$ : autovalores complexos conjugados ( $\Lambda_1 = \Lambda_2^*$ );
- $D = 0$ : autovalores reais e iguais ( $\Lambda_1 = \Lambda_2$ ).

Esses autovalores podem ser reais ou formar pares de complexos conjugados. A estabilidade dos pontos fixos pode ser classificada da seguinte maneira:

**Pontos fixos hiperbólicos** ( $|\Lambda_1| \neq 1$  e  $|\Lambda_2| \neq 1$ )

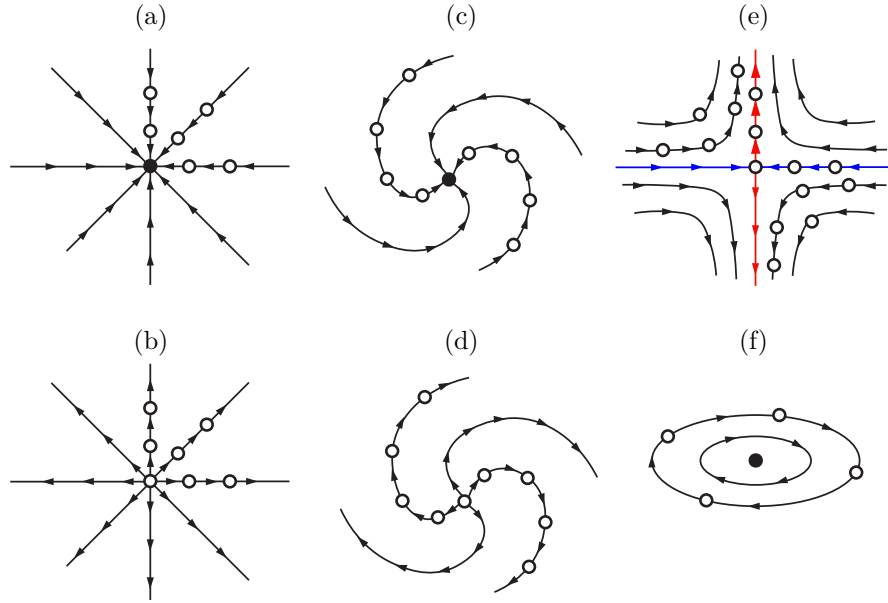
- $|\Lambda_1| < 1$  e  $|\Lambda_2| < 1$ , com autovalores reais: **nó estável**;
- $|\Lambda_1| < 1$  e  $|\Lambda_2| < 1$ , com autovalores complexos: **foco estável**;
- $|\Lambda_1| > 1$  e  $|\Lambda_2| > 1$ , com autovalores reais: **nó instável**;
- $|\Lambda_1| > 1$  e  $|\Lambda_2| > 1$ , com autovalores complexos: **foco instável**;
- $|\Lambda_1| > 1$  e  $|\Lambda_2| < 1$  (ou vice-versa), com autovalores reais: **ponto de sela**.

**Pontos fixos não hiperbólicos** (pelo menos um  $|\Lambda_i| = 1$ )

- $|\Lambda_1| = 1$  e  $|\Lambda_2| = 1$ , com autovalores complexos de módulo unitário: **centro**;

- $|\Lambda_1| = 1$  e/ou  $|\Lambda_2| = 1$ , com autovalores reais: **estabilidade indefinida**.

**Figura 6 – Estabilidade de pontos fixos em mapas bidimensionais.** Representação esquemática de (a) Nó estável (b) Nó instável (c) Foco estável (d) Foco instável (e) Ponto de Sela (f) Centro.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

O procedimento de análise da estabilidade de pontos fixos em sistemas dinâmicos discretos possui um análogo direto em sistemas contínuos. Em ambos os casos, a abordagem envolve três etapas principais: a identificação dos pontos fixos, a linearização do sistema por meio da matriz Jacobiana avaliada nesses pontos e, em seguida, a análise dos autovalores dessa matriz.

A distinção entre a análise de estabilidade em mapas discretos e fluxos contínuos reside na interpretação dos autovalores da matriz Jacobiana. Para mapas discretos, a estabilidade local de um ponto fixo é determinada pelos módulos dos autovalores: o ponto é estável se  $|\Lambda_k| < 1$  para todos os  $k$ , instável se existir algum  $|\Lambda_k| > 1$ , e indeterminado quando algum  $|\Lambda_k| = 1$ . Por outro lado, em fluxos contínuos, a estabilidade é determinada pelas partes reais dos autovalores: o ponto é estável se  $\text{Re}(\Lambda_k) < 0$  para todo  $k$ , instável se existir algum  $\text{Re}(\Lambda_k) > 0$ , e indeterminado quando algum autovalor apresenta parte real nula (AGUIRRE, 2023). Dessa forma, embora os procedimentos de linearização sejam análogos, a interpretação dos resultados depende da natureza do sistema considerado.

Nos casos em que a análise linear não permite uma conclusão sobre a estabilidade do ponto de equilíbrio, deve-se recorrer ao Teorema da Variedade Central (*Center Manifold Theory*), que fornece informações sobre a dinâmica em subespaços centrais. Por se tratar de um tema fora do escopo desta pesquisa, não será aprofundado aqui, mas

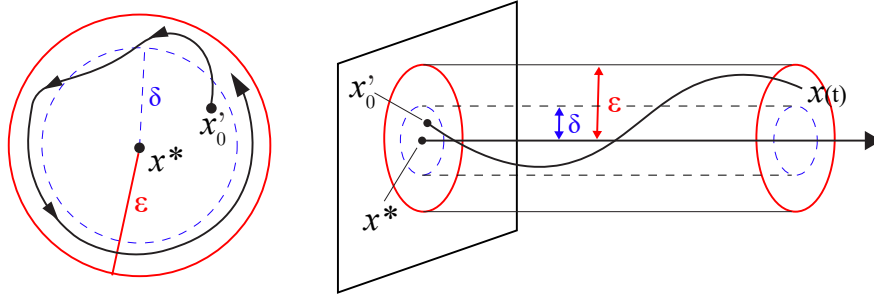


referências detalhadas podem ser consultadas em (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994; MONTEIRO, 2006).

#### 2.4.2 Estabilidade de Lyapunov

Um ponto de equilíbrio  $x^*$  é dito estável no sentido de Lyapunov se, dado  $\varepsilon > 0$ , existe  $\delta > 0$  tal que, para toda condição inicial  $x_0$  satisfazendo  $\|x'_0 - x^*\| < \delta$ , tem-se  $\|x'_t - x^*\| < \varepsilon$ , para todo  $t \geq 0$ . Em outras palavras, qualquer trajetória iniciada suficientemente próxima de  $x^*$  permanece confinada a uma vizinhança arbitrariamente pequena desse ponto ao longo da evolução temporal do sistema (MONTEIRO, 2006). Como mostra a Fig. 7 a seguir:

**Figura 7 – Estabilidade de Lyapunov.** O ponto fixo  $x^*$  é estável no sentido de Lyapunov, ou seja, as trajetórias que se iniciam suficientemente próximas a  $x^*$  permanecem em uma vizinhança limitada, sem necessariamente convergir para o ponto de equilíbrio.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024). Adaptado de (STROGATZ, 2015; PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

A Fig. 7 fornece uma representação geométrica da estabilidade de Lyapunov para o ponto de equilíbrio  $x^*$ . À esquerda, observa-se um plano bidimensional no qual a trajetória do sistema (linha preta) inicia em  $x'_0$ , localizada dentro de uma vizinhança  $\delta$  (círculo azul tracejado) de  $x^*$ . A evolução do sistema permanece confinada à região delimitada por  $\varepsilon$  (círculo vermelho sólido), evidenciando que perturbações iniciais suficientemente pequenas não levam a trajetórias que se afastam arbitrariamente do ponto de equilíbrio. À direita, uma projeção temporal da mesma situação mostra a evolução de  $x'_t$  ao longo do tempo, novamente ilustrando que a trajetória permanece dentro de uma região próxima de amplitude  $\varepsilon$ , reforçando que a estabilidade de Lyapunov não requer convergência ao ponto fixo, mas apenas confinamento próximo das soluções.

Para verificar a estabilidade de Lyapunov sem a necessidade de integrar explicitamente o sistema, utiliza-se o segundo critério de Lyapunov, também denominado método direto de Lyapunov. Neste procedimento, busca-se construir uma função escalar  $V: \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}$ , denominada função de Lyapunov, que se comporte de forma análoga a uma função de energia, decrescendo ao longo das trajetórias do sistema. A função  $V(x)$  deve

satisfazer as seguintes propriedades em uma vizinhança  $U \subset \mathbb{R}^d$  do ponto de equilíbrio  $x^*$  (STROGATZ, 2015):

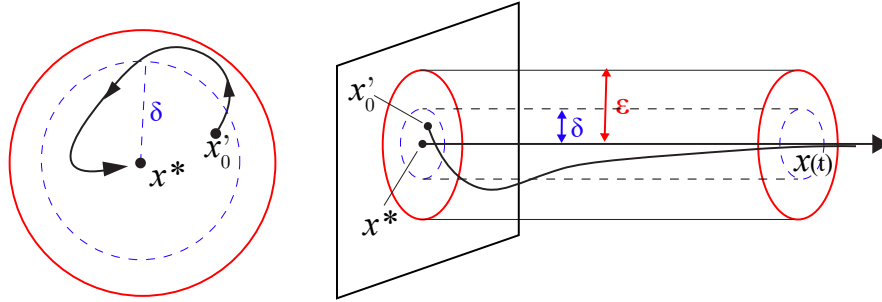
1.  $V(x) > 0$  para todo  $x \neq x^*$  e  $V(x^*) = 0$  ( $V$  é definido positivo);
2.  $\dot{V}(x) < 0$  para todo  $x \neq x^*$  (as trajetórias fluem em direção à  $x^*$ ).

Quando tais condições são satisfeitas, conclui-se que o ponto  $x^*$  é estável no sentido de Lyapunov. Esse método apresenta a vantagem de ser aplicável mesmo quando  $x^*$  é um ponto de equilíbrio não hiperbólico. Além disso, caso seja possível estender  $V(x)$  a todo o espaço  $\mathbb{R}^d$  mantendo as propriedades acima, a estabilidade obtida é global, ou seja, válida para qualquer condição inicial, e não apenas para aquelas próximas de  $x^*$ .

### 2.4.3 Estabilidade Assintótica

O ponto fixo  $x^*$  é atrativo se existir uma vizinhança  $\delta > 0$  tal que, para toda condição inicial  $x'_0$  satisfazendo  $\|x'_0 - x^*\| < \delta$ , seja garantido que  $\|x'_t - x^*\| \rightarrow 0$  quando  $t \rightarrow \infty$ . Logo, as trajetórias que começam próximas podem se desviar de  $x^*$  a curto prazo, mas aproximam-se de  $x^*$  a longo prazo. Assim, se o ponto fixo, além de atrativo, também for estável no sentido de Lyapunov, ele é dito assintoticamente estável (STROGATZ, 2015; PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

**Figura 8 – Estabilidade assintótica.** O ponto fixo  $x^*$  é assintoticamente estável, por ser atrativo e estável no sentido de Lyapunov.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024). Adaptado de (STROGATZ, 2015; PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

A Fig. 8 fornece uma representação geométrica da estabilidade assintótica para o ponto de equilíbrio  $x^*$ . À esquerda, observa-se um plano bidimensional no qual a trajetória do sistema (linha preta) inicia em  $x'_0$ , dentro de uma vizinhança  $\delta$  (círculo azul tracejado) de  $x^*$ . Diferentemente da estabilidade de Lyapunov, a trajetória não apenas permanece próxima do ponto de equilíbrio, mas tende a convergir para  $x^*$  à medida que o tempo avança.

Na prática, a estabilidade assintótica em mapas discretos pode ser inferida quando todos os autovalores do jacobiano  $J(\vec{x}^*)$  possuem módulo estritamente menor que 1. Já para sistemas contínuos, todos os autovalores devem ter parte real negativa (SAVI, 2017).

Se, além de ser assintoticamente estável, todas as trajetórias iniciadas em uma vizinhança de  $x^*$  convergirem para esse ponto a uma taxa exponencial, então ele é dito exponencialmente estável. Isso significa que existem constantes positivas  $c$  e  $\delta$  tais que:

$$\|\vec{x}(0) - x^*\| < \delta \implies \|\vec{x}(t) - x^*\| \leq c e^{-\lambda t}, \quad (41)$$

onde  $\lambda > 0$  representa a taxa de decaimento exponencial, e  $\vec{x}(t)$  é a solução do sistema com condição inicial próxima de  $x^*$ .

#### 2.4.4 Estabilidade Estrutural

Matematicamente, pode-se expressar um sistema dinâmico autônomo não perturbado como

$$\dot{\vec{x}} = \vec{F}(\vec{x}) \quad (42)$$

e um sistema perturbado como

$$\dot{\vec{x}} = \vec{F}(\vec{x}) + \varepsilon \vec{g}(\vec{x}), \quad (43)$$

onde  $\vec{g}(\vec{x})$  é uma função vetorial limitada e continuamente diferenciável. Se existir um número  $\varepsilon > 0$  tal que as trajetórias dos sistemas perturbado e não perturbado sejam topologicamente e orbitalmente equivalentes, então o sistema é dito estruturalmente estável (PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

Para ilustrar esse conceito em um contexto físico, considera-se a introdução de um termo linear de amortecimento na Eq. (8) do pêndulo simples, resultando no sistema:

$$\begin{cases} \dot{\theta} = \omega, \\ \dot{\omega} = -2\sigma\omega - \frac{g}{l} \sin \theta, \end{cases} \quad (44)$$

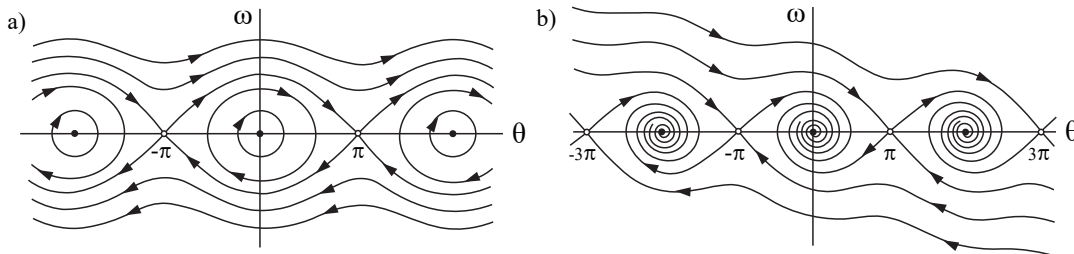
onde  $\theta$  representa o ângulo de deflexão,  $\omega$  é a velocidade angular,  $\sigma > 0$  é o coeficiente de amortecimento,  $g$  é a aceleração gravitacional e  $l$  é o comprimento da haste do pêndulo.

Tanto o pêndulo simples quanto o pêndulo com amortecimento linear possuem uma família infinita de pontos fixos da forma  $(\theta, \omega) = (k\pi, 0)$ , com  $k \in \mathbb{Z}$ . Esses pontos correspondem às configurações de equilíbrio nos quais o pêndulo está em uma posição de energia extrema. Os pontos com  $k$  ímpar ( $\theta = \pi, \pm 3\pi \dots$ ) representam a posição mais alta do pêndulo e por isso são sempre instáveis, nessa posição qualquer perturbação, por menor que seja, afasta o sistema desse estado, caracterizando um ponto do tipo sela em ambos os modelos. Já os pontos com  $k$  par ( $\theta = 0, \pm 2\pi \dots$ ), correspondem à posição mais baixa do pêndulo, portanto, para o caso  $\sigma = 0$ , esses pontos são centros, perturbações

nas condições iniciais resultam em órbitas periódicas ao redor do ponto de equilíbrio, sem convergência.

No entanto, quando o amortecimento ( $\sigma > 0$ ) é inserido, por menor que seja, os pontos que antes eram centros tornam-se em focos atrativos, ou seja, as trajetórias em sua vizinhança espiralam para o equilíbrio. Essa diferença no comportamento, de centro para foco estável, evidencia a mudança qualitativa sofrida devido uma pequena mudança no campo vetorial do pêndulo simples, como mostra a figura a seguir.

**Figura 9 – Retrato de fase para o pêndulo simples e com amortecimento.** (a) retrato de fase para o pêndulo simples, cuja separatriz delimita a fronteira entre o regime de libração – movimento oscilatório limitado – e o regime de rotação, onde ocorrem voltas completas; (b) o amortecimento elimina a rotação sustentada e a separatriz conecta os pontos de sela instáveis aos pontos atrativos estáveis.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (STROGATZ, 2015).

No caso conservativo ( $\sigma = 0$ ), os mínimos de potencial são centros, pontos fixos não hiperbólicos, cuja estrutura no espaço de fase é altamente sensível a perturbações, logo, uma dissipação arbitrariamente pequena destrói as órbitas fechadas e altera qualitativamente o retrato de fase, levando à perda da equivalência topológica com o sistema original.

Consequentemente, o pêndulo simples não é um sistema estruturalmente estável. Quando o amortecimento linear ( $\sigma > 0$ ) é inserido, todos os pontos fixos são hiperbólicos: os mínimos de potencial correspondem a focos atrativos e os máximos a pontos do tipo sela. Nessas condições, o retrato de fase apresenta órbitas que espiralam para os atratores, comportamento que persiste sob pequenas variações nos parâmetros físicos do sistema.

Nesse contexto,  $\sigma$  é chamado de parâmetro de bifurcação ou parâmetro de controle, cuja mudança de seu valor pode implicar uma mudança qualitativa da dinâmica do sistema e  $\sigma = 0$  pode ser interpretado como um ponto de bifurcação, marcando a transição entre dois regimes dinâmicos qualitativamente distintos: o regime conservativo e o regime dissipativo.

Uma bifurcação consiste em uma mudança qualitativa no retrato de fases de um sistema dinâmico quando um ou mais parâmetros ultrapassam valores críticos específicos (MONTEIRO, 2006). Embora a presença de bifurcações não implique, por si só, a ocorrência de comportamento caótico, a inexistência de bifurcações inviabiliza a manifestação do caos. Sistemas caóticos, por sua vez, caracterizam-se por exibirem uma sucessão de bifurcações

à medida que seus parâmetros variam (SAVI, 2017).

Existem diversas bifurcações pelas quais novos atratores podem surgir. De modo geral, essas bifurcações são classificadas em duas categorias principais: locais e globais.

Uma bifurcação local ocorre quando a variação de um parâmetro de controle, ao atravessar um valor crítico, modifica a estabilidade local de um ponto fixo ou de uma órbita periódica. Nesse cenário, pequenas variações no parâmetro de controle, próximas ao valor crítico, não alteram a estrutura topológica global do espaço de fases (SAVI, 2017).

Já uma bifurcação global ocorre quando um conjunto invariante, como uma órbita periódica, colide com outro conjunto invariante, como uma segunda órbita periódica ou um ponto de equilíbrio. Esse tipo de bifurcação implica mudanças topológicas significativas no espaço de fases, que não podem ser restritas a uma vizinhança arbitrariamente pequena do ponto fixo (SAVI, 2017).

A Tabela 2 a seguir é uma versão estendida da Tabela 1, incorporando valores adicionais ao parâmetro de controle  $\mu$ , enquanto a condição inicial permanece fixa em  $x_0 = 0,5$ .

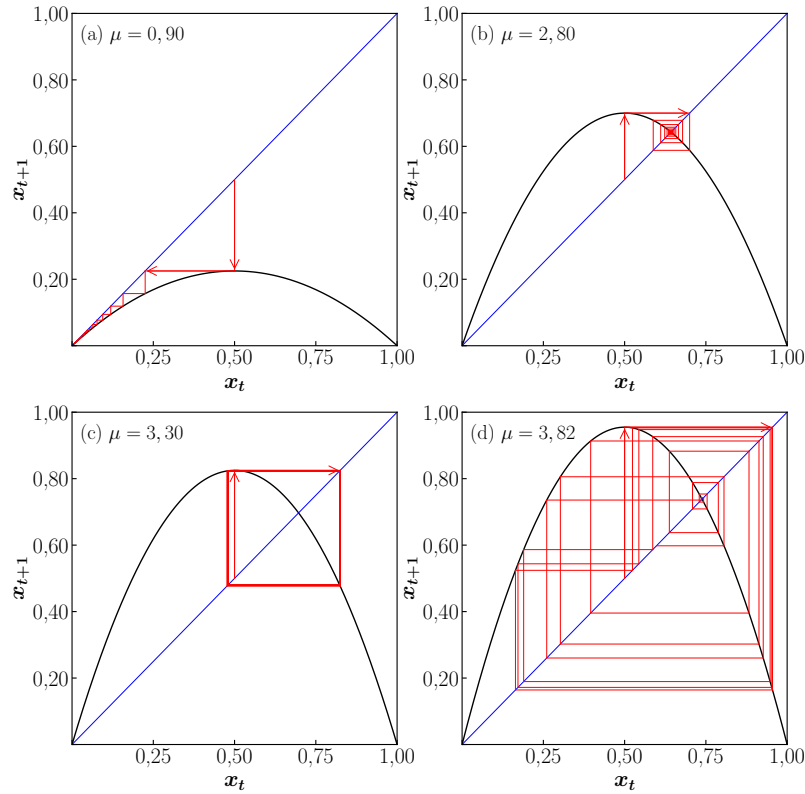
**Tabela 2 – Órbita do mapa logístico variando  $\mu$ .** Órbita do mapa logístico após 24 iterações, considerando a condição inicial  $x_0 = 0,5$  e diferentes valores de  $\mu$ .

Iteração	$\mu = 0,9$	$\mu = 2,8$	$\mu = 3,3$	$\mu = 3,82$
0	0,500000	0,500000	0,500000	0,500000
1	0,225000	0,700000	0,825000	0,955000
2	0,156938	0,588000	0,476438	0,164165
3	0,119077	0,678317	0,823168	0,524159
4	0,094408	0,610969	0,480356	0,952770
5	0,076946	0,665521	0,823727	0,171896
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$
20	0,009676	0,642037	0,479427	0,395585
21	0,008624	0,643511	0,823603	0,913353
22	0,007695	0,642332	0,479427	0,302313
23	0,006872	0,643276	0,823603	0,805714
24	0,006142	0,642521	0,479427	0,597980

Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Para  $\mu = 3,3$ , observa-se que a órbita converge para um ciclo de período 2, alternando entre dois valores distintos, caracterizando a dinâmica como periódica. Em contraste, para  $\mu = 3,82$ , os valores iterados tornam-se aparentemente irregulares e não apresentam um padrão repetitivo, indicando um regime dinâmico caótico. Este exemplo ilustra como a variação do parâmetro  $\mu$  influencia qualitativamente o comportamento do mapa logístico.

**Figura 10 – Gráficos de iteração do mapa logístico para diferentes valores de  $\mu$ .** A figura mostra a evolução temporal de  $x_n$  para a condição inicial  $x_0 = 0,5$ . (a)  $\mu = 0,9$ ; (b)  $\mu = 2,8$ ; (c)  $\mu = 3,3$ ; (d)  $\mu = 3,82$ .



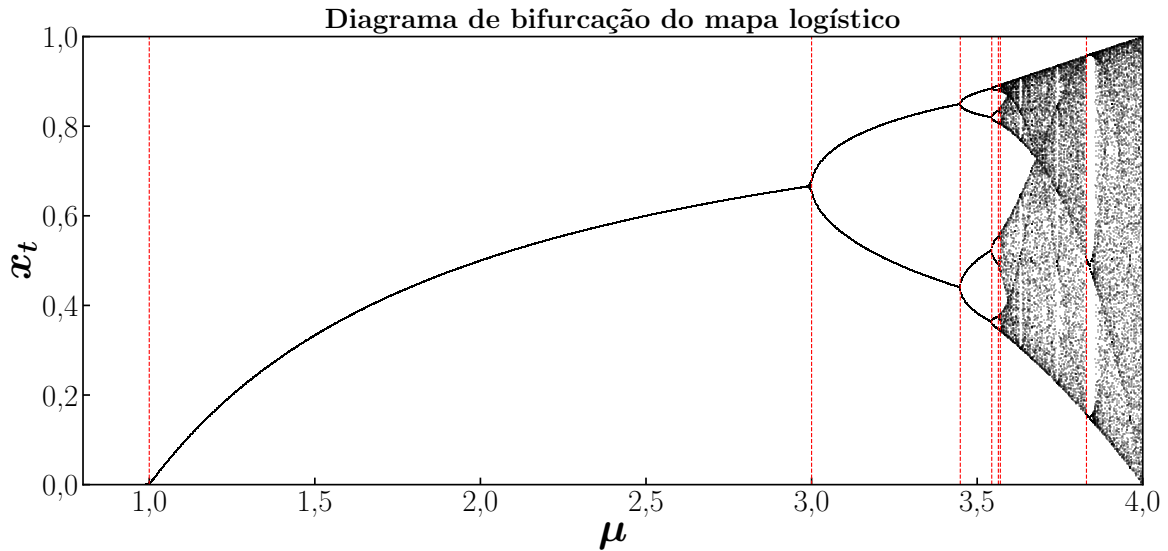
Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Já a Fig. 11 apresenta uma visão global da dinâmica do mapa logístico por meio do diagrama de bifurcação, que evidencia a sequência de transições qualitativas à medida que o parâmetro de controle  $\mu$  é aumentado. Inicialmente, o sistema converge para pontos fixos estáveis; em seguida, surgem bifurcações por duplicação de período, que refletem a perda progressiva de estabilidade das órbitas periódicas. Essa cascata culmina na transição para o regime caótico, caracterizado por sensibilidade extrema às condições iniciais e comportamento aparentemente irregular (SAVI, 2017).

O diagrama também revela a presença de janelas periódicas imersas no caos, como a famosa janela de período três, em torno de  $\mu \approx 3.83$ , nas quais o sistema recupera temporariamente um comportamento regular. Essas regiões correspondem a ciclos estáveis de diferentes períodos e evidenciam a alternância entre ordem e desordem no espaço de parâmetros. Além disso, a estrutura autossimilar do diagrama reflete a universalidade da rota por duplicação de período, descrita pela constante de Feigenbaum,  $\delta \approx 4.669$ , característica de mapas unidimensionais com máximo quadrático (SAVI, 2017).

Dessa forma, o diagrama de bifurcação sintetiza de maneira clara a evolução qualitativa dos atratores do sistema, fornecendo uma ferramenta visual poderosa para compreender a transição entre regimes periódicos e caóticos.

**Figura 11 – Diagrama de bifurcação do mapa logístico.** À medida que o parâmetro de controle  $\mu$  aumenta, observa-se a sequência de bifurcações por duplicação de período, indicando a perda de estabilidade dos ciclos periódicos e a transição para o regime caótico.



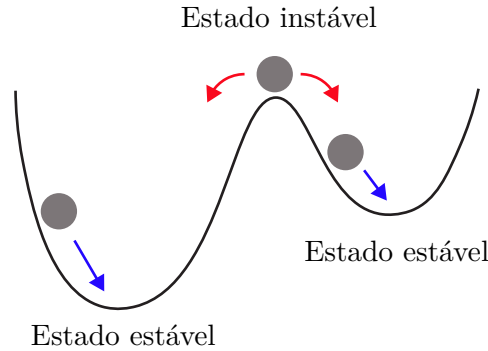
Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

## 2.5 MULTIESTABILIDADE

Sistemas dinâmicos não lineares podem apresentar distintos regimes de comportamento sob um mesmo conjunto de parâmetros, a depender das condições iniciais  $x_0$ . Tal característica evidencia a sensibilidade da dinâmica às condições iniciais e pode conduzir o sistema a diferentes soluções assintoticamente estáveis, denominadas atratores. A coexistência de múltiplos atratores para os mesmos valores paramétricos caracteriza o fenômeno de multiestabilidade (PISARCHIK; HRAMOV, 2022). Nesse contexto, o estado assintótico do sistema não é determinado unicamente pelos parâmetros que o regem, mas também pela configuração inicial a partir da qual sua evolução é iniciada.

O caso mais elementar de multiestabilidade é a bistabilidade, caracterizada pela coexistência de exatamente dois atratores estáveis. A Fig. 12 ilustra esse conceito por meio de uma partícula sujeita a um potencial com dois poços. A posição final da partícula depende de sua condição inicial, enquanto o poço mais profundo à esquerda corresponde a um estado de maior estabilidade, associado a menor energia potencial. O máximo intermediário atua como separatriz entre as bacias de atração, definindo as fronteiras que determinam qual mínimo será alcançado. Essa representação evidencia de forma intuitiva a dependência do comportamento assintótico às condições iniciais, característica típica de sistemas multiestáveis (PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

**Figura 12 – Representação de multiestabilidade.** A figura ilustra um sistema dinâmico biestável.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptado de (PISARCHIK; HRAMOV, 2022)

## 2.6 ATRADORES

Sistemas dissipativos descrevem fenômenos físicos nos quais há perda de energia devido à presença de mecanismos como o atrito e a viscosidade (STROGATZ, 2015). Essa dissipação conduz a dinâmica para subconjuntos específicos do espaço de fase, conhecidos como atratores. Tais atratores são subconjuntos invariantes do espaço de fases que organizam o comportamento assintótico da dinâmica. O conjunto de condições iniciais cujas trajetórias evoluem para um determinado atrator define sua bacia de atração (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994).

As definições mais comumente adotadas na literatura são as de atrator máximo e atrator de Milnor (PISARCHIK; HRAMOV, 2022). O atrator máximo é definido como um subconjunto fechado  $A$  do espaço de fase que satisfaz as seguintes condições (MONTEIRO, 2006):

- (a) O conjunto  $A$  é invariante, ou seja, qualquer trajetória  $\vec{x}_t$  que tenha início em  $A$  permanece em  $A$  para todo  $t$ .
- (b) O conjunto  $A$  tem uma vizinhança contraente, ou seja, atrai um conjunto aberto de condições iniciais, isto é, há um hipervolume  $B$ , que contém  $A$ , tal que, para qualquer condição inicial  $\vec{x}_0 \in B$ , a distância entre a trajetória  $\vec{x}_t$  correspondente e o conjunto  $A$  tende a zero quando  $t \rightarrow \infty$ .
- (c) O conjunto  $A$  é mínimo, ou seja, não há subconjunto de  $A$  que satisfaça as duas condições anteriores.

A definição acima apresenta duas limitações. A primeira consiste na necessidade de identificar uma bacia de atração que contenha o atrator. A segunda limitação decorre da possibilidade de uma escolha inadequada dessa região, por exemplo, se a área selecionada incluir um ponto fixo instável, o atrator máximo poderá incorporar órbitas que não

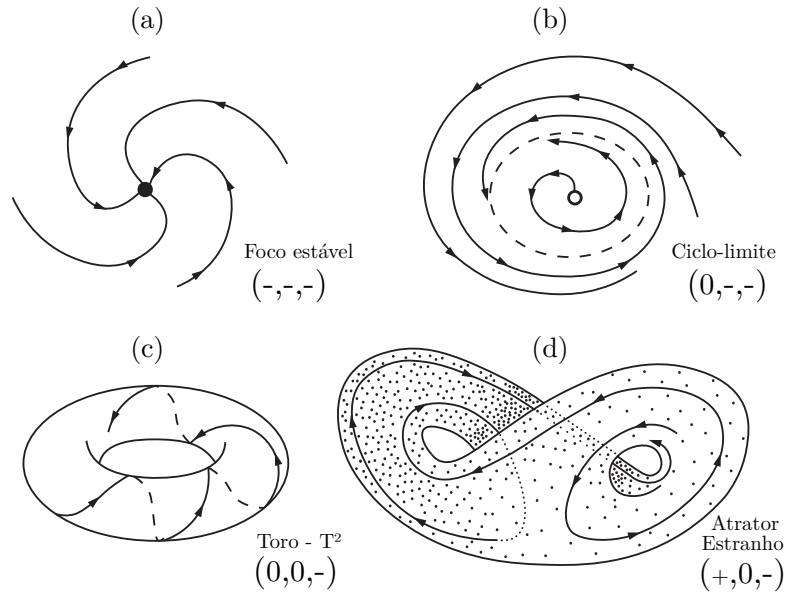


pertencem ao verdadeiro atrator (PISARCHIK; HRAMOV, 2022). Para os propósitos desta pesquisa, entretanto, essa noção de atrator é suficiente.

A seguir são destacados quatro tipos de atratores:

- **Atrator pontual ou de ponto fixo:** é um ponto no espaço de fase para o qual a trajetórias próximas convergem. Os pontos de equilíbrio estáveis são atratores de dimensão zero (SAVI, 2017). Esse atrator pode representar, por exemplo, o estado de equilíbrio térmico de um corpo, ou a posição de repouso de um pêndulo amortecido.
- **Atrator periódico:** são caracterizados por um comportamento oscilatório e periódico com amplitude e frequências bem definidas. Um ciclo limite pode ser um atrator se ele é assintoticamente estável, ou seja, se todas as trajetórias suficientemente próximas, internas ou externas, convergem para sua órbita conforme  $t \rightarrow \infty$ . Esse atrator é um conjunto de dimensão um, uma curva fechada (MONTEIRO, 2006). Um ciclo limite pode descrever oscilações periódicas estáveis, como o batimento cardíaco ou um circuito oscilador em eletrônica.
- **Atrator quase-periódico:** as trajetórias são progressivamente atraídas para uma superfície em forma de toro, exibindo comportamento quase-periódico com frequências fundamentais independentes (MONTEIRO, 2006). Cada trajetória serpenteia infinitamente no toro, nunca se cruzam ou fecham completamente (STROGATZ, 2015). Um exemplo prático são os modelos de planetas em órbita mútua com pequenas interações gravitacionais (Teoria de Kolmogorov–Arnold–Moser).
- **Atrator caótico:** apresenta comportamento aperiódico e dependência sensível às condições iniciais (MONTEIRO, 2006). Um atrator caótico também pode ser "estranho", esse conceito foi introduzido por Ruelle e Takens em 1971 através de estudos sobre o fenômeno de turbulência. Tais atratores são ditos factais pelo fato de possuírem uma dimensão não-inteira. Existem atratores caóticos que são estranhos, atratores caóticos que não são estranhos e atratores estranhos que não são caóticos. Usualmente nas literaturas abordadas é feita a associação de atratores caóticos que são estranhos (SAVI, 2017). Um exemplo é o atrator de Lorenz ilustrado na Fig. 13d.

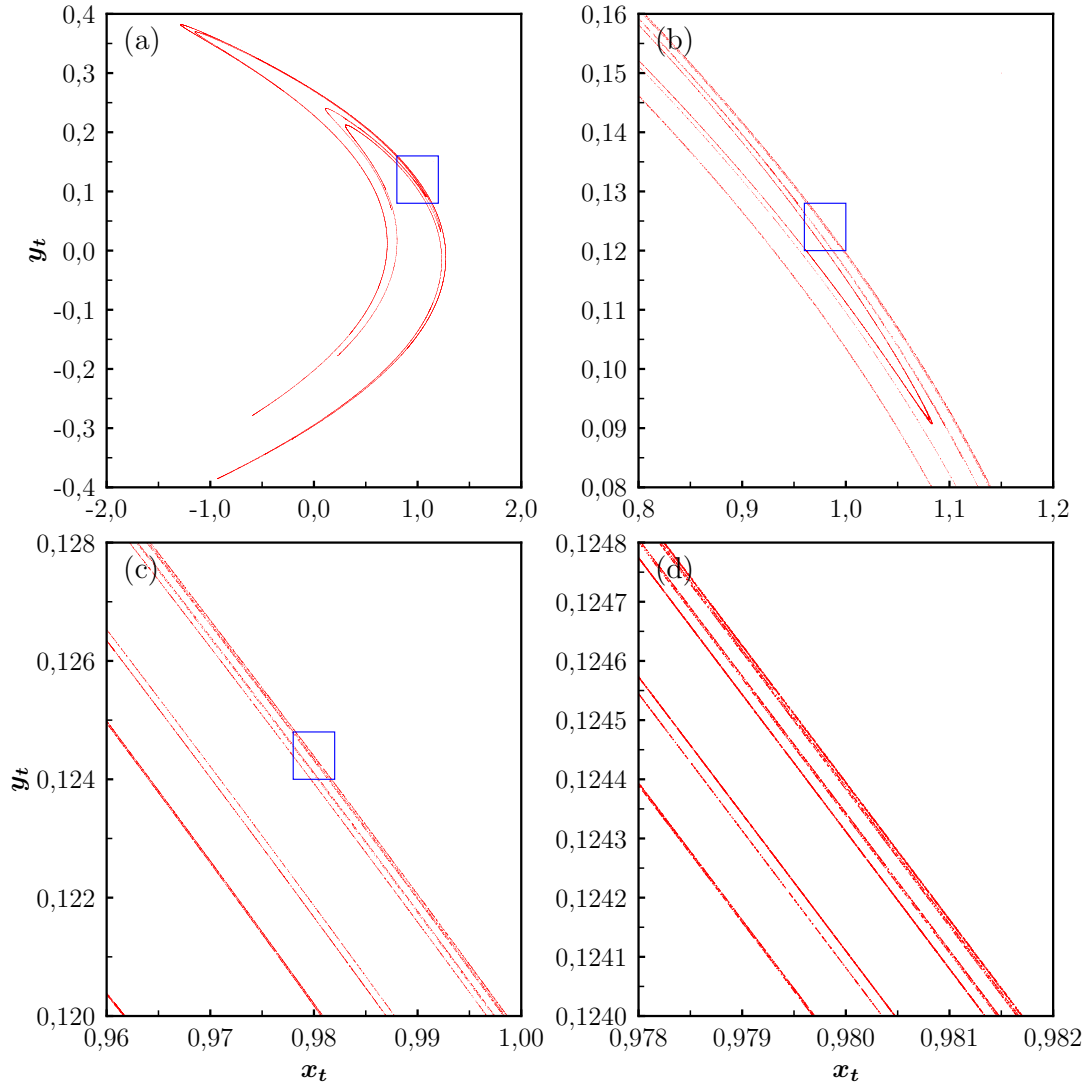
**Figura 13 – Representação dos principais tipos de atratores.** Em (a) Atrator pontual, (b) Atrator periódico, (c) Atrator quase-periódico (d) Atrator Estranho (Atrator de Lorenz).



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptado de (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994; STROGATZ, 2015)

Fig. 14 apresenta uma sequência de ampliações que revelam camadas fractais características desses atratores, evidenciando seu caráter auto-similar (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994). À medida que regiões progressivamente menores do atrator são examinadas, padrões análogos à estrutura global tornam-se aparentes. Cabe destacar que essa similaridade não é estritamente geométrica, uma vez que a dinâmica do sistema introduz deformações nas estruturas observadas em diferentes escalas (SAVI, 2017).

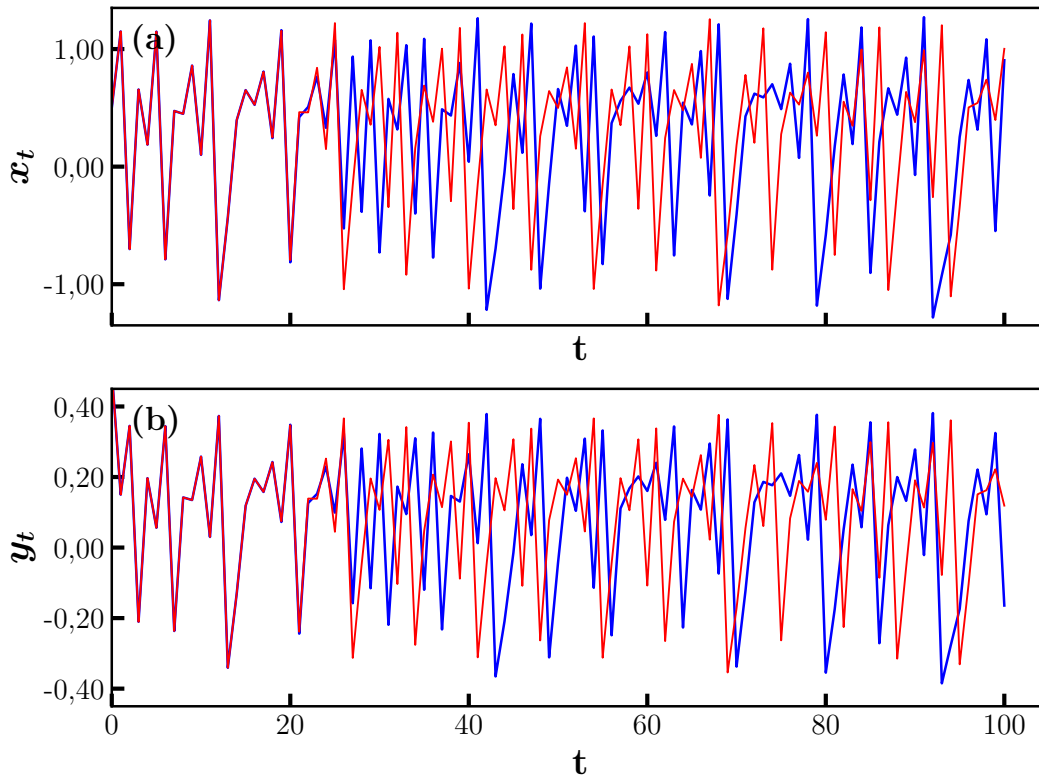
**Figura 14 – Autossimilaridade no Atrator Estranho do mapa de Hénon.** A trajetória é formada a partir da condição inicial  $\vec{x}_0 = [0,5 \ 0,5]^T$ , o valor dos parâmetros  $a = 1,4$ ,  $b = 0,3$ . (a)  $5 \times 10^3$  iterações (b)  $10^5$  iterações (c)  $2 \times 10^6$  iterações (d)  $4 \times 10^7$  iterações.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Estudos do mapa de Hénon para  $a = 1,4$ ,  $b = 0,3$  mostram a existência de várias órbitas periódicas com pequenas bacias de atração, de tal maneira que a divergência exponencial de dois pontos inicialmente próximos pode ser devido ao fato desses pontos pertencerem a diferentes bacias de atração e não ao caráter estranho do atrator (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994). A sensibilidade às condições iniciais do mapa de Hénon pode ser verificada considerando simulações com valores iniciais próximos. A Fig. 15 mostra a evolução no tempo dessas trajetórias, de modo que, no instante inicial estão próximas, mas divergem a medida que o tempo evolui.

**Figura 15 – Gráfico de série temporal para o mapa de Hénon.** As trajetórias são formadas a partir das condições iniciais  $\vec{x}_0 = [0,5 \ 0,5]^T$  em azul e  $\vec{x}_0 = [0,5 + 10^{-6} \ 0,5 + 10^{-6}]^T$  em vermelho. (a) Trajetória de  $x_t$  (b) Trajetória de  $y_t$ , ambas para 100 iterações,  $a = 1,4$  e  $b = 0,3$ .



Fonte: Elaborado pelo autor (2025).

Uma forma quantitativa de caracterizar a sensibilidade às condições iniciais em sistemas dinâmicos dissipativos, como o mapa de Hénon, é por meio dos expoentes de Lyapunov. Esses expoentes permitem inferir o comportamento global a partir de trajetórias que iniciam infinitesimalmente próximas e, portanto, é um método quantitativo para mensurar a sensibilidade às condições iniciais (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994).

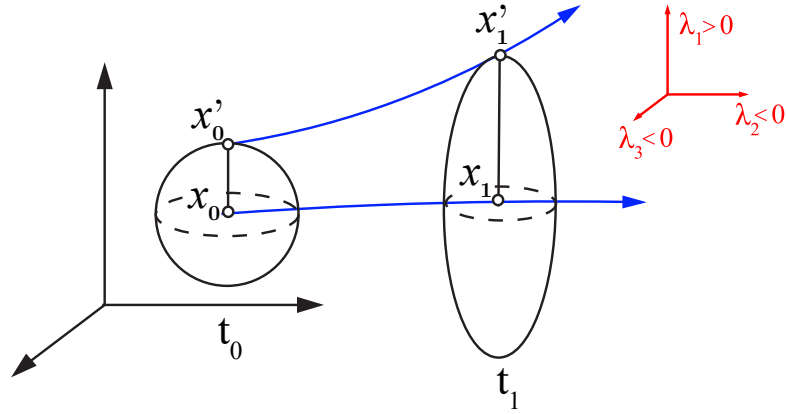
## 2.7 DEPENDÊNCIA ÀS CONDIÇÕES INICIAIS

Embora a análise de estabilidade de pontos fixos seja uma ferramenta importante na investigação de sistemas dinâmicos, ela é uma análise de caráter local. Isso significa que, ao linearizar o sistema nas vizinhanças de um ponto de equilíbrio, as informações obtidas sobre sua estabilidade restringem-se às proximidades desse ponto. A limitação desse processo surge no tratamento de atratores caóticos e ciclos-limite, esses podem emergir em regiões do espaço de fases onde as aproximações locais não são suficientes para descrever a dinâmica

global. Nesse contexto, os expoentes de Lyapunov permitem uma abordagem quantitativa capaz de capturar o regime global do sistema (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994).

O procedimento consiste em introduzir uma perturbação de magnitude infinitesimal em uma trajetória de referência e monitorar a evolução entre as trajetórias original e perturbada ao longo do tempo. Esse processo permite quantificar a deformação dinâmica de um hipervolume infinitesimal no espaço de fases  $\mathbb{R}^d$ , associando a cada direção principal um expoente característico de Lyapunov  $\lambda_i$ . A dimensionalidade  $d$  deste hipervolume é determinada pelo número de graus de liberdade do sistema, sendo sua evolução temporal completamente caracterizada pelo espectro de Lyapunov  $\{\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_d\}$ , onde cada expoente corresponde à taxa média de expansão, contração ou separação nula em uma direção específica do espaço de fase (SAVI, 2017).

**Figura 16 – Evolução de um volume no espaço de fase.** Representação da evolução de um volume esférico em torno de um ponto inicial  $x_0$ . Depois de um tempo  $t$  a esfera torna-se um elipsóide.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (SAVI, 2017; FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994)

Para um mapa unidimensional da forma  $x_{t+1} = f(x_t)$ , considera-se dois pontos iniciais próximos,  $x_0$  e  $x'_0 = x_0 + \delta_0$ , portanto, a distância inicial entre eles é dada por (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994):

$$\delta_0 = x'_0 - x_0. \quad (45)$$

Após uma iteração, os pontos evoluem para  $x_1 = f(x_0)$  e  $x'_1 = f(x'_0)$ , e a nova separação entre as trajetórias torna-se:

$$\delta_1 = x'_1 - x_1. \quad (46)$$

Assumindo que a separação  $\delta_0$  seja suficientemente pequena, a distância após uma iteração pode ser expressa como:

$$\delta_1 = f(x'_0) - f(x_0) = f(x_0 + \delta_0) - f(x_0). \quad (47)$$

Sob certas condições a separação entre as trajetórias pode crescer ou decrescer, considerando que distância após um número arbitrário de  $t$  iterações ocorre exponencialmente, têm-se que a evolução é descrita como:

$$|f^t(x_0 + \delta_0) - f^t(x_0)| \approx |\delta_0|e^{tL}, \quad (48)$$

Aplicando a propriedade do logaritmo e organizando os termos, obtém-se:

$$L = \frac{1}{t} \ln \left( \left| \frac{f^t(x_0 + \delta_0) - f^t(x_0)}{\delta_0} \right| \right), \quad (49)$$

sendo  $L$  a taxa média de expansão ou contração exponencial das trajetórias ao longo do tempo. Assim, no limite  $t \rightarrow \infty$  e  $\delta_0 \rightarrow 0$  o valor de  $L$  torna-se o expoente de Lyapunov  $\lambda$ :

$$\lambda(x_0) \equiv L(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} \lim_{\delta_0 \rightarrow 0} \frac{1}{t} \ln \left( \left| \frac{f^t(x_0 + \delta_0) - f^t(x_0)}{\delta_0} \right| \right), \quad (50)$$

reconhecendo a definição de derivada na expressão acima, uma forma equivalente de escrevê-la é:

$$\lambda(x) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \left( \left| \frac{d}{dx} f^t(x) \right|_{x=x_0} \right). \quad (51)$$

onde o termo  $f^t(x)$  denota a composição da função  $f$  consigo mesma  $t$  vezes, aplicando a regra da cadeia para o cálculo dessa derivada de  $f$ , têm-se:

$$\left. \frac{d}{dx} f^t(x) \right|_{x=x_0} = \left. \frac{d}{dx} f(x) \right|_{x=x_{t-1}} \times \left. \frac{d}{dx} f(x) \right|_{x=x_{t-2}} \times \cdots \times \left. \frac{d}{dx} f(x) \right|_{x=x_0} \quad (52)$$

$$= f'(x_{t-1}) f'(x_{t-2}) \cdots f'(x_0) \quad (53)$$

Dessa forma, a Eq. (51) pode assumir a seguinte representação:

$$\lambda(x) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \left( \left| \prod_{k=0}^{t-1} f'(x_k) \right|_{x=x_k} \right). \quad (54)$$

onde  $x_k = f^k(x_0)$  representa o estado do sistema após  $k$  iterações do mapa  $f$  para os valores de  $k = 0, 1, 2, \dots, t-1$ . Aplicando a identidade logarítmica  $\ln(\prod a_k) = \sum \ln(a_k)$ , obtém-se:

$$\lambda(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{k=0}^{t-1} \ln |f'(x_k)|. \quad (55)$$

Nesse contexto, os expoentes de Lyapunov podem ser interpretados como médias das taxas locais de expansão ou contração infinitesimal ao longo de uma trajetória suficientemente longa. Um expoente positivo ( $\lambda > 0$ ) indica divergência exponencial de trajetórias inicialmente próximas, caracterizando comportamento caótico. Por outro lado, um expoente negativo ( $\lambda < 0$ ) implica contração no espaço de fases. Já o caso

$\lambda = 0$  pode estar associado tanto a separações assintoticamente nulas, como ocorre em órbitas marginalmente estáveis de atratores periódicos, quanto a uma separação sub exponencial, típica de sistemas quase-periódicos ou em estados próximos a bifurcações (FIEDLER-FERRARA; PRADO, 1994; SAVI, 2017).

Como mencionado anteriormente, para sistemas dinâmicos de dimensão  $d$ , a generalização da definição escalar dos expoentes de Lyapunov conduz naturalmente à construção de um espectro completo de expoentes característicos. Considerando um mapa  $\vec{F} : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$ , a evolução é acompanhada ao longo da trajetória  $\{\vec{x}_0, \vec{x}_1, \dots, \vec{x}_{t-1}\}$ , onde  $\vec{x}_k = \vec{F}^k(\vec{x}_0)$  representa o estado do sistema após  $k$  iterações.

A matriz de derivadas da iteração composta  $\vec{F}^t$  avaliada em  $\vec{x}_0$  é dada pelo produto das matrizes jacobianas sucessivas, segundo a regra da cadeia:

$$\left. \frac{\partial \vec{F}^t(\vec{x})}{\partial \vec{x}} \right|_{\vec{x}=\vec{x}_0} = \left. \frac{\partial \vec{F}(\vec{x})}{\partial \vec{x}} \right|_{\vec{x}=\vec{x}_{t-1}} \times \left. \frac{\partial \vec{F}(\vec{x})}{\partial \vec{x}} \right|_{\vec{x}=\vec{x}_{t-2}} \times \dots \times \left. \frac{\partial \vec{F}(\vec{x})}{\partial \vec{x}} \right|_{\vec{x}=\vec{x}_0} \quad (56)$$

$$\mathcal{J} = \prod_{k=0}^{t-1} J(\vec{x}_k) = J(\vec{x}_{t-1}) \cdot J(\vec{x}_{t-2}) \cdots J(\vec{x}_0). \quad (57)$$

Logo, no contexto multidimensional, o espectro de Lyapunov pode ser calculado pela expressão:

$$(\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_d) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \left( \text{módulo dos autovalores de } \prod_{k=0}^{t-1} J(\vec{x}_k) \right) \quad (58)$$

É importante ressaltar as considerações para chegar ao resultado desse método. Considerar o limite  $t \rightarrow \infty$  implica que os cálculos devem ser realizados ao longo de órbitas suficientemente longas. Essa abordagem é útil para sistemas caóticos, onde a separação entre trajetórias próximas não é uniforme, mas flutua ao longo do tempo, exigindo que a média seja tomada sobre longas trajetórias.

Como discutido anteriormente, o conjunto de expoentes de Lyapunov, denominado espectro de Lyapunov, quantifica a taxa de variação infinitesimal de volumes no espaço de fases ao longo do tempo. Mais especificamente, um expoente de Lyapunov positivo indica expansão ao longo de uma direção particular, refletindo divergência exponencial entre trajetórias inicialmente próximas. Em contrapartida, um expoente negativo representa contração nessa direção, evidenciando convergência de trajetórias infinitesimalmente próximas (SAVI, 2017).

Por convenção, utiliza-se o sinal  $+$  para indicar um expoente positivo, o sinal  $-$  para um expoente negativo e o valor nulo ( $\lambda = 0$ ) para quando não há separação ou aproximação entre trajetórias, como ocorre tipicamente ao longo de órbitas periódicas ou quase-periódicas. A Tabela 3 apresenta exemplos típicos de espectros de Lyapunov  $(\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4)$  para sistemas dinâmicos contínuos de quatro dimensões, acompanhados da correspondente classificação qualitativa da dinâmica.

**Tabela 3 – Exemplos de espectros de Lyapunov em sistemas contínuos quadridimensionais.** Os sinais dos expoentes de Lyapunov (+, – e 0) indicam, respectivamente, expansão, contração ou invariância infinitesimal de volumes no espaço de fases, permitindo a classificação qualitativa dos atratores.

Tipo de atrator	$\lambda_1$	$\lambda_2$	$\lambda_3$	$\lambda_4$
Atrator ponto fixo	–	–	–	–
Ciclo-limite	0	–	–	–
2-toro	0	0	–	–
3-toro	0	0	0	–
Atrator caótico	+	0	–	–
Atrator hipercaótico	+	+	0	–

Fonte: (WU; CHEN; YUAN, 2009)

A interpretação dos expoentes de Lyapunov em sistemas contínuos e discretos segue o mesmo princípio – medir a taxa média de separação exponencial entre trajetórias inicialmente próximas –, mas apresenta diferenças conceituais importantes que devem ser consideradas. Em sistemas dinâmicos contínuos, há sempre pelo menos um expoente de Lyapunov igual a zero. Esse expoente está associado à direção tangente ao fluxo, ou seja, à evolução natural do sistema ao longo do tempo, sendo uma consequência direta da estrutura contínua do tempo nesses sistemas.

Já em sistemas dinâmicos discretos, tal expoente nulo não é garantido. Nesses casos, todos os expoentes de Lyapunov podem ser negativos, implicando a convergência das órbitas para um ponto fixo ou para um ciclo periódico estável. Assim, o valor do maior expoente de Lyapunov,  $\lambda_{\max}$ , fornece uma classificação mais direta da natureza do atrator:  $\lambda_{\max} < 0$  caracteriza atratores periódicos;  $\lambda_{\max} = 0$  está geralmente associado a comportamento quase-periódico; e  $\lambda_{\max} > 0$  indica sensibilidade a condições iniciais, sendo característico de atratores caóticos.

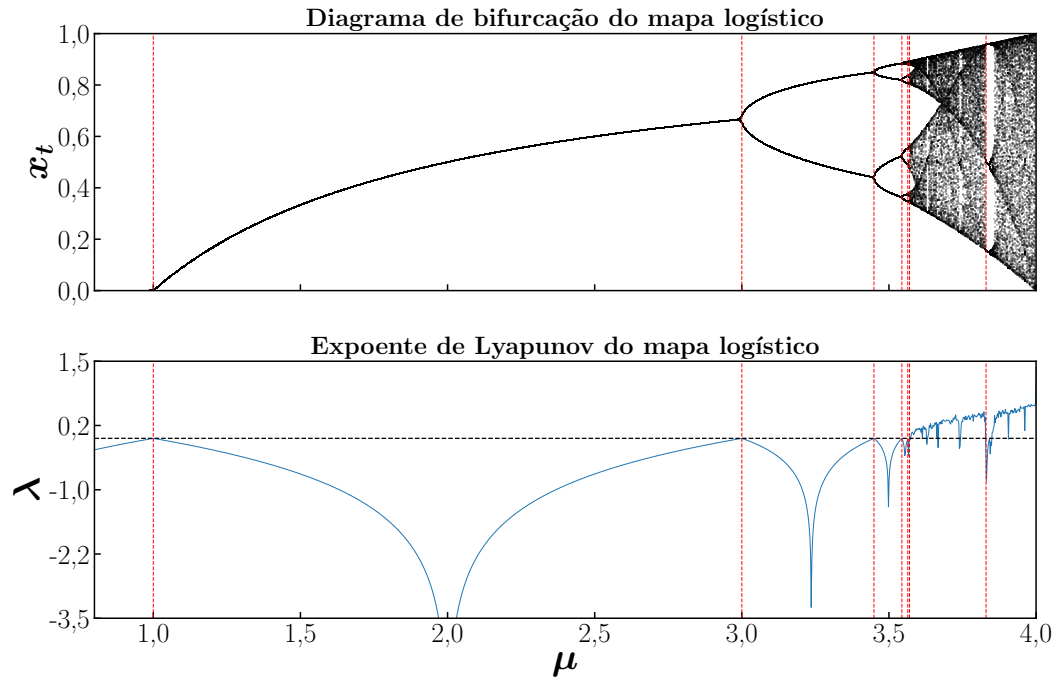
Em sistemas contínuos, essa classificação exige maior cautela. A presença de um único expoente nulo pode simplesmente refletir o fluxo temporal, sem indicar quase-periodicidade. Para o atrator ser classificado como quase-periódico é necessário que mais de um expoente de Lyapunov seja nulo, correspondendo a múltiplas direções neutras no espaço de fases. Por fim, tanto em sistemas contínuos quanto discretos, a ocorrência de dois ou mais expoentes positivos caracteriza um regime hipercaótico, revelando a existência de múltiplas direções independentes de instabilidade exponencial.

O gráfico apresentado na Fig. 17 ilustra de forma simultânea o diagrama de bifurcação do mapa logístico e o correspondente expoente de Lyapunov em função do parâmetro de controle  $\mu$ . A curva superior, representada em preto, corresponde ao diagrama de bifurcação, mostrando os valores assintóticos  $x_t$  que o sistema atinge após transientes iniciais. Este diagrama evidencia a sucessão de bifurcações de período dobrado à medida



que  $\mu$  aumenta, culminando na transição para o comportamento caótico, caracterizado pela dispersão aparente dos pontos.

**Figura 17 – Diagrama de bifurcação e expoente de Lyapunov do mapa logístico.** O diagrama superior em preto mostra os pontos assintóticos  $x_t$  em função de  $\mu$ , evidenciando bifurcações de período dobrado. A curva inferior em azul representa o expoente de Lyapunov  $\lambda$ , indicando regimes estáveis ( $\lambda < 0$ ) e caóticos ( $\lambda > 0$ ). As linhas verticais vermelhas sinalizam valores críticos de  $\mu$  correspondentes às bifurcações.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

A curva inferior, em azul, representa o expoente de Lyapunov  $\lambda$  associado ao mapa logístico para cada valor de  $\mu$ . Valores negativos de  $\lambda$  indicam estabilidade local das órbitas, correspondendo a regimes periódicos, enquanto valores positivos de  $\lambda$  sinalizam sensibilidade exponencial às condições iniciais, característica do caos determinístico. A linha horizontal tracejada preta em  $\lambda = 0$  serve como referência para a separação entre comportamentos estáveis ( $\lambda < 0$ ) e caóticos ( $\lambda > 0$ ).

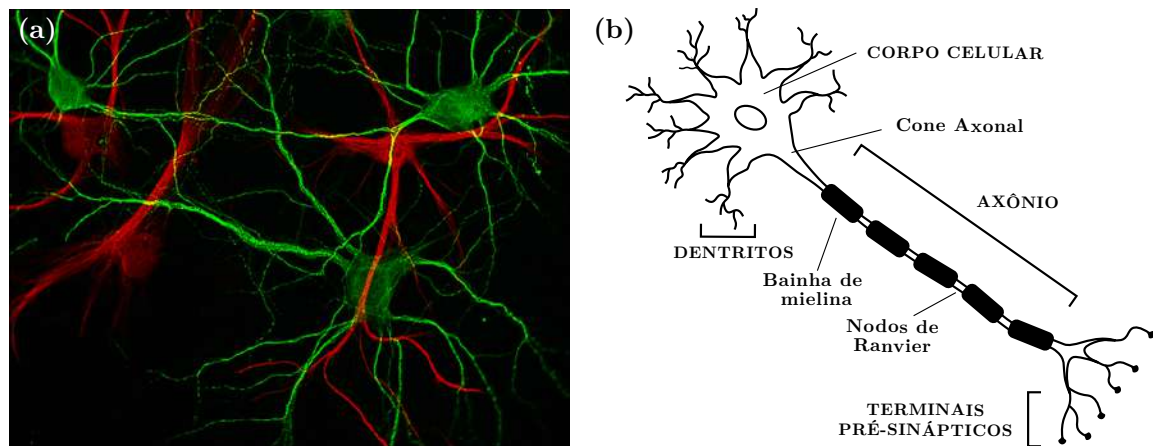
As linhas verticais tracejadas em vermelho destacam valores críticos de  $\mu$  nos quais ocorrem bifurcações de período dobrado, bem como transições entre regimes periódicos e caóticos. Essa representação integrada permite a análise detalhada da relação entre a estrutura qualitativa das órbitas e a instabilidade dinâmica medida pelo expoente de Lyapunov, oferecendo uma visão completa da evolução dos regimes do sistema não linear conforme varia o parâmetro de controle.

### 3 FISILOGIA DE UM NEURÔNIO

Ao analisar biologicamente os indivíduos, observa-se que o funcionamento de estruturas macroscópicas é condicionado por unidades fundamentais organizadas ao nível microscópico, as células. No âmbito do sistema nervoso, destacam-se como principais componentes celulares os neurônios e as células gliais. Essas células atuam de maneira complementar: os neurônios são responsáveis pela detecção de estímulos, processamento de sinais e coordenação de respostas fisiológicas, enquanto as células gliais exercem funções essenciais de suporte, isolamento e manutenção da atividade neuronal (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

A classificação dos neurônios pode ser feita considerando critérios estruturais, funcionais ou de localidade. Considerando a sua estrutura, um neurônio típico pode ser identificado por conter quatro regiões morfológicamente distintas: os dendritos, o corpo celular, o axônio e os terminais pré-sinápticos (KENDEL, 2013). Como mostra a Fig.18 a seguir:

**Figura 18 – Morfologia básica de um neurônio.** Em (a), os neurônios da região do hipocampo estão destacados em verde, enquanto as células gliais aparecem em vermelho, evidenciando a organização celular dessa região cerebral. Na representação (b), observa-se a morfologia típica do neurônio, composta pelo corpo celular, dendritos, axônio e terminais pré-sinápticos, essenciais para a condução e transmissão de sinais elétricos.



Fonte: (a) (KONINCK, 2025); (b) Elaborado pelo autor (2025).

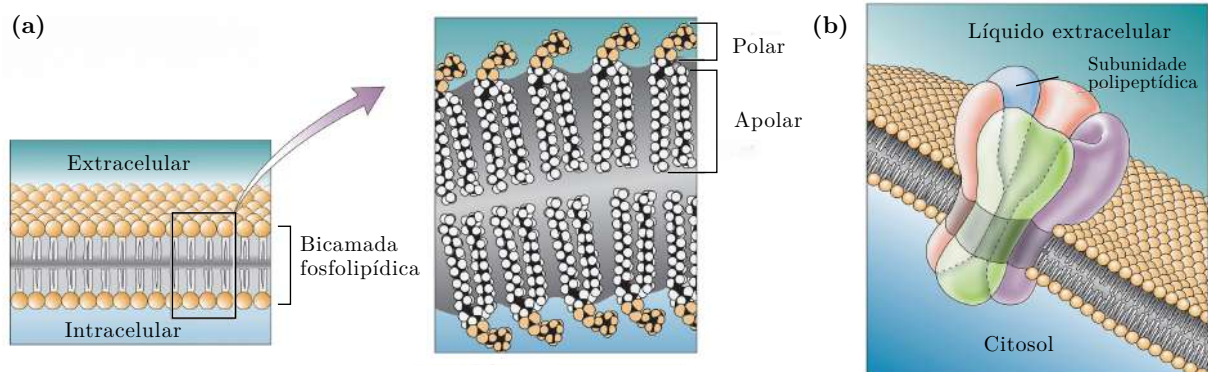
O corpo celular, também conhecido como soma, atua como o centro metabólico do neurônio, nele está contido o núcleo, o local onde os genes da célula estão armazenados. Do soma, emergem duas estruturas: os dendritos e o axônio. Os dendritos possuem uma morfologia semelhante aos galhos de uma árvore e são os principais receptores dos sinais provenientes de outras células nervosas (KENDEL, 2013). O sinal recebido é processado no cone axonal, um local de transição entre o soma e o axônio, que, por sua vez, funciona

como um caminho de propagação do sinal elétrico ao longo do neurônio (PURVES; AL., 2004).

Axônios relativamente curtos são típicos de interneurônios de circuito local, enquanto os de neurônios projetores podem se estender até alvos distantes, como os axônios originados na medula espinhal humana com extensão até o pé. O processo elétrico responsável por transportar os sinais através dessas distâncias é denominado potencial de ação, uma corrente de atividade elétrica autorregenerativa que se propaga desde o cone axonal até os terminais axonais (PURVES; AL., 2004). Nessa região, o axônio se divide em finas ramificações conhecidas como terminais pré-sinápticos, que estabelecem conexões, também chamadas de sinapses, por meio de zonas especializadas de comunicação, as regiões dilatadas em suas ramificações axonais. Assim, é por meio do espaço entre a célula pré-sináptica e pós-sináptica, também conhecida como fenda sináptica, que o estímulo nervoso é transmitido para os neurônios adjacentes (KENDEL, 2013).

Nesse contexto, o impulso elétrico se refere ao movimento de íons, átomos que possuem um excesso de elétrons (ânions) ou a falta deles (cations) em sua última camada de valência. Além disso, outro componente importante do neurônio é sua membrana, constituída por uma bicamada fosfolipídica (combinação de lipídios e grupos fosfato). A união dos lipídios, estruturas hidrofóbicas devido à sua distribuição uniforme de elétrons, com o grupo fosfato, que é polar e hidrofílico, torna essa camada uma barreira que isola o citosol (líquido intracelular) do meio extracelular, restringindo a passagem de íons solúveis em água (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

**Figura 19 – Membrana plasmática.** Estrutura composta por duas camadas de fosfolipídios organizadas de modo que suas regiões hidrofóbicas (as caudas lipídicas) ficam voltadas para o interior da membrana, enquanto as regiões hidrofílicas (os grupos fosfato) permanecem em contato com os meios intra e extracelular.



Fonte: (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016)

Entretanto, o movimento dos íons é possibilitado pela presença de diversas proteínas incorporadas à membrana, como ilustradas na Fig.19b, que desempenham funções

específicas e podem ser classificadas com base em sua localização e papel funcional.

Entre essas estruturas proteicas, destacam-se os canais iônicos e as bombas iônicas, que desempenham papéis distintos no transporte de íons essenciais à função neuronal. Enquanto os canais iônicos permitem o fluxo passivo de íons sódio ( $\text{Na}^+$ ), potássio ( $\text{K}^+$ ), cálcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) e cloro ( $\text{Cl}^-$ ), as bombas iônicas realizam transporte ativo, consumindo energia para mover íons contra seus gradientes eletroquímicos (KENDEL, 2013). Outros tipos de proteínas também formam canais e bombas adicionais, mas as citadas aqui são as essenciais e suficientes para a geração dos impulsos elétricos, os principais determinantes da dinâmica neuronal estudada neste trabalho.

Muitos axônios são envolvidos por uma bainha isolante lipídica conhecida como mielina, esse revestimento é periodicamente interrompido por regiões denominadas nodos de Ranvier (KENDEL, 2013). Nos vertebrados, a mielina é produzida por células de Schwann no sistema nervoso periférico e por oligodendrócitos no sistema nervoso central, ambos são tipos de células gliais. Essas células envolvem-se aos axônios, criando uma espiral de membranas compactadas, cujo número de camadas pode variar de 10 a 160, assim, isolando eletricamente esses trechos cobertos (NICHOLLS; AL., 2012).

A bainha de mielina típica ocupa entre 20% a 40% do diâmetro total da fibra axonal e é responsável por restringir o fluxo de corrente iônica aos nós. Como resultado, a excitação salta de nó em nó, aumentando significativamente a velocidade de condução. Essa propagação é denominada condução saltatória. É importante destacar que a condução saltatória não implica que o potencial de ação ocorra somente um nó por vez, enquanto a excitação está "saltando" de um nó para o próximo, vários nós anteriores ainda podem estar ativos. Axônios mielinizados apresentam maior velocidade de condução de sinais em comparação com axônios não mielinizados e são capazes de sustentar taxas de disparo mais elevadas (NICHOLLS; AL., 2012). Nos terminais axonais, o axônio se ramifica em estruturas finas chamadas terminais pré-sinápticos ou terminais nervosos (KENDEL, 2013).

Os terminais pré-sinápticos normalmente apresentam especializações pós-sinápticas do tipo sinapse química, embora sinapses elétricas também existam, essas são menos comuns. Nas sinapses elétricas, a corrente iônica flui diretamente por meio das chamadas junções *gap* (canais que conectam duas células). Já as sinapses químicas permitem a comunicação célula a célula via secreção de neurotransmissores, esses agentes químicos, liberados pelos neurônios pré-sinápticos, produzem um fluxo de corrente secundário nos neurônios pós-sinápticos ao ativar receptores específicos (PURVES; AL., 2004).

O modelo de neurônio de Hodgkin-Huxley, que serviu de base para o desenvolvimento do modelo de Huber-Braun, descreve os mecanismos pelos quais os potenciais de ação são gerados e propagados ao longo da membrana neuronal. Contudo, esses modelos concentram-se exclusivamente na dinâmica dos canais iônicos (responsáveis pela condução do sinal elétrico) sem considerar explicitamente os processos de comunicação sináptica entre neurônios.

### 3.1 POTENCIAL DE REPOUSO

A transmissão de informações no cérebro para a percepção de um som, um toque, um odor, uma imagem visual ou a execução de um movimento voluntário simples, requer a ativação sequencial de células, neurônio após neurônio (NICHOLLS; AL., 2012).

Todas as células vivas possuem uma diferença de potencial elétrico entre o seu interior  $V_{in}$  e parte externa  $V_{ext}$  (TERMAN; ERMENTROUT, 2010). No neurônio, essa diferença de potencial é referida como potencial de membrana  $V_m$  e pode ser expressa como:

$$V_m = V_{in} - V_{ext}. \quad (59)$$

Quando uma célula com membrana excitável não está gerando impulsos, diz-se que ela está em repouso (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016). Esse estado se mantém para um certo intervalo de valores do potencial, sendo chamado potencial de repouso da membrana. Por convenção, a voltagem na porção externa da membrana é definida como zero, tornando o potencial de repouso negativo em relação ao interior da célula. Geralmente, esse valor negativo é de aproximadamente  $V_m = -65 \text{ mV}$  (KENDEL, 2013).

Como discutido anteriormente, embora a bicamada fosfolipídica seja impermeável a íons, a passagem destes – predominantemente íons de sódio ( $\text{Na}^+$ ), potássio ( $\text{K}^+$ ), cálcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) e cloreto ( $\text{Cl}^-$ ) (DAYAN; ABBOTT, 2005) – é possibilitada pela presença de proteínas integradas que funcionam como canais. Alguns desses canais possuem portas que abrem e fecham em resposta a eventos específicos, como os canais ativados por ligantes (neurotransmissores químicos), os dependentes de ação mecânica (como pressão ou estiramento) e os canais dependentes de voltagem, que respondem a variações no potencial de membrana. Em contrapartida, existem canais de vazamento, que estão sempre abertos e não possuem mecanismos de regulação ativa, contribuindo significativamente para o potencial de repouso da membrana celular (KENDEL, 2013).

Os principais canais iônicos envolvidos na geração de impulsos elétricos são os canais dependentes de voltagem e os canais de fuga. Os primeiros são seletivos a um tipo específico de íon e possuem comportamentos dinâmicos, abrindo e fechando em resposta às variações do potencial transmembrana. Já os canais de fuga, embora também seletivos, permanecem constantemente abertos, permitindo o fluxo passivo de íons e contribuindo para a manutenção do potencial de repouso da membrana (TERMAN; ERMENTROUT, 2010).

Durante o potencial de repouso, observa-se um gradiente iônico característico: a concentração de íons  $\text{K}^+$  no interior da célula é aproximadamente dez vezes maior do que no meio extracelular, enquanto os íons  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  encontram-se em concentrações significativamente mais elevadas no exterior (TERMAN; ERMENTROUT, 2010). Nesse estado eletrofisiológico, os canais dependentes de voltagem permanecem predominantemente fechados. A manutenção do potencial de repouso é assegurada, sobretudo, pelos canais de

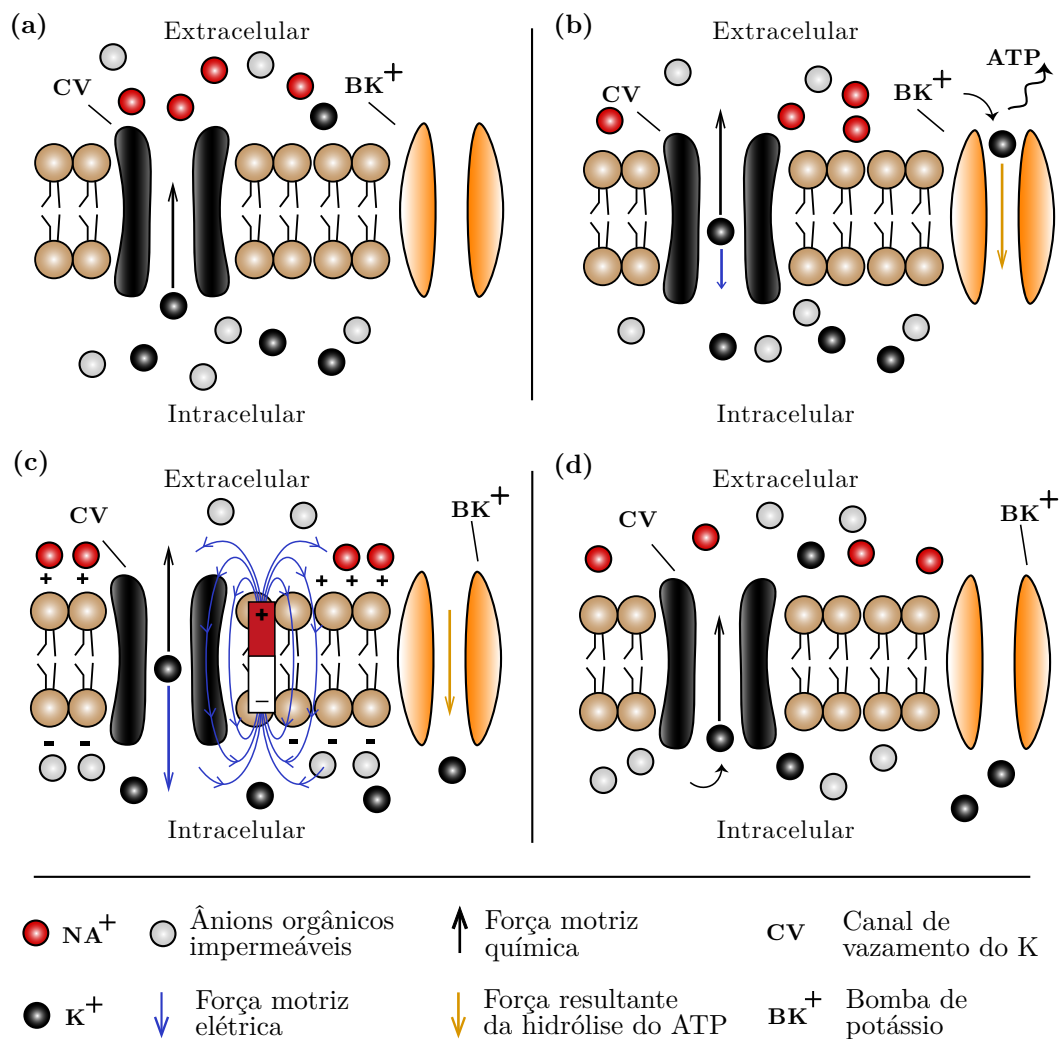
vazamento, que permitem o fluxo passivo e contínuo de íons ao longo de seus gradientes eletroquímicos (DAYAN; ABBOTT, 2005).

A abertura de um canal iônico não garante, por si só, um fluxo contínuo ou direcionado de íons, uma vez que o movimento iônico depende da interação entre dois fatores fundamentais: o gradiente de concentração, que tende a conduzir os íons da região de maior concentração para outra de menor concentração, e o gradiente elétrico, determinado pelo campo elétrico gerado pelas distribuições de carga ao redor da membrana celular (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016). A direção e a intensidade do fluxo resultante são, portanto, reguladas pelo equilíbrio entre esses dois gradientes, caracterizando o que se denomina força eletroquímica.

A Fig. 20 ilustra o principal mecanismo responsável pela geração do potencial de repouso: o equilíbrio eletroquímico dos íons. Em (a), considera-se uma célula hipotética cuja membrana apresenta permeabilidade seletiva ao íon  $K^+$ , presente em excesso no meio intracelular. O gradiente de concentração resultante favorece a difusão de  $K^+$  para o exterior da célula. No entanto, como mostra (b), o efluxo contínuo desses íons leva a um acúmulo de cargas positivas no meio extracelular, enquanto o interior celular se torna progressivamente mais negativo. Em (c), essa separação de cargas estabelece um campo elétrico que se opõe à saída adicional de  $K^+$ , conduzindo ao estabelecimento de um equilíbrio eletroquímico no qual a força elétrica e o gradiente de concentração se compensam mutuamente (TERMAN; ERMENTROUT, 2010).

O potencial elétrico que impede o fluxo adicional de íons é denominado potencial de equilíbrio iônico, ou simplesmente potencial de equilíbrio (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016). Caso não existissem mecanismos ativos de compensação, o fluxo contínuo de íons até o equilíbrio eletroquímico alteraria progressivamente as concentrações intra e extracelulares. Entretanto, ainda na Fig. 20, em (d) a bomba de potássio atua retornando ativamente os íons  $K^+$  ao meio intracelular, excedendo as forças de equilíbrio e preservando o gradiente iônico necessário à manutenção do potencial de repouso.

**Figura 20 – Ilustração do equilíbrio eletroquímico em uma célula seletivamente permeável ao íon  $K^+$ .** Os íons de sódio, potássio e cloro são representados, respectivamente, pelas partículas nas cores vermelha, preta e branca. Em (a) a força motriz existente é a gerada pelo gradiente de concentração. No quadro (b) o acúmulo de cargas de sinais opostos nas superfícies interna e externa da membrana originam um campo elétrico e, portanto, uma força elétrica. Em (c) ocorre o equilíbrio entre a força motriz química e elétrica e é a ação da Bomba de cálcio que mantém retorna o valor das concentrações de íon potássio e o potencial de repouso é estabelecido. Em (d) o sistema retorna ao estado do quadro (a).



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (TERMAN; ERMENTROUT, 2010)

Em uma situação fisiológica real, a membrana do neurônio é simultaneamente permeável a diversos íons e manutenção das concentrações iônicas entre os meios intra e extracelular é assegurada, principalmente, pela bomba de sódio-potássio ( $Na^+/K^+$ -ATPase), que atua ativamente no transporte iônico. Esse mecanismo bombeia, a cada ciclo de atividade, íons contra seus gradientes de concentração, exportando três íons  $Na^+$  para fora da célula e importando dois íons  $K^+$  para o interior, assim, contribuindo para a geração e manutenção do potencial de repouso da membrana neuronal (NICHOLLS; AL.,

2012).

As bombas iônicas distinguem-se dos canais iônicos em dois aspectos fundamentais. Primeiramente, enquanto os canais iônicos, uma vez abertos, formam uma via contínua que permite o fluxo livre de íons a favor de seus gradientes eletroquímicos, caracterizando o processo como transporte passivo, as bombas requerem uma série de alterações conformacionais para cada ciclo de translocação iônica. Em consequência, o transporte mediado por bombas é significativamente mais lento que aquele mediado por canais iônicos. Em segundo lugar, as bombas utilizam energia metabólica, tipicamente sob a forma de trifosfato de adenosina (ATP), para realizar o transporte ativo (movimentação de íons contra seus respectivos gradientes eletroquímicos) (TERMAN; ERMENTROUT, 2010).

O potencial de equilíbrio de um dado íon pode ser determinado pela equação de Nernst (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016). Em uma situação idealizada, na qual a membrana é permeável exclusivamente a um único tipo de íon, o potencial de Nernst corresponde ao potencial de repouso (TERMAN; ERMENTROUT, 2010). No entanto, conforme discutido anteriormente, essa simplificação não é válida para a membrana plasmática dos neurônios. Em repouso, a membrana neuronal apresenta uma permeabilidade significativamente maior ao íon  $K^+$  em comparação com os íons  $Cl^-$  e  $Na^+$ , o que faz com que o potencial de repouso seja fortemente influenciado pelo potencial de Nernst do potássio. Ainda assim, as contribuições, embora menos significativas, das permeabilidades do íon sódio ( $Na^+$ ) e do cloreto ( $Cl^-$ ) também influenciam o valor final do potencial de membrana

Para representar de forma mais realista o comportamento eletrofisiológico da membrana, emprega-se a equação de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK), que constitui uma generalização da equação de Nernst ao considerar a permeabilidade simultânea da membrana a múltiplas espécies iônicas. Essa formulação fornece uma descrição quantitativa do potencial de membrana em repouso em função das concentrações intra e extracelulares dos íons relevantes, bem como das respectivas permeabilidades relativas da membrana (TERMAN; ERMENTROUT, 2010).

### 3.1.1 Equação de Nernst-Planck

A lei de difusão de Fick descreve o transporte de espécies químicas em misturas binárias em meios aquosos. Quando há uma diferença de concentração de uma determinada espécie química  $A$  em relação a outra espécie  $B$ , estabelece-se um fluxo líquido de  $A$  para a região de menor concentração (BIRD; STEWART; LIGHTFOOT, 2002). Esse processo de difusão pode ser descrito quantitativamente pela primeira lei de Fick, expressa matematicamente por:

$$\vec{J}_{\text{difusão}} = -D\vec{\nabla}[C]. \quad (60)$$

Na expressão acima,  $\vec{J}_{\text{difusão}}$  representa a densidade de fluxo molar ( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),



$D$  é o coeficiente de difusão ( $\text{m}^2/\text{s}$ ),  $[C]$  denota a concentração molar de íons ( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$ ) e, portanto,  $\vec{\nabla}[C]$  é o gradiente da concentração. Esse gradiente é a força motriz que conduz o transporte de íons através de uma membrana permeável, evidenciando como o processo de difusão atua para equalizar as concentrações em diferentes regiões (BIRD; STEWART; LIGHTFOOT, 2002). A difusividade pode ser escrita em termos da mobilidade molar  $u$ , como  $D = uRT$  (TERMAN; ERMENTROUT, 2010), então a equação anterior pode ser reescrita como:

$$\vec{J}_{\text{difusão}} = -uRT \vec{\nabla}[C], \quad (61)$$

em que  $R$  é a constante dos gases ideais,  $T$  a temperatura absoluta,  $u$  a mobilidade molar iônica (unidades:  $\text{m}^2\cdot\text{mol}\cdot(\text{V}\cdot\text{s})^{-1}$ ) e  $\vec{\nabla}[C]$  é o gradiente de concentração da espécie iônica (BIRD; STEWART; LIGHTFOOT, 2002).

Como discutido anteriormente, o equilíbrio responsável pelo potencial de repouso é de natureza eletroquímica, ou seja, envolve tanto o gradiente de concentração quanto as forças elétricas atuantes sobre os íons. Nesse contexto, a contribuição do campo elétrico para o movimento das cargas pode ser descrita pela Primeira Lei de Ohm em sua forma microscópica, expressa por:

$$\vec{J}_{\text{elétrico}} = \sigma \vec{E}, \quad (62)$$

em que  $\vec{J}_{\text{elétrico}}$  é a densidade de corrente elétrica ( $\text{A}\cdot\text{m}^{-2}$ ),  $\sigma$  representa a condutividade elétrica do meio ( $\text{S}\cdot\text{m}^{-1}$ ) e  $\vec{E}$  é o vetor campo elétrico ( $\text{V}\cdot\text{m}^{-1}$ ). Essa relação aplica-se ao movimento de portadores de carga, deve-se ainda, adaptar para o contexto de íons em meios aquosos (BIRD; STEWART; LIGHTFOOT, 2002). Portanto, dotando a convenção molar, a condutividade associada a uma única espécie iônica pode ser escrita como:

$$\sigma = z^2 F^2 u [C], \quad (63)$$

em que  $z$  representa a valência do íon e  $F$  é a constante de Faraday. Assim, a densidade de corrente elétrica por espécie associada ao movimento induzido pelo campo é:

$$\vec{J}_{\text{elétrico}} = zFu[C] \vec{E}. \quad (64)$$

Como o campo elétrico está relacionado ao gradiente do potencial elétrico pela relação  $\vec{E} = -\vec{\nabla}V$ , substituindo essa expressão na equação anterior, obtém-se:

$$\vec{J}_{\text{elétrico}} = -zFu[C] \vec{\nabla}V. \quad (65)$$

Combinando as equações (65) e (61) tem-se a equação de Nernst–Planck para o fluxo total molar de íons:

$$\vec{J}_{\text{total}} = \vec{J}_{\text{elétrico}} + \vec{J}_{\text{difusão}}, \quad (66)$$

$$\vec{J}_{\text{total}} = -\left(zFu[C] \vec{\nabla}V + uRT \vec{\nabla}[C]\right). \quad (67)$$

Considerando uma situação unidimensional, ao longo da direção  $x$ , têm-se:

$$J_{\text{total}} = - \left( zFu[C] \frac{\partial V}{\partial x} + uRT \frac{\partial [C]}{\partial x} \right), \quad (68)$$

em que  $J_{\text{total}}$  é o fluxo molar ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).

Também é comum expressar essa relação em termos de grandezas microscópicas, utilizando a equivalência  $\frac{k_B T}{q} = \frac{RT}{F}$ , com  $q$  sendo a carga elementar do elétron e  $N_A$  o número de Avogadro, de modo que  $F = N_A q$ . Isso leva à forma:

$$J_{\text{total}} = - \left( zqu[C] \frac{\partial V}{\partial x} + uk_B T \frac{\partial [C]}{\partial x} \right), \quad (69)$$

$k_B$  é a constante de Boltzman e seu valor é de  $1,381 \times 10^{-23} \text{ J/K}$ ,  $N_A$  é o número de Avogadro e vale aproximadamente  $6,022 \times 10^{23} \text{ mol}^{-1}$ , por fim,  $q$  é a carga elementar equivalente a  $1,602 \times 10^{-19} \text{ C}$ .

Multiplicando a expressão da Eq. (81) por  $zF$ , para converter o fluxo molar em densidade de corrente elétrica e denotando a densidade de corrente por  $i$ , obtém-se:

$$\vec{i} = zF \vec{J}_{\text{total}} = - (zFuRT \vec{\nabla}[C] + z^2 F^2 u [C] \vec{\nabla}V), \quad (70)$$

portando, a unidade de medida de  $\vec{i}$  é  $\text{A} \cdot \text{m}^{-2}$ .

### 3.1.2 Equação de Nernst

O desenvolvimento de um potencial de Nernst depende da existência de um gradiente de concentração para um tipo íon e da presença de canais iônicos seletivos a esse íon específico (ASHRAFUZZAMAN; TUSZYNSKI, 2013). Partindo da forma unidimensional e molar da equação de Nernst–Planck, o fluxo molar para uma espécie de íon é dada por:

$$J(x) = -D \left( \frac{\partial C}{\partial x} + \frac{zF}{RT} C \frac{\partial V}{\partial x} \right), \quad (71)$$

em que  $J(x)$  é o fluxo molar ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),  $D$  o coeficiente de difusão considerado constante,  $C(x)$  a concentração molar,  $z$  a valência do íon,  $F$  a constante de Faraday,  $R$  a constante universal dos gases,  $T$  a temperatura absoluta e  $V(x)$  o potencial elétrico.

No equilíbrio eletroquímico, o fluxo líquido de íons é considerado nulo, logo,  $J(x) = 0$ , essa condição implica que:

$$\frac{\partial C}{\partial x} + \frac{zF}{RT} C \frac{\partial V}{\partial x} = 0. \quad (72)$$

Reescrevendo a equação de forma separável e integrando ambos os lados ao longo do caminho que atravessa a membrana, considerando os pontos interno (in) e externo (ext):

$$\frac{1}{C} \frac{\partial C}{\partial x} = - \frac{zF}{RT} \frac{\partial V}{\partial x}. \quad (73)$$

$$\int_{[C]_{\text{in}}}^{[C]_{\text{ext}}} \frac{d[C]}{[C]} = -\frac{zF}{RT} \int_{V_{\text{in}}}^{V_{\text{ext}}} dV. \quad (74)$$

As integrais reduzem-se a diferenças finitas:

$$\ln \frac{[C]_{\text{ext}}}{[C]_{\text{in}}} = -\frac{zF}{RT} (V_{\text{ext}} - V_{\text{in}}). \quad (75)$$

Sendo o potencial de Membrana definido como  $V_m \equiv V_{\text{in}} - V_{\text{ext}}$ , obtém-se a Equação de Nernst na forma macroscópica:

$$V_m = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[C]_{\text{ext}}}{[C]_{\text{in}}}. \quad (76)$$

De forma equivalente, utilizando as grandezas microscópicas, a equação pode ser escrita como:

$$V_m = \frac{k_B T}{zq} \ln \frac{[C]_{\text{ext}}}{[C]_{\text{in}}}, \quad (77)$$

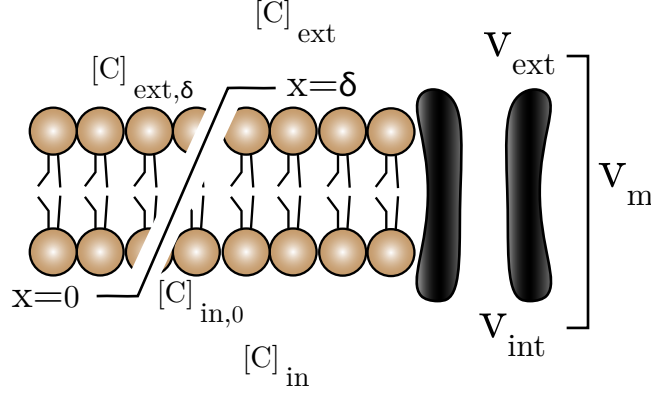
Essa equação descreve o potencial de equilíbrio eletroquímico para um único íon em função das concentrações intra e extracelulares, da temperatura e das propriedades do íon. Para uma membrana hipotética, permeável exclusivamente a um único íon, a equação de Nernst fornece o valor do potencial de repouso (ENDRESEN; HALL K. HØYE; MYRHEIM, 2000).

### 3.1.3 Equação de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK)

Para derivar a equação de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK), que descreve o potencial de membrana considerando a contribuição simultânea de múltiplos íons, são necessárias quatro premissas fundamentais. Primeiramente, assume-se que os íons atravessam a membrana sob a ação combinada de difusão e campo elétrico, de modo análogo à dinâmica descrita pela equação de Nernst-Planck para soluções livres. Em segundo lugar, o campo elétrico é considerado uniforme ao longo de toda a membrana, implicando que os campos locais gerados por cada íon não são percebidos pelos demais (HILLE, 2013). Em terceiro lugar, considera-se que as concentrações iônicas nas superfícies da membrana são diretamente proporcionais às concentrações das soluções aquosas adjacentes. Por fim, a membrana é tratada como homogênea em suas propriedades físico-químicas (HODGKIN; KATZ, 1949).

Dessa forma, a Fig. 21 apresenta um modelo de uma membrana homogênea de espessura  $\delta$ . Nesta representação, a membrana é tratada como um plano contínuo de moléculas lipídicas, com as superfícies interna e externa correspondendo, respectivamente, a  $x = 0$  e  $x = \delta$ . As concentrações de um íon nas regiões adjacentes à membrana são indicadas por  $[C]_{\text{in},0}$  para a face interna próximo ao citoplasma, e  $[C]_{\text{ext},\delta}$  para a face externa no ambiente extracelular, enquanto  $[C]_{\text{in}}$  e  $[C]_{\text{ext}}$  representam as concentrações variáveis ao longo da membrana.

**Figura 21 – Configuração de uma membrana permeável a íons.** Representação esquemática de uma membrana biológica homogênea de espessura  $\delta$ . As faces interna e externa da membrana correspondem a  $x = 0$  e  $x = \delta$ , respectivamente. As concentrações do íon nas regiões adjacentes à membrana são indicadas por  $[C]_{\text{in},0}$  (interna) e  $[C]_{\text{ext},\delta}$  (externa), enquanto  $[C]_{\text{in}}$  e  $[C]_{\text{ext}}$  representam concentrações variáveis ao longo da membrana.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (FAIN, 2014)

O potencial elétrico é definido pela relação  $E = -\frac{\partial V}{\partial x}$ . Ao integrar o campo elétrico ao longo da espessura da membrana, tem-se:

$$V(\delta) - V(0) = - \int_0^{\delta} E dx = -E\delta. \quad (78)$$

Como o campo é considerado constante no interior da membrana, pode-se escrever o potencial de membrana como:

$$V_m = V_{\text{in}} - V_{\text{ext}} = E\delta, \quad (79)$$

de modo que o campo elétrico é expresso por:

$$E = \frac{V_m}{\delta}. \quad (80)$$

Admitindo-se válida a equação de Nernst-Planck, o fluxo de corrente iônica unidimensional é dado por:

$$i = -zFD \frac{\partial [C]}{\partial x} - z^2 F^2 \frac{D}{RT} [C] \frac{\partial V}{\partial x}, \quad (81)$$

em que  $z$  é a valência do íon,  $F$  a constante de Faraday,  $D$  o coeficiente de difusão e  $R$  a constante universal dos gases.

Substituindo a Eq. (80) na Eq. (81), obtém-se:

$$i = -zFD \frac{\partial [C]}{\partial x} + z^2 F^2 \frac{D}{RT} \frac{V_m}{\delta} [C]. \quad (82)$$

Dividindo ambos os lados da expressão anterior por  $-DFz$  e reorganizando os termos, chega-se à seguinte equação diferencial ordinária linear:

$$\frac{d[C]}{dx} - \frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} [C] = -\frac{i}{DFz}. \quad (83)$$

A Eq. (83) pode ser escrita na forma:

$$\frac{d[C]}{dx} - a[C] = b, \quad \text{com} \quad a = \frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta}, \quad b = -\frac{i}{DFz}. \quad (84)$$

Essa é uma equação diferencial linear de primeira ordem, cuja solução pode ser obtida, por exemplo, pelo método dos fatores integrantes conforme o Apêndice A, sua solução geral é dada por:

$$[C](x) = \frac{b}{a} + [C]'e^{ax}, \quad (85)$$

onde  $[C]'$  é uma constante de integração.

Considerando  $x = 0$  (face interna da membrana) e  $[C] = [C]_{in,0}$ , obtém-se:

$$[C]' = [C]_{in,0} - \frac{b}{a}. \quad (86)$$

Substituindo esse resultado na Eq. (85), a concentração em qualquer ponto  $x$  é:

$$[C](x) = \frac{b}{a} + \left( [C]_{in,0} - \frac{b}{a} \right) e^{ax}. \quad (87)$$

Para  $x = \delta$  (face externa), tem-se  $[C] = [C]_{ext,\delta}$ , resultando em:

$$[C]_{ext,\delta} = \frac{b}{a} + \left( [C]_{in,0} - \frac{b}{a} \right) e^{a\delta}. \quad (88)$$

Rearranjando os termos, obtém-se:

$$\frac{b}{a} = \frac{[C]_{ext,\delta} - e^{a\delta}[C]_{in,0}}{1 - e^{a\delta}}. \quad (89)$$

Substituindo os valores de  $a$  e  $b$  definidos no Apêndice A ( Sec. 7) e isolando o fluxo de corrente  $i$ , chega-se a:

$$i = D \frac{z^2 F^2}{RT} \frac{V_m}{\delta} \left[ \frac{[C]_{ext,\delta} - e^{\frac{FzV_m}{RT}} [C]_{in,0}}{1 - e^{\frac{FzV_m}{RT}}} \right]. \quad (90)$$

Segundo Hodgkin e Katz, assume-se que as concentrações exatamente nas superfícies da membrana ( $x = 0$  e  $x = \delta$ ) são proporcionais às concentrações na solução por meio de um coeficiente de partição  $\beta$ :

$$[C]_{in,0} = \beta[C]_{in}, \quad [C]_{ext,\delta} = \beta[C]_{ext}. \quad (91)$$

Definindo a constante de permeabilidade  $P = \frac{D\beta}{\delta}$ , a Eq. (90) torna-se:

$$I_i = P_i V_m z^2 \frac{F^2}{RT} \left[ \frac{[C]_{ext} - e^{\frac{FzV_m}{RT}} [C]_{in}}{1 - e^{\frac{FzV_m}{RT}}} \right], \quad (92)$$

Ao adicionar a constante de permeabilidade  $P_i$ , obtém-se a corrente total associada ao íon  $i$ , denotada por  $I_i$  e expressa em ampères (A). Essa distinção segue a convenção da

eletrofisiologia, a segundo a qual  $i$  corresponde à densidade de corrente e  $I_i$  à corrente efetiva que atravessa a membrana. Portanto a Eq. (92) corresponde à equação de corrente de Goldman (ou GHK). Ela relaciona a corrente através da membrana com a voltagem, a permeabilidade e as concentrações iônicas intra e extracelulares.

Assumindo que os íons não interagem entre si, a corrente total é dada pela soma das correntes individuais,  $I_{\text{Total}} = I_{K^+} + I_{Na^+} + I_{Cl^-}$ . No equilíbrio eletroquímico,  $I_{\text{Total}} = 0$ , e considerando as respectivas valências, obtém-se:

$$P_K V_m \frac{F^2}{RT} \left[ \frac{[K^+]_{\text{ext}} - e^{\frac{FV_m}{RT}} [K^+]_{\text{in}}}{1 - e^{\frac{FV_m}{RT}}} \right] + P_{Na} V_m \frac{F^2}{RT} \left[ \frac{[Na^+]_{\text{ext}} - e^{\frac{FV_m}{RT}} [Na^+]_{\text{in}}}{1 - e^{\frac{FV_m}{RT}}} \right] + P_{Cl} V_m \frac{F^2}{RT} \left[ \frac{[Cl^-]_{\text{in}} - e^{\frac{FV_m}{RT}} [Cl^-]_{\text{ext}}}{1 - e^{\frac{FV_m}{RT}}} \right] = 0.$$

Após simplificações algébricas, chega-se à forma logarítmica:

$$V_m = \left( \frac{RT}{F} \right) \ln \left( \frac{P_K [K^+]_{\text{ext}} + P_{Na} [Na^+]_{\text{ext}} + P_{Cl} [Cl^-]_{\text{in}}}{P_K [K^+]_{\text{in}} + P_{Na} [Na^+]_{\text{in}} + P_{Cl} [Cl^-]_{\text{ext}}} \right). \quad (93)$$

A Eq. (93) é conhecida como equação de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK) e fornece o potencial de membrana em função das permeabilidades e das concentrações iônicas intra e extracelulares, constituindo uma das expressões fundamentais da neurofisiologia celular.

Embora as equações de Nernst e de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK) possam parecer semelhantes, elas descrevem situações fisiológicas distintas, refletindo um contraste fundamental entre estados de equilíbrio e de não equilíbrio. A equação de Nernst caracteriza um verdadeiro estado de equilíbrio termodinâmico, no qual não há fluxo líquido de íons através da membrana. Ela pode ser deduzida diretamente a partir dos princípios da termodinâmica, estabelecendo uma relação necessária entre as energias livres elétrica e de concentração, independentemente da estrutura da membrana ou do mecanismo de transporte (HILLE, 2013).

Em contraste, a equação de Goldman-Hodgkin-Katz, também conhecida como equação de voltagem em corrente zero, descreve um estado estacionário dissipativo. Nesse regime, há fluxos iônicos líquidos e constantes através da membrana, mas de modo que a soma algébrica das correntes iônicas seja nula, resultando em uma corrente elétrica total igual a zero (HILLE, 2013).

Originalmente, as equações de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK) foram desenvolvidas para descrever a permeabilidade global da membrana plasmática, considerando o comportamento coletivo dos íons atravessando a membrana. No entanto, com os avanços da eletrofisiologia e da biologia molecular, é possível isolar e caracterizar as contribuições específicas de diferentes tipos de canais iônicos. Isso permitiu a aplicação das equações de GHK em contextos mais específicos, possibilitando a análise das propriedades individuais desses canais, como sua seletividade e condutância, temas que serão abordados mais adiante. Por fim, a equação de voltagem de GHK constitui uma formulação compacta e

eficaz para descrever experimentalmente a seletividade iônica de canais específicos (HILLE, 2013).

Embora o modelo de neurônio proposto por Hodgkin e Huxley, em 1952, tenha utilizado a Lei de Ohm para descrever as correntes de sódio ( $I_{Na}$ ) e potássio ( $I_K$ ) por meio de condutâncias variáveis ( $g_{Na}$ ,  $g_K$ ), observações experimentais posteriores mostraram que os canais iônicos em vertebrados podem exibir uma leve retificação instantânea, isto é, a corrente flui com maior facilidade do lado onde a concentração de íons permeantes é mais elevada. Esse comportamento é mais bem descrito pela equação de corrente de Goldman-Hodgkin-Katz (GHK), que considera simultaneamente os gradientes de concentração e o potencial elétrico (HILLE, 2013).

Assim, em modelos mais refinados, a equação de GHK é empregada para substituir ou complementar a descrição baseada na Lei de Ohm, oferecendo uma representação mais precisa das correntes iônicas observadas experimentalmente. Nesses casos, as permeabilidades ( $P_{Na}$ ,  $P_K$ ) tornam-se parâmetros mais adequados do que as condutâncias elétricas ( $g_{Na}$ ,  $g_K$ ) para caracterizar a passagem de íons por canais abertos (HILLE, 2013).

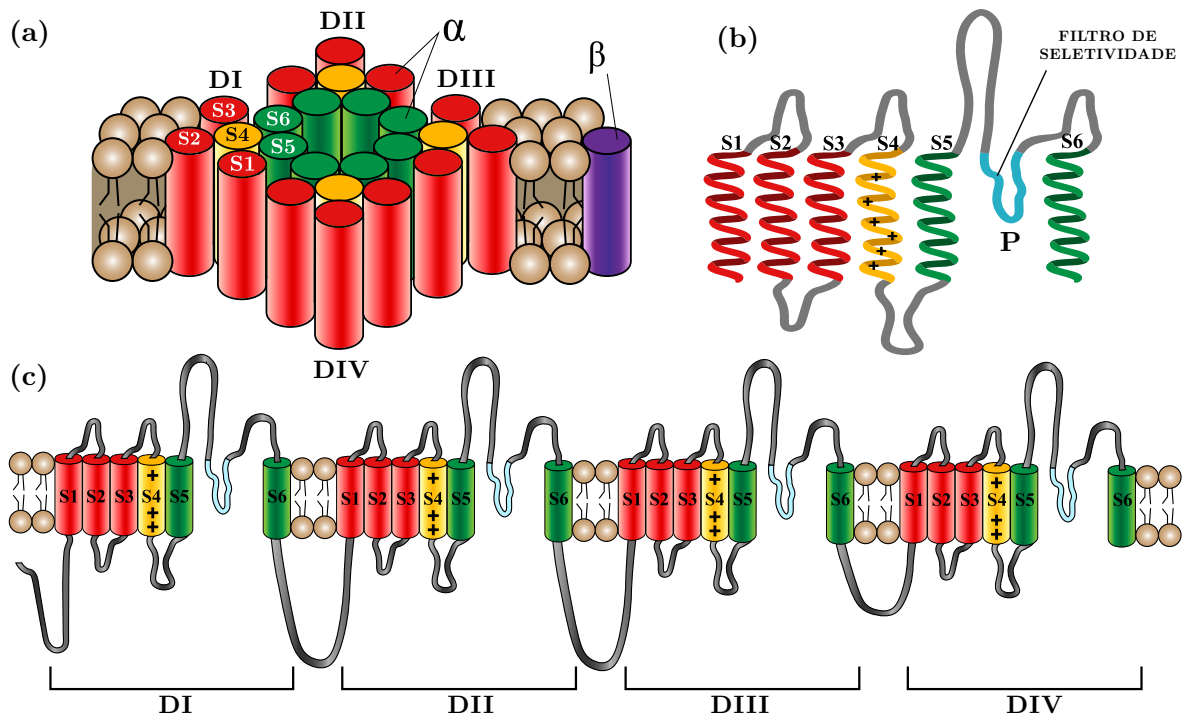
### 3.2 POTENCIAL DE AÇÃO

A fase subsequente ao estado de repouso é denominada potencial de ação, durante a qual os impulsos elétricos são gerados e propagados ao longo da membrana neuronal. Para compreender adequadamente a dinâmica que sustenta essa fase, é essencial considerar aspectos fisiológicos dos canais iônicos dependentes de voltagem, conhecidos como *Voltage-Gated Ion Channels* (VGICs). Esses canais desempenham papel central na iniciação e condução do potencial de ação. Sua seletividade a um tipo específico de íon é determinada por características estruturais, como o diâmetro do poro e o filtro de seletividade P, conforme ilustrado na Fig. 22b. Assim, somente íons que apresentam tamanho e propriedades químicas compatíveis com o poro do canal são capazes de atravessá-lo (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

Os canais iônicos dependentes de voltagem (VGICs) são grandes polipeptídeos constituídos por aproximadamente 2000 aminoácidos e estão amplamente distribuídos em diversos tecidos do corpo humano, com maior concentração nos nervos, músculos e no coração. Estruturalmente, como ilustrado na Fig. 22a, o canal de sódio voltagem-dependente (VGSC, do inglês *Voltage-Gated Sodium Channel*) é formado por quatro domínios homólogos DI, DII, DIII e DIV, cada um contendo entre 300 e 400 aminoácidos.

Conforme mostra a Fig. 22b, cada domínio é composto por seis segmentos transmembranares com estrutura  $\alpha$ -helicoidal (denominados S1 a S6), interconectados por alças intra e extracelulares chamadas *loops*, representadas em cinza na figura. Já a Fig. 22c fornece uma representação alternativa da estrutura mostrada em (a), destacando os aminoácidos relevantes.

**Figura 22 – Estrutura do canal voltagem-dependente de sódio.** Representação esquemática do canal seletivo ao íon  $\text{Na}^+$ , cuja abertura é regulada por variações no potencial de membrana. Em (a), observa-se a subunidade  $\alpha$ , que formam quatro domínios homólogos (DI–DIV), cada um com seis segmentos transmembranares (S1–S6). O segmento S4 atua como sensor de voltagem e os segmentos S5–S6 formam o poro central. A subunidade  $\beta$  em roxo exerce função moduladora. Em (b), destaca-se o filtro de seletividade P, responsável pela passagem preferencial de íons  $\text{Na}^+$ . Em (c), apresenta-se os quatro domínios conectados pelas alças intracelulares e extracelulares que contribuem para os processos de ativação e inativação do canal.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (AMIN; ASGHARI-ROODSARI; TAN, 2010) e (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

Do ponto de vista funcional, cada domínio pode ser dividido em duas regiões principais: a região sensora de voltagem, composta pelo segmento S4, que possui resíduos carregados positivamente, e a região formadora do poro, responsável pela seletividade e condução iônica (GHOVANLOO et al., 2016; GAWALI; TODT, 2016; BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

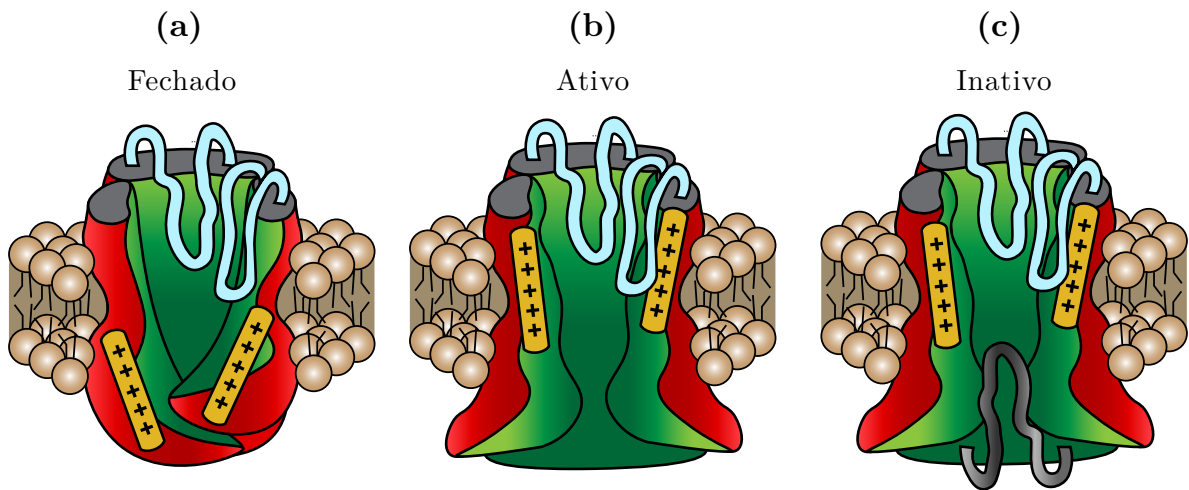
Na Fig. 22, as subunidades principais  $\alpha$  responsáveis pela formação do poro (segmentos S5 e S6), estão destacadas em verde, enquanto as subunidades auxiliares  $\alpha$  estão representadas nas cores vermelha e amarela (segmentos S1 a S4). Embora esses últimos segmentos não participem diretamente da formação do poro, eles compõem os chamados domínios de detecção de voltagem, ou *Voltage-Sensing Domains* (VSD), os quais exercem um papel essencial na modulação da abertura e fechamento do canal em resposta a variações no potencial de membrana (GHOVANLOO et al., 2016).

A abertura dos canais iônicos dependentes de voltagem (VGICs) é mediada, princi-



palmente, pelo segmento S4, destacado em amarelo na Fig. 22. Esse segmento distingue-se por conter resíduos de aminoácidos com cargas positivas, tornando-o particularmente sensível às variações do potencial elétrico através da membrana. Estímulos externos que promovem a despolarização da célula, ou seja, a redução da diferença de potencial entre os meios intra e extracelular, desencadeiam o deslocamento do segmento S4. Esse movimento, por sua vez, induz mudanças conformacionais na estrutura do canal, culminando em sua abertura. A figura a seguir ilustra esse processo de dinâmica conformacional associada à detecção de voltagem (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

**Figura 23 – Estados funcionais do canal de sódio voltagem-dependente.** Em (a) o canal encontra-se fechado, porém ativável. Em (b) o canal está ativo com a abertura induzida pela movimentação do segmento S4 (estrutura amarela). Em (c) o canal está aberto, mas inativo devido à alça de inativação que bloqueia fisicamente o poro.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

O potencial de ação é iniciado quando o potencial de membrana atinge um valor crítico denominado limiar, nesse momento ocorre a abertura dos VGICs. Inicialmente, os canais de sódio voltagem-dependentes (VGSCs) são ativados, permitindo um influxo significativo de  $Na^+$  na célula. Esse fluxo aumenta a permeabilidade da membrana ao sódio em relação ao potássio, promovendo uma despolarização rápida da membrana. Como consequência, mais VGSCs são progressivamente ativados em um mecanismo de retroalimentação positiva, caracterizando a fase ascendente do potencial de ação, também conhecida como fase de despolarização (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

Quase instantaneamente, após a sua ativação, os canais de sódio voltagem-dependentes (VGSCs) entram em um estado funcional denominado período refratário absoluto. Durante esse intervalo, mesmo estímulos supraliminares são incapazes de reativar os canais, impedindo a geração de um novo potencial de ação (GHOVANLOO et al., 2016).

Esse bloqueio ocorre porque, logo após a abertura, o fluxo de íons através do canal

é interrompido pela ação de um segmento intracelular localizado entre os domínios DIII e DIV. Esse segmento atua como uma alça inativadora, que se desloca para o interior do poro do canal e o bloqueia fisicamente, impedindo a passagem de íons e deixando-o inativo, como ilustra a Fig. 23c (GHOVANLOO et al., 2016).

Consequentemente, somente os canais adjacentes estão suscetíveis à ativação. Esse fenômeno assegura a propagação unidirecional do potencial de ação ao longo da membrana. Além disso, a recuperação da capacidade de ativação requer que o potencial de membrana retorne a valores suficientemente negativos (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016). Dessa forma, a inativação dos canais de sódio voltagem-dependentes (VGSCs) garante um controle preciso da excitabilidade elétrica da célula. Esse mecanismo impede a reabertura imediata dos canais após sua ativação, evitando a ocorrência de disparos repetitivos ou uma repolarização desordenada da membrana (GAWALI; TODT, 2016). A fase ascendente do potencial de ação prossegue até que o potencial de membrana atinja seu valor de pico, tipicamente em torno de  $V_m = +40 \text{ mV}$  (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

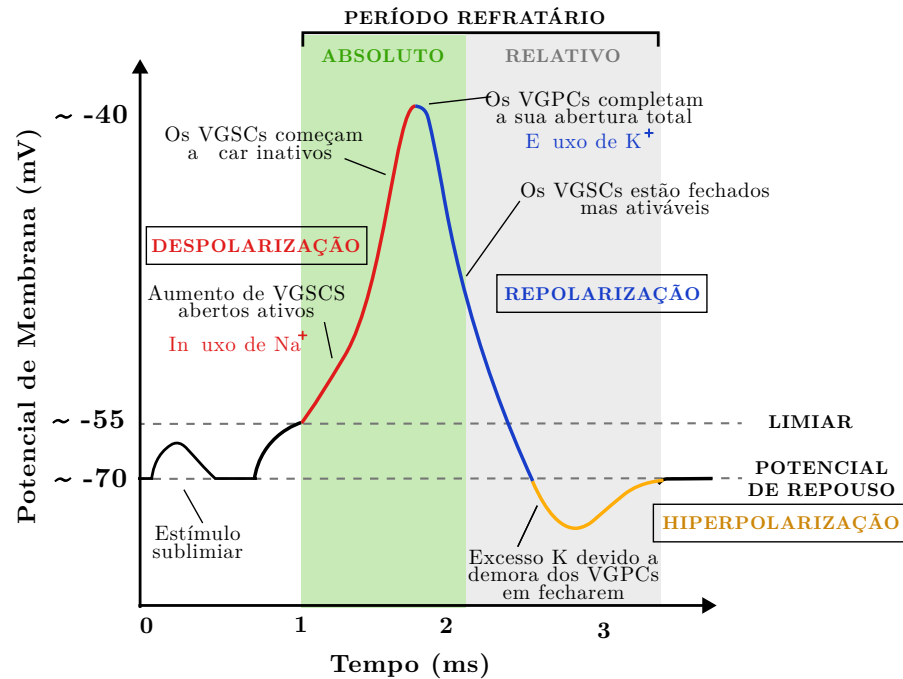
Nesse estágio, os canais de potássio voltagem-dependentes, do inglês *Voltage-Gated Potassium Channels* (VGPC) completam sua abertura, processo iniciado cerca de 1 milissegundo antes, também em resposta à despolarização da membrana. Com a membrana altamente despolarizada, é estabelecida uma força eletroquímica favorável à saída de  $K^+$ , que rapidamente difundem-se para o meio extracelular. Esse fluxo de potássio promove a redução do potencial de membrana, conduzindo à fase decrescente do potencial de ação, conhecida como repolarização (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

Durante essa fase, a permeabilidade ao sódio torna-se mínima, fazendo com que o potencial de membrana se aproxime ao potencial de equilíbrio do potássio ( $V_K$ ). Esse efeito, somado à cinética lenta de fechamento dos VGPCs, dá origem à fase de hiperpolarização, na qual o potencial de membrana torna-se temporariamente mais negativo do que o potencial de repouso. Esse estado persiste até que os VGPCs retornem completamente ao estado fechado (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

O período subsequente ao refratário absoluto é denominado período refratário relativo. Durante essa fase, a geração de um novo potencial de ação ainda é possível, porém requer um estímulo despolarizante de maior intensidade do que o limiar habitual. Isso ocorre porque uma parcela dos canais de sódio voltagem-dependentes (VGSCs) já retornou ao estado fechado e prontamente ativável, enquanto outra parcela permanece inativada. Esse intervalo se estende até que o potencial de membrana seja completamente restaurado ao valor de repouso (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

A Fig. 24 ilustra as flutuações do potencial de membrana ao longo do tempo durante a propagação do impulso elétrico. A Tabela 4 apresenta um resumo das principais fases do potencial de ação, ilustradas esquematicamente na Fig. 24, destacando os eventos eletroquímicos que caracterizam cada etapa desse processo dinâmico.

**Figura 24 – Potencial de ação.** Variação temporal do potencial de membrana  $V_m$  em resposta a um estímulo supralimiar. O processo inicia-se com a despolarização, decorrente da abertura dos canais de sódio voltagem-dependentes (VGSCs) e do consequente influxo de  $\text{Na}^+$ . Em seguida, ocorre a repolarização, caracterizada pelo fechamento dos VGSCs e abertura dos canais de potássio voltagem-dependentes (VGKCs), promovendo o efluxo de  $\text{K}^+$ . O período refratário absoluto corresponde ao intervalo em que novos potenciais de ação não podem ser gerados, seguido do período refratário relativo, no qual o limiar de excitação é temporariamente elevado. Por fim, observa-se a hiperpolarização, causada pela demora no fechamento dos VGKCs, antes da membrana retornar ao potencial de repouso.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025).. Adaptada de (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

**Tabela 4 – Fases do potencial de ação.** Etapas do ciclo eletrofisiológico neuronal, destacando os principais eventos iônicos envolvidos.

Fase	Descrição
Potencial de repouso	Potencial em torno de $-65$ mV. Os canais voltagem-dependentes encontram-se fechados, mas aptos à ativação.
Despolarização	A abertura dos VGSCs permite a entrada de $\text{Na}^+$ , tornando o interior da célula mais positivo.
Repolarização	Inativação dos VGSCs e abertura dos VGKCs. Saída de $\text{K}^+$ e restauração da negatividade interna.
Hiperpolarização	O fechamento lento dos VGKCs altera o potencial de membrana para um valor mais negativo.
Refratário absoluto	Os VGSCs encontram-se inativos, logo, nenhum estímulo consegue gerar novo potencial de ação.
Refratário relativo	Alguns VGSCs continuam inativos, mas um novo potencial pode ser disparado, no entanto, requer um estímulo mais forte que o anterior.

Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

#### 4 MODELO DE NEURÔNIO HODGKING-HUXLEY

O modelo de neurônio Huber-Braun (HB), cuja versão discretizada constitui o foco central deste trabalho, baseia-se no modelo Hodgkin-Huxley (HH). Portanto, uma compreensão aprofundada do modelo HH é essencial para uma adequada contextualização e análise desta pesquisa.

Em 1952, Alan Hodgkin e Andrew Huxley publicaram cinco artigos apresentando os seus resultados experimentais e um modelo capaz de descrever os mecanismos de propagação do potencial de ação em neurônios. Este modelo pioneiro lhes rendeu o Prêmio Nobel de Fisiologia e Medicina em 1963.

A hipótese teórica inicial proposta por Goldman, que considera um campo elétrico constante através da membrana, foi fundamental para a formulação e análise dos experimentos conduzidos por Hodgkin e Huxley. Com base nessa suposição, a corrente total  $I$  que atravessa a membrana neuronal pôde ser decomposta em duas componentes: uma corrente capacitiva  $I_c$ , associada à separação de cargas entre as faces interna e externa da membrana, e uma corrente iônica  $I_i$ , resultante do fluxo de íons através dos canais iônicos voltagem-dependentes (HODGKIN; HUXLEY, 1952).

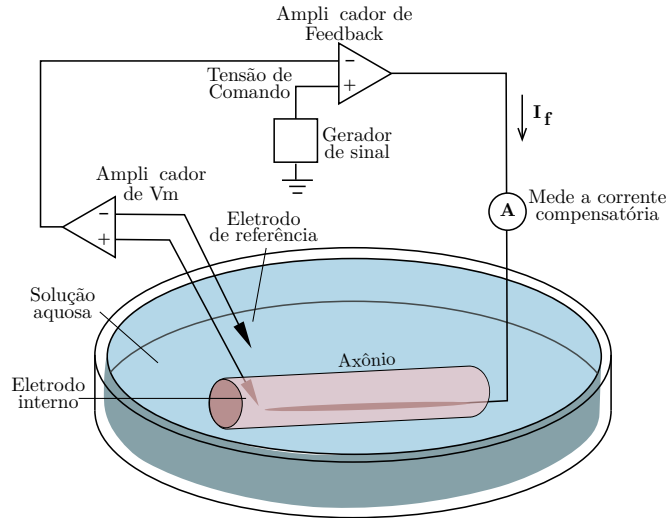
$$I(t) = I_c(t) + \sum I_i(t) \quad (94)$$

Na época, as ferramentas e técnicas disponíveis para investigar os impulsos elétricos em membranas excitáveis eram limitadas. A técnica de *voltage-clamp*, empregada por Hodgkin e Huxley, exigia células com dimensões suficientemente grandes para permitir a inserção de eletrodos sem comprometer sua integridade estrutural. Nesse contexto, o axônio gigante da lula da espécie *Loligo forbesii* revelou-se um sistema ideal para a condução dos experimentos, por atingir até 1 mm de diâmetro.

Na prática, o experimento consistia em submergir o axônio gigante da lula em uma solução salina, reproduzindo as condições iônicas do meio extracelular. Um microeletrodo era inserido no interior do axônio para medir o potencial de membrana, enquanto outro permanecia em contato com a solução, servindo de referência externa. Assim, a técnica permitia controlar o potencial transmembrana (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

O primeiro amplificador era responsável pela medição do potencial de membrana ( $V_m$ ), então, o sinal obtido era encaminhado ao segundo amplificador, cuja função consistia em comparar  $V_m$  com a tensão de comando previamente estabelecida, conforme ilustrado na Fig. 25.

**Figura 25 – Técnica de *Voltage-Clamp*.** Ilustração do experimento realizado com o axônio gigante da lula para o controle e registro das variações de potencial de membrana.



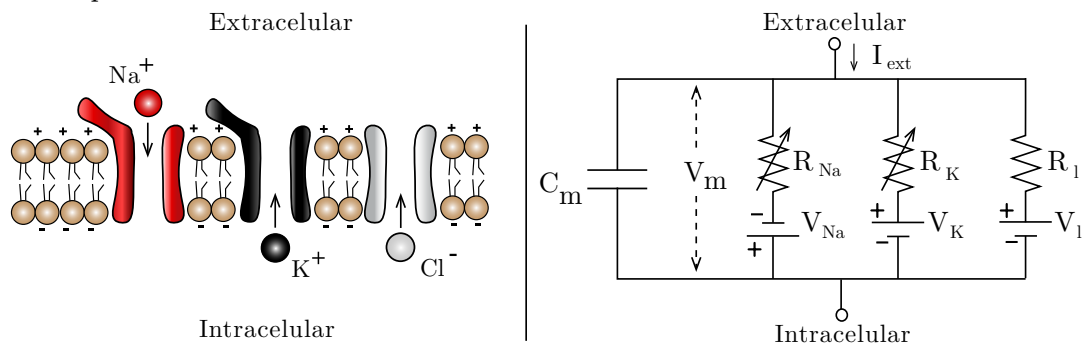
Fonte: Elaborado pelo autor (2024). Adaptada de (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016).

Caso o potencial de membrana ( $V_m$ ) registrado divergisse da tensão de comando, o segundo amplificador gerava uma corrente compensatória, a ser injetada ou retirada do axônio, conforme a direção necessária para manter o potencial de membrana em um valor pré-estabelecido. A corrente injetada ( $I_F$ ) era medida por um amperímetro, para assegurar que seu valor correspondesse à corrente que atravessaria os canais iônicos da membrana. Esse mecanismo de retroalimentação permitiu quantificar os fluxos iônicos individuais e possibilitou a análise das condutâncias iônicas e das variações na permeabilidade da membrana durante o potencial de ação.

Como resultados preliminares, os pesquisadores identificaram três componentes principais de corrente associadas ao movimento iônico através da membrana: a corrente de sódio ( $I_{Na}$ ), a corrente de potássio ( $I_K$ ) e uma terceira componente residual, denominada corrente de vazamento ou *leak current* ( $I_l$ ). Em experimentos realizados sob condições de baixa concentração extracelular de sódio, eles verificaram que a membrana tornou-se inexcitável e, a partir desse resultado, pode-se concluir que a corrente de vazamento é constituída principalmente pelo fluxo de íons cloreto ( $Cl^-$ ).

Por conveniência, devido à natureza elétrica dos processos que regem a excitabilidade neuronal, cada estrutura fundamental da célula, envolvida na geração e propagação do potencial de ação, foi representada por um componente de um circuito elétrico conforme ilustrado na Fig. 26 (HODGKIN; HUXLEY, 1952).

**Figura 26 – Circuito equivalente da membrana neuronal.** Representação esquemática do circuito equivalente proposto por Hodgkin e Huxley (HODGKIN; HUXLEY, 1952) para reproduzir o comportamento eletrofisiológico da membrana de um neurônio observado experimentalmente. À esquerda, ilustram-se os principais íons que atravessam a membrana ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  e  $\text{Cl}^-$ ) movendo-se através dos seus respectivos canais iônicos seletivos, representados pela correspondência de cores. À direita, apresenta-se o circuito correspondente: o capacitor  $C_m$  representa a capacidade da membrana de armazenar cargas elétricas; as resistências  $R_{\text{Na}}$ ,  $R_{\text{K}}$  e  $R_l$  modelam a condutância específica dos canais de sódio, potássio e de vazamento (leak), respectivamente; e as fontes de potencial  $V_{\text{Na}}$ ,  $V_{\text{K}}$  e  $V_l$  correspondem aos potenciais de equilíbrio de cada íon, determinados pelas suas concentrações intra e extracelulares. A corrente  $I_{\text{ext}}$  representa uma corrente externa aplicada experimentalmente.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025). Adaptada de (HODGKIN; HUXLEY, 1952).

Os capacitores são dispositivos capazes de armazenar carga elétrica, geralmente compostos por duas placas condutoras paralelas separadas por um material dielétrico. Quando uma diferença de potencial é aplicada entre essas placas, ocorre o acúmulo de cargas opostas em suas superfícies, gerando um campo elétrico entre elas. A quantidade de carga acumulada é diretamente proporcional à tensão aplicada (ALEXANDER; SADIKU, 2012).

No contexto neuronal, a bicamada lipídica da membrana plasmática comporta-se como um capacitor, cuja capacitância é representada por  $C_m$ . Devido à sua espessura extremamente reduzida (inferior a 5 nanômetros), a carga elétrica acumula-se nas superfícies internas e externas da membrana (BEAR; CONNORS; PARADISO, 2016). As variações regionais na composição lipídica da membrana são desconsideradas, ou seja, assume-se uma capacitância constante ao longo de toda a extensão celular. Essa hipótese constitui uma aproximação válida e amplamente utilizada em modelos eletrofisiológicos de neurônios (FAIN; O'DDEL, 2014).

Em condutores metálicos, como fios, a corrente elétrica é composta pelo movimento de elétrons, que possuem carga negativa. Por convenção, a direção da corrente elétrica é definida como oposta ao sentido do fluxo dos elétrons (ALEXANDER; SADIKU, 2012). Em contraste, nas membranas celulares, a corrente é gerada pelo movimento de cátions e ânions através dos canais iônicos presentes na membrana (FAIN; O'DDEL, 2014). Com base no circuito equivalente representado na Fig. 26, a corrente total que atravessa a

membrana pode ser expressa como:

$$I = I_c + I_{Na} + I_K + I_l - I_{ext}, \quad (95)$$

nessa expressão,  $I_c$  representa a corrente capacitiva associada à variação temporal do potencial de membrana,  $I_{Na}$ ,  $I_K$  e  $I_l$  correspondem, respectivamente, às correntes iônicas de sódio, potássio e de vazamento, e  $I_{ext}$  denota a corrente externa aplicada experimentalmente por meio dos eletrodos.

Ao derivar no tempo a equação da capacitância, tem-se:

$$q = C_m V_m \Rightarrow \frac{dq}{dt} = C_m \frac{dV_m}{dt}. \quad (96)$$

Assim, a respectiva corrente capacitiva é dada por:

$$I_c = C_m \frac{dV_m}{dt}. \quad (97)$$

Já os canais iônicos voltagem-dependentes são representados por resistores variáveis devido a sua dependência ao potencial aplicado, enquanto os canais de vazamento são análogos a um resistor não variável, assim, aplicando a Lei de Ohm, obtém-se:

$$I_i = \frac{V_{elq}}{R_i} \quad (98)$$

Sendo o potencial de equilíbrio eletroquímico ( $V_{elq}$ ) definido como a diferença entre o potencial de membrana  $V_m$  e o potencial de equilíbrio do íon, também denominado potencial de Nernst ( $V_i$ ), a Eq. (98) pode ser reescrita como:

$$I_i = \frac{V_m - V_i}{R_i} \quad (99)$$

Em muitos contextos, é mais conveniente expressar a propriedade elétrica da membrana em termos de condutância ao invés de resistência. Sendo a condutância  $g$  definida como o inverso da resistência elétrica ( $g = 1/R$ ) (FAIN; O'DDEL, 2014), então, a equação anterior tem a forma:

$$I_i = g_i(V_m - V_i) \quad (100)$$

Ao aplicar a Lei de Kirchhoff ao circuito da Fig. 26 e substituir as correntes da Eq. (94) pelas obtidas em Eq. (97) e Eq. (100), têm-se:

$$I_c + I_i - I_{ext} = 0 \quad (101)$$

$$C_m \frac{dV_m}{dt} + g_i(V_m - V_i) - I_{ext} = 0 \quad (102)$$

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = -g_i(V_m - V_i) + I_{ext} \quad (103)$$

Logo, a equação que descreve o potencial de membrana, considerando  $i = Na, K$  e  $l$ , é:

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = -g_K(V_m - V_K) - g_{Na}(V_m - V_{Na}) - g_l(V_m - V_l) + I_{ext}. \quad (104)$$

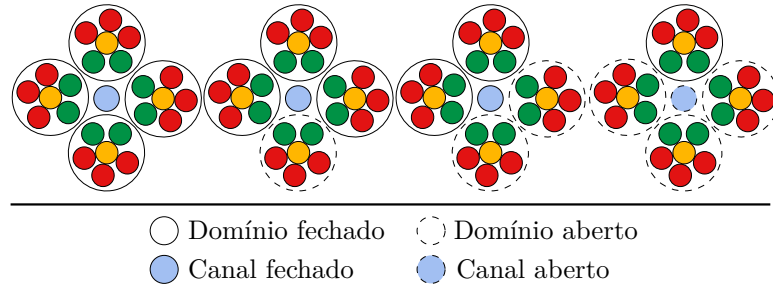
A partir dos experimentos realizados, Hodgkin e Huxley constataram que a condutância de vazamento  $g_l$  permanece praticamente constante ao longo do potencial de ação. Por outro lado, as condutâncias de sódio ( $g_{Na}$ ) e potássio ( $g_K$ ) apresentam variações dinâmicas descritas pelas expressões:

$$g_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h, \quad (105)$$

$$g_K = \bar{g}_K n^4, \quad (106)$$

Nas expressões acima, as variáveis  $m$ ,  $n$  e  $h$  modelam a natureza estocástica e multicomponente da dinâmica dos canais iônicos. O significado biofísico dos expoentes nas expressões  $m^3$  e  $n^4$  está relacionado à probabilidade composta necessária para a ativação do canal. Como os domínios atuam de forma independente, a ativação do canal é expressa pelo produto das probabilidades individuais dos domínios, ou seja, no caso do canal de sódio, o termo  $m^3$  indica que três domínios de detecção de voltagem devem estar simultaneamente em estado ativo para que o poro do canal se abra.

**Figura 27 – Abertura do canal de sódio voltagem-dependente.** Três domínios ativadores devem estar simultaneamente ativos para permitir a abertura do poro.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

O processo análogo é válido para o canal de potássio, a abertura ocorre quando todos os quatro domínios encontram-se ativados. Essa modelagem matemática evidencia a relação entre o aumento da condutância (ou a diminuição da resistência) à medida que mais domínios são ativados. Além disso, também reflete a natureza gradual e estável da célula excitável, uma vez que a abertura dos canais requer a ativação simultânea de múltiplas subunidades. Dessa forma, as correntes individuais da Eq. (100) podem ser reescritas como:

$$I_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h (V_m - V_{Na}), \quad I_K = \bar{g}_K n^4 (V_m - V_K) \quad \text{e} \quad I_l = g_l (V_m - V_l). \quad (107)$$

E, portanto, a Eq. (104) tem a forma:

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = -\bar{g}_K n^4 (V_m - V_K) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V_m - V_{Na}) - g_l (V_m - V_l) + I_{ext}. \quad (108)$$



As variáveis  $m$ ,  $n$  e  $h$  assumem valores contínuos no intervalo fechado  $[0, 1]$ , representando probabilidades associadas a transições conformacionais de estruturas voltagem-dependentes em canais iônicos. A variável  $m$  quantifica a probabilidade de ativação de um único domínio sensor de voltagem no canal de sódio, sendo  $m = 1$  interpretado como o domínio totalmente ativado, e  $m = 0$ , como completamente inativo. A mesma interpretação é válida para a variável  $n$ , associada à ativação dos canais de potássio.

A variável  $h$ , por sua vez, não representa um domínio de ativação, mas descreve o estado global de inativação do canal de sódio. Nesse contexto,  $h = 1$  indica que o canal está disponível para ativação (não inativado), enquanto  $h = 0$  caracteriza o estado inativado, no qual o poro encontra-se funcionalmente bloqueado pela alça inativadora. Tal bloqueio impede a condução iônica, mesmo na presença de novos estímulos, correspondendo ao período refratário absoluto da membrana. Portanto, a condução efetiva de íons de sódio requer tanto a ativação dos sensores de voltagem (valores elevados de  $m$ ) quanto a ausência de inativação (valores elevados de  $h$ ).

A dinâmica de  $m$ ,  $n$  e  $h$  é descrita pela seguinte expressão:

$$\frac{du}{dt} = \alpha_u(V_m)(1 - u) - \beta_u(V_m)u, \quad u = m, n, h \quad (109)$$

Para  $m$  e  $n$ ,  $\alpha_u(V_m)$  representa a taxa de ativação dos domínios sensores de voltagem, ou seja, a transição do estado fechado para o aberto, cuja probabilidade aumenta exponencialmente com a despolarização da membrana. A função complementar  $\beta_u(V_m)$  descreve a taxa de desativação, ou retorno ao estado fechado, sendo tipicamente favorecida pela repolarização.

Em contraste, para a variável  $h$ ,  $\alpha_h(V_m)$  corresponde à taxa de recuperação da inativação, ou seja, a transição do estado inativado para o estado ativável, processo favorecido pela hiperpolarização. Já  $\beta_h(V_m)$  quantifica a taxa de inativação, a transição do estado ativável para o inativado, esse termo tende a aumentar com a despolarização.

No regime estacionário, tem-se  $\frac{du}{dt} = 0$ . Nessas condições, obtém-se:

$$u_\infty(V_m) = \frac{\alpha_u(V_m)}{\alpha_u(V_m) + \beta_u(V_m)}. \quad (110)$$

Nessa expressão, a função  $u_\infty(V_m)$  representa a fração de canais em estado ativado (ou disponíveis para ativação, no caso da variável  $h$ ) após o sistema evoluir por tempo suficiente até o equilíbrio dinâmico. Portanto, o regime estacionário descreve o comportamento assintótico do sistema para um estímulo constante, neste caso, o potencial de membrana  $V_m$ .

A dinâmica temporal de  $u$  é controlada pela constante de tempo  $\tau_u(V_m)$ , que determina a rapidez com que  $u$  se aproxima de  $u_\infty(V_m)$ . Essa constante é definida por:

$$\tau_u(V_m) = \frac{1}{\alpha_u(V_m) + \beta_u(V_m)}. \quad (111)$$

Fatorando o termo  $\alpha_u(V_m) + \beta_u(V_m)$  na equação (109) e substituindo as expressões de  $u_\infty(V_m)$  e  $\tau_u(V_m)$ , obtém-se a forma equivalente:

$$\frac{du}{dt} = [\alpha_u(V_m) + \beta_u(V_m)] \left( \frac{\alpha_u(V_m)}{\alpha_u(V_m) + \beta_u(V_m)} - u(V_m) \right) \Rightarrow \frac{du}{dt} = \frac{u_\infty(V_m) - u(V_m)}{\tau_u(V_m)}. \quad (112)$$

Essa formulação é equivalente à Eq. (109), no entanto, oferece uma maior estabilidade numérica em simulações computacionais e uma interpretação mais intuitiva das integrais temporais.

**Tabela 5 – Equações de estado do modelo Hodgkin-Huxley (HH).** Equações do potencial de membrana, das variáveis de ativação das subunidades dos canais iônicos e da inativação dos VGSCs.

Equações do modelo Hodgkin-Huxley (HH)	
Potencial de membrana	$C_m \frac{dV_m}{dt} = -\bar{g}_K n^4 (V_m - V_K) - \bar{g}_{Na} m^3 h (V_m - V_{Na}) - g_l (V_m - V_l) + I_{ext}$
Ativação das subunidades do canal de sódio	$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(V_m)(1 - m) - \beta_m(V_m)m$
Inativação do canal de sódio	$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(V_m)(1 - h) - \beta_h(V_m)h$
Ativação das subunidades do canal de potássio	$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(V_m)(1 - n) - \beta_n(V_m)n$

Fonte: (HODGKIN; HUXLEY, 1952).

As funções  $\alpha$  e  $\beta$  são expressões empíricas obtidas experimentalmente por Hodgkin e Huxley com base nos dados obtidos através da técnica de *voltage-clamp*, sendo descritas pelas seguintes equações:

$$\begin{aligned} \alpha_m(V_m) &= \frac{0,1(25 - V_m)}{e^{\frac{25 - V_m}{10}} - 1}, & \beta_m(V_m) &= 4e^{-\frac{V_m}{18}}, \\ \alpha_h(V_m) &= 0,07e^{-\frac{V_m}{20}}, & \beta_h(V_m) &= \frac{1}{e^{\frac{30 - V_m}{10}} + 1}, \\ \alpha_n(V_m) &= \frac{0,01(10 - V_m)}{e^{\frac{10 - V_m}{10}} - 1}, & \beta_n(V_m) &= 0,125e^{-\frac{V_m}{80}}. \end{aligned} \quad (113)$$

**Tabela 6 – Parâmetros do modelo de Hodgkin-Huxley.** Valores de referência utilizados para esse modelo.

Parâmetro	Valor			Unidade
Capacitância da membrana	$C_m = 1$			$\mu\text{F}/\text{cm}^2$
Condutâncias máximas	$\bar{g}_{\text{Na}} = 120$	$\bar{g}_K = 36$	$g_l = 0,3$	$\text{mS}/\text{cm}^2$
Potenciais de Nernst	$V_{\text{Na}} = 50$	$V_K = -77$	$V_l = -54,387$	$\text{mV}$

Fonte: (HODGKIN; HUXLEY, 1952).

## 5 MODELO DE NEURÔNIO HUBER-BRAUN

O modelo matemático de neurônio proposto em 1998 por Martin Huber e Hans Braun et al. é uma adapção do modelo clássico de Hodgkin-Huxley de 1952. Apesar do modelo HB preservar o potencial de membrana como variável de estado, a representação e a quantidade das correntes iônicas é altera para descrever de forma mais precisa os comportamentos de sistemas sensoriais. A equação de membrana central do modelo Huber-Braun, análoga à equação original de Hodgkin-Huxley, é expressa por:

$$C_m \frac{dV_m}{dt} = -I_K - I_{Na} - I_{sd} - I_{sr} - I_l + I_{ext}, \quad (114)$$

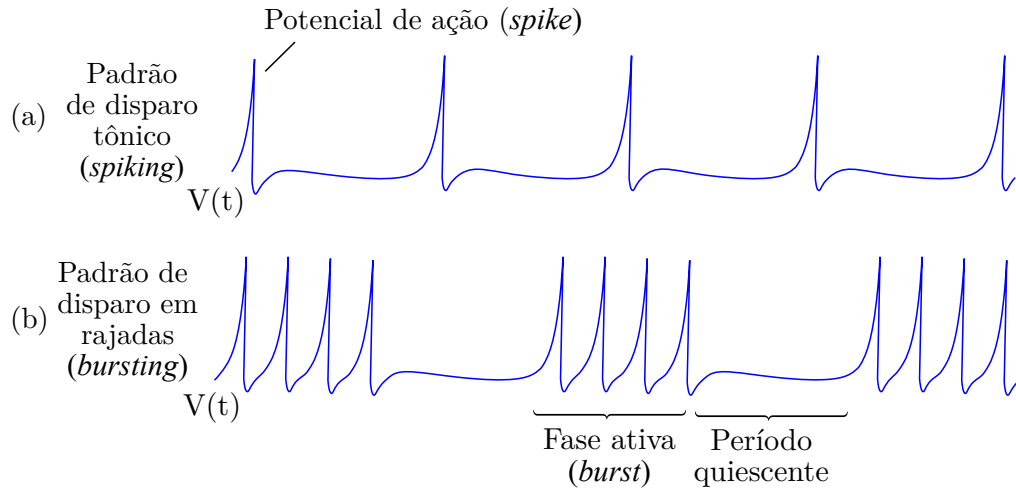
em que  $C_m$  representa a capacitância específica da membrana,  $I_K$  e  $I_{Na}$  correspondem, respectivamente, às correntes de potássio e sódio responsáveis pela geração dos potenciais de ação,  $I_l$  denota a corrente de vazamento, e  $I_{ext}$  modela correntes externas aplicadas experimentalmente. As correntes lentas  $I_{sd}$  de despolarização (*slow-depolarizing*) e  $I_{sr}$  de repolarização (*slow-repolarizing*) constituem uma das inovações centrais deste modelo (BRAUN et al., 1998).

O significado eletrofisiológico das correntes  $I_{sd}$  e  $I_{sr}$  remete à sua origem experimental. O modelo de Huber-Braun foi construído a partir de dados obtidos de neurônios termossensíveis, mais especificamente os chamados receptores frios. Foram analisados os receptores térmicos faciais de ratos, camundongos e morcegos-vampiro, as fibras do nervo lingual de gatos, entre outros organismos (BADE; BRAUN; HENSEL, 1979; BRAUN et al., 1999; SCHÄFER; BRAUN; KÜRTEN, 1988). A seleção por esse tipo de receptor se deve à sua capacidade de exibir uma ampla variedade de padrões de disparo (potenciais de ação) (BRAUN et al., 2001).

Esta característica contrasta diretamente com o modelo clássico de Hodgkin-Huxley. Enquanto o modelo HH foca na dinâmica precisa dos canais iônicos individuais, o modelo Huber-Braun concentra-se nos mecanismos subjacentes à geração de padrões de disparo complexos e sua modulação por estímulos térmicos (FINKE et al., 2008).

Tal distinção é evidente na capacidade do modelo HB de reproduzir dois regimes dinâmicos de disparo distintos: disparos repetitivos regulares (*spiking*), caracterizados por potenciais de ação com intervalos inter-picos constantes, e atividade do tipo *bursting*, onde rajadas rítmicas de potenciais de ação são intercaladas por períodos quiescentes eletricamente, conforme ilustrado na figura a seguir (IZHIKEVICH, 2007).

**Figura 28 – Padrões de disparo neuronal.** (a) Padrão de disparo tônico (b) Padrão de disparo em rajadas.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024). Adaptada de (IZHIKEVICH, 2007)

O padrão de disparo em rajadas emerge de um mecanismo cíclico de retroalimentação envolvendo os íons de sódio e cálcio no meio intracelular (TERMAN; ERMENTROUT, 2010). Nesse contexto, o modelo HB emprega  $I_{sd}$  para representar a corrente de sódio persistente ( $I_{Na(P)}$ ) e  $I_{sr}$  para modelar a corrente de potássio ativada por cálcio ( $I_{K(Ca)}$ ) (FINKE et al., 2008).

Diferentemente da corrente de sódio ( $I_{Na}$ ), cuja ativação e inativação ocorre rapidamente durante a fase ascendente do potencial de ação, a corrente de sódio persistente ( $I_{Na(P)}$ ) pode ser ativada por potenciais sub-limiais e permanece ativa por períodos prolongados. A persistência decorre da inativação incompleta ou lenta de alguns canais de sódio voltagem-dependentes, característica que permite o influxo contínuo de  $Na^+$ , mesmo quando o potencial de membrana encontra-se no período quiescente. (TERMAN; ERMENTROUT, 2010).

Portanto, a corrente  $I_{Na(P)}$  contribui significativamente para a despolarização da membrana, sendo a responsável pela sustentação da fase de rajadas e pela transição do estado quiescente para um novo ciclo de atividade de disparos (TERMAN; ERMENTROUT, 2010).

Durante cada potencial de ação da fase ativa do bursting, a despolarização da membrana promove a rápida abertura dos canais de cálcio dependentes de voltagem (VGCCs – Voltage-Gated Calcium Channels), cuja ativação permite o influxo de íons cálcio ( $Ca^{2+}$ ), resultando na corrente  $I_{Ca}$  (HILLE, 2013).

No entanto, a taxa de entrada de íons cálcio supera a capacidade das bombas de retirá-los, contribuindo para o aumento gradual da concentração intracelular desses íons. Quando esse acúmulo atinge um determinado valor, ocorre a ativação dos canais de potássio sensíveis ao cálcio, estes passam a conduzir  $K^+$  para o meio extracelular,

gerando a denominada corrente de potássio ativada por cálcio  $I_{K(Ca)}$ , que contribui para a repolarização da membrana (HILLE, 2013).

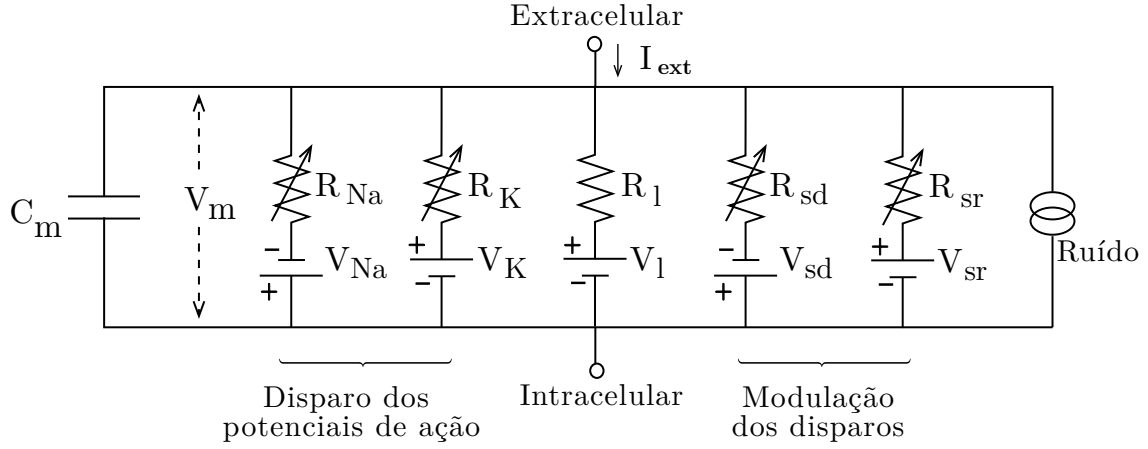
Simultaneamente, o excesso de  $Ca^{2+}$  no citosol inativa os VGCCs e permite a diminuição da concentração interna desses íons. Como consequência, o potencial de membrana sofre uma hiperpolarização, encerrando a fase ativa de disparo e iniciando o período de quiescência. Enquanto a concentração de  $Ca^{2+}$  diminui, os canais de potássio ativados por cálcio se fecham, permitindo que novos disparos iniciem devido à corrente  $I_{Na(P)}$  (HILLE, 2013).

Estudos demonstram que mutações em canais de sódio podem levar a uma persistência anormal da corrente  $I_{Na(P)}$ , resultando em padrões de *bursting* associados a patologias, como observado em epilepsias e arritmias cardíacas (AMIN; ASGHARI-ROODSARI; TAN, 2010; GHOVANLOO et al., 2016). A inativação desregular da corrente  $I_{K(Ca)}$  no canal de potássio pode interromper prematuramente os potenciais de ação, gerando padrões oscilatórios anômalos que, quando presentes em neurônios do complexo pré-Botzinger, estão relacionados a distúrbios respiratórios como a apneia do sono central (HALLETT; STONE; CARSON, 2016).

Além disso, alguns trabalhos vinculam as alterações nos padrões de disparo a doenças neurodegenerativas. Em Alzheimer, por exemplo, a disfunção de oscilações gama, frequentemente associadas a *bursting* sincronizado, está correlacionada com déficits cognitivos (TRAIKAPI; KONSTANTINO, 2021). Assim, o modelo HB fornece contribuições nos estudos acerca da modulação dos padrões de disparo desempenhada pelas correntes lentas, simulando, por exemplo, efeitos análogos aos de intervenções farmacológicas direcionadas, como as que atuam sobre a corrente  $I_{Na(P)}$  para restaurar a dinâmica típica de disparo (BRAUN et al., 2001; STAFSTROM, 2007).

Assim como o modelo HH, o modelo de Huber-Braun pode ser representado por um circuito equivalente, como mostra a figura a seguir:

**Figura 29 – Circuito equivalente HB.** O modelo HB acrescenta ao circuito equivalente de HH duas correntes iônicas adicionais, responsáveis pela modulação dos potenciais de ação do neurônio, ampliando as possibilidades de padrões de disparo possíveis.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024). Adaptada de (BRAUN et al., 1998).

As correntes iônicas são modeladas pelas equações:

$$I_l = g_l(V_m - V_l), \quad \text{e} \quad I_i = \rho \bar{g}_i a_i (V - V_i) \quad \text{para } i = \text{Na, K, sd e sr.} \quad (115)$$

Nessas equações,  $g_l$  e  $V_l$  denotam, respectivamente, a condutância e o potencial de equilíbrio dos canais de vazamento,  $\bar{g}_i$  as condutâncias máximas e  $V_i$  os potenciais de equilíbrio, ambos para os canais voltagem-dependentes. O termo  $\rho$  é um fator que regula a velocidade das dinâmicas de abertura dos canais conforme a variação da temperatura, representado por:

$$\rho = Q_{10}^{\frac{T-T_0}{10}} = 1,3^{\frac{T-T_0}{10}} \quad (116)$$

em que  $T$  é a temperatura vigente,  $T_0$  a temperatura de referência e  $Q_{10}$  um coeficiente térmico, utilizado em processos bioquímicos para simular a alteração do sistema com o aumento da temperatura de 10°C (FINKE et al., 2008).

Prosseguindo com a análise da eq.(115), a variável  $a_i$  modela a ativação dos canais voltagem-dependente, assim, a dependência à tensão das correntes  $I_{Na}$ ,  $I_K$  e  $I_{sd}$  são expressas pela seguinte relação sigmoidal:

$$a_{i,\infty}(V_m) = \frac{1}{1 + \exp(-S_i(V_m - V_{0,i}))} \quad \text{para } i = \text{Na, K e sd.} \quad (117)$$

Na equação acima,  $a_{i,\infty}$  indica a fração de canais, associados a corrente  $I_i$ , que se encontram ativados em regime estacionário,  $S_i$  representa as inclinações das curvas de ativação em estado estacionário e  $V_{0,i}$  são os potenciais de meia ativação, medidos quando  $a_{i,\infty} = 0,5$ , ou seja, a voltagem na qual metade dos canais do tipo  $i$  estão ativados em regime estacionário.

Embora  $a_{i,\infty}$  defina o estado de equilíbrio da variável de ativação, o sistema atinge esse valor de forma dinâmica. A evolução temporal de  $a_K$  e  $a_{sd}$  é modelada por uma equação diferencial de primeira ordem semelhante à eq.(112) utilizada no modelo de Hodgkin-Huxley. No entanto, o modelo de Huber-Braun introduz um fator multiplicativo  $\phi$  que, assim como  $\rho$ , depende da temperatura:

$$\frac{da_i}{dt} = \frac{\phi(a_{i,\infty} - a_i)}{\tau_i} \quad \text{para } i = K, sd \quad \text{com} \quad \phi = 3,0^{\frac{T-T_0}{10}} \quad (118)$$

sendo  $\tau_i$  a constante de tempo característica do canal  $i$ . Essa equação evidencia que, além da voltagem, a velocidade de transição das variáveis de ativação é acelerada com o aumento da temperatura, refletindo a cinética termossensível dos canais iônicos desse modelo.

Em contraste, a corrente  $I_{Na}$  possui ativação instantânea, de modo que  $a_{Na} = a_{Na,\infty}(V)$ . Como a cinética de ativação dos canais de sódio é significativamente mais rápida que as demais dinâmicas do sistema,  $a_{Na}$  não é tratada como uma variável de estado.

No modelo HB, a corrente  $I_{sr}$  é interpretada como uma corrente de potássio dependente de cálcio  $I_{K(Ca)}$ . Conforme discutido anteriormente, a ativação dessa corrente está associada ao influxo de íons  $Ca^{2+}$  durante os períodos de despolarização da membrana, característicos da fase de *burst*. Como essa fase é sustentada predominantemente pela corrente de despolarização lenta  $I_{sd}$ , estabelece-se, portanto, uma relação entre a ativação de  $I_{sr}$  e  $I_{sd}$ . No modelo de Huber-Braun, essa dependência é representada pela seguinte equação diferencial:

$$\frac{da_{sr}}{dt} = \frac{\phi(-\eta I_{sd}(t) - ka_{sr}(t))}{t_{sr}} \quad (119)$$

em que  $a_{sr}$  é a variável de ativação associada à corrente  $I_{sr}$ ,  $\phi$  um fator de escala dependente da temperatura,  $\tau_{sr}$  a constante de tempo característico da ativação,  $\eta$  uma constante de acoplamento, e  $k$  de decaimento, responsável por regular o retorno de  $a_{sr}$  ao estado basal.

É importante destacar as diferenças conceituais entre as variáveis de ativação dos modelos de Huber-Braun (HB) e de Hodgkin-Huxley (HH). No modelo HB, a variável  $a_i$  representa a fração de canais funcionalmente ativos, descrita por uma função estacionária que depende do potencial de membrana e, em alguns casos, também da temperatura. Essa abordagem simplificada busca capturar os efeitos térmicos relevantes à fisiologia de neurônios sensíveis ao frio.

Por outro lado, no modelo HH, a variável  $u$  (representando  $m$ ,  $n$  ou  $h$ ) expressa a fração média de subunidades ativadas de canais iônicos dependentes de voltagem. Sua evolução é regida por equações diferenciais baseadas em taxas de transição entre estados conformacionais, permitindo descrever com maior fidelidade a dinâmica rápida e transiente dos canais típicos de neurônios excitáveis. Assim, enquanto  $a_i$  adota uma formulação mais compacta e termossensível,  $u$  reflete uma modelagem mais detalhada e centrada exclusivamente na dinâmica elétrica. As equações do modelo de Huber-Braun em sua formulação discreta (DHB), conforme a referência (HE et al., 2023), estão organizadas na tabela a seguir.



**Tabela 7 – Equações de estado do modelo Huber-Braun discreto (DHB).** Equações de estado do modelo HB em sua forma discretizada.

Modelo Huber-Braun discreto (DHB)	
Potencial de membrana	$V_m(n+1) = \frac{1}{C_m} [-I_K(n) - I_{Na}(n) - I_{sd}(n) - I_{sr}(n) - I_l(n) + I_{ext}(n)]$
Ativação da corrente $I_K$	$a_K(n+1) = \frac{\phi(T)}{\tau_K} [a_{K,\infty}(n) - a_K(n)]$
Ativação da corrente $I_{sd}$	$a_{sd}(n+1) = \frac{\phi(T)}{\tau_{sd}} [a_{sd,\infty}(n) - a_{sd}(n)]$
Ativação da corrente $I_{sr}$	$a_{sr}(n+1) = \frac{\phi(T)}{\tau_{sr}} [-\eta I_{sd}(n) - k a_{sr}(n)]$

Fonte: (HUBER et al., 1997).

**Tabela 8 – Parâmetros do modelo de Huber-Braun HB.** Valores de referência utilizados nesta pesquisa e por Huber e Braun et al (HUBER et al., 1997).

Parâmetro	Valor	Unidade
Capacitância da membrana	$C_m = 1,0$	$\mu\text{F}/\text{cm}^2$
Potencial de reversão	$V_{sd} = V_{Na} = 50$ $V_{sr} = V_K = -90$ $V_l = -60$	$\text{mV}$
Potencial de meia ativação	$V_{0,Na} = V_{0,K} = -25$ $V_{0,sd} = -40$	$\text{mV}$
Temperatura característica	$\tau_K = 2$ $\tau_{sd} = 10$ $\tau_{sr} = 20$	$\text{ms}$
Condutâncias	$\bar{g}_{Na} = 1,5$ $\bar{g}_K = 2,0$ $\bar{g}_{sd} = 0,25$ $\bar{g}_{sr} = 0,4$ $g_l = 0,1$	$\text{mS}/\text{cm}^2$
Inclinação da curva das correntes $I_i(t)$	$S_d = S_r = 0,25$ $S_{sd} = 0,9$	
Temperatura de referência	$T_0 = 25$	$^{\circ}\text{C}$
Constantes: acoplamento e relaxamento	$\eta = 0,012$ $k = 0,17$	

Fonte: Elaborado pelo autor (2025).

## 6 RESULTADOS E DISCUSSÕES

### 6.1 MATERIAIS E MÉTODOS

Os resultados desta pesquisa foram obtidos por meio de simulações numéricas implementadas nas linguagens de programação C e FORTRAN (*Formula Translation System*), executadas integralmente em ambiente Linux. O software Gnuplot foi utilizado para a visualização e análise dos dados, possibilitando a construção de diagramas de regimes dinâmicos, mapas do expoente de Lyapunov, diagramas de bifurcação, e gráficos de atratores. As imagens geradas foram posteriormente otimizadas com o auxílio do editor gráfico GIMP (*GNU Image Manipulation Program*), visando à redução do tamanho dos arquivos e à adequada incorporação ao presente documento.

As equações que definem a dinâmica do modelo analisado, bem como os parâmetros utilizados nas simulações, estão apresentados nas Tabelas 7 e 8. As equações e as condições iniciais foram definidas com base na referência de Shaobo He *et al.* (2022), a qual serviu como base para o início da pesquisa sobre o modelo DHB (*Discrete Huber-Braun*) (HE *et al.*, 2023).

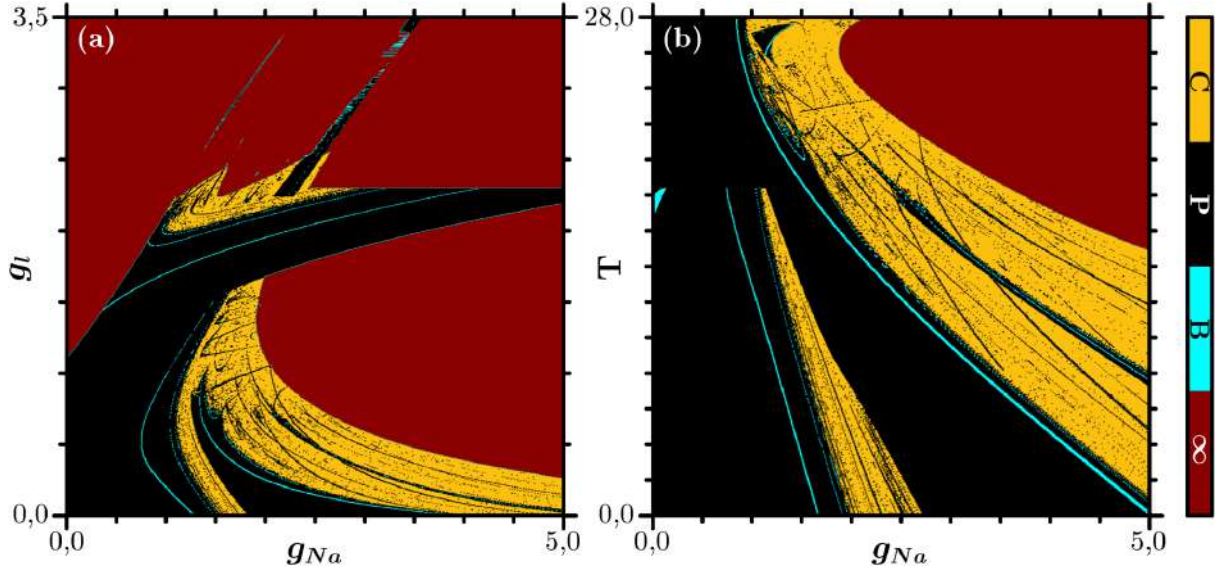
### 6.2 DIAGRAMA DE REGIMES

Como etapa inicial da investigação, foram construídos diagramas de regimes dinâmicos a partir da variação combinada de dois parâmetros. Essa abordagem permitiu identificar regiões de interesse no espaço gráfico, orientando as análises subsequentes. A investigação concentrou-se na relação entre três parâmetros fundamentais do sistema, as condutâncias dos canais de íons sódio ( $g_{Na}$ ), de fuga ( $g_l$ ), e a temperatura  $T$ .

Os diagramas nos planos  $(g_{Na}, g_l)$  e  $(g_{Na}, T)$  foram obtidos a partir de uma malha uniforme composta por  $1000 \times 1000$  pontos. Para cada simulação os demais parâmetros do modelo foram mantidos fixos ao longo dos cálculos, conforme os valores da Tabela 8.

Cada ponto da malha foi integrada numericamente com o passo de tempo  $\Delta t = 1, 0$ . Foram descartadas as primeiras  $5 \times 10^5$  iterações como transiente, e os expoentes de Lyapunov foram estimados ao longo de  $1 \times 10^6$  iterações subsequentes, utilizando o método de Benettin com reortogonalização via procedimento de Gram-Schmidt. A classificação dos regimes dinâmicos baseou-se no valor do maior expoente de Lyapunov  $\lambda_1$ , conforme os seguintes critérios: regime periódico para  $\lambda_1 < -5 \times 10^{-3}$ ; regime transicional(bifurcação) para valores próximos de zero; regime caótico para  $\lambda_1 > 5 \times 10^{-3}$ . Também foi denotado região de divergência para os valores que excederam o limite da simulação. Para cada uma dessas quatro possibilidades uma cor foi atribuída, resultando nos seguintes gráficos.

**Figura 30 – Diagrama de regimes.** As cores representam diferentes regimes dinâmicos, em amarelo a dinâmica caótica, em preto regular, em ciano regiões de bifurcação e em vermelho divergência numérica. Em (a) diagrama  $g_{Na} \times g_l$  e (b) diagrama  $g_{Na} \times T$ .



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Apesar de fornecer uma visão global da organização dos regimes dinâmicos, esse tipo de diagrama apresenta limitações importantes. Ele não distingue diferentes periodicidades dentro da região regular e, além disso, a resolução finita da malha pode suavizar ou omitir estruturas dinâmicas de menor escala. Essas restrições motivam o uso de ferramentas de análise mais sensíveis, como o cálculo do maior expoente de Lyapunov ponto a ponto, que permite identificar com maior precisão as fronteiras entre regimes e investigar a complexidade das transições dinâmicas. Na seção seguinte, essa abordagem será empregada para detalhar as estruturas observadas e complementar a interpretação qualitativa fornecida pelo diagrama de regimes.

### 6.3 DIAGRAMAS DE LYAPUNOV E BIFURCAÇÕES

O maior expoente de Lyapunov ( $\lambda_1$ ) foi calculado ao longo da malha bidimensional nos planos  $(g_{Na}, T)$  e  $(g_{Na}, g_l)$ . A cor vermelha indica divergência numérica, já os expoentes de Lyapunov negativos, o gradiente de cores varia do branco ao preto, nesse espectro encontram-se valores que indicam comportamentos estáveis, que podem corresponder tanto a pontos de equilíbrio assintoticamente estáveis quanto a órbitas periódicas estáveis. Assim, tonalidades mais brancas representam expoentes mais negativos, sugerindo convergência mais rápida das trajetórias para o atrator.

As regiões de cor ciano correspondem a valores de  $\lambda_1 \approx 0$ , caracterizando condições de bifurcação, nas quais o sistema transita entre regimes qualitativamente distintos, por exemplo, do repouso para oscilações periódicas. Para  $\lambda_1 > 0$ , o mapeamento de cores

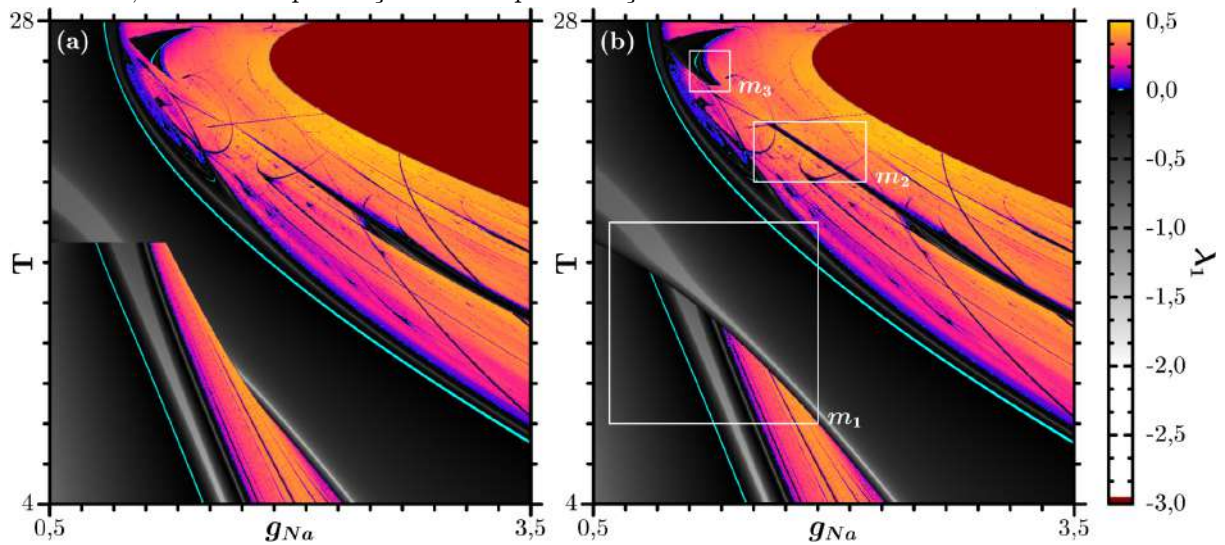
utiliza uma escala que evolui do azul, passando pelo rosa, até o amarelo, acompanhando o aumento da taxa de divergência exponencial, caracterizando o comportamento de dinâmica caótica.

Em modelos dinâmicos de atividade neuronal, o estado de repouso é descrito por um ponto de equilíbrio assintoticamente estável, e essa é uma condição necessária para a excitabilidade. Perturbações de pequena amplitude, confinadas a uma vizinhança próxima do equilíbrio, geram trajetórias que retornam a esse ponto após um período de tempo, caracterizando respostas sub-limíares. Em contraste, perturbações mais intensas, ainda dentro da bacia de atração, podem produzir transientes de maior amplitude antes do retorno, associados à geração de um potencial de ação isolado (TERMAN; ERMENTROUT, 2010).

Sistemas excitáveis frequentemente operam próximos a bifurcações, de modo que pequenas variações paramétricas podem conduzir a trajetórias que não retornam ao equilíbrio, mas convergem para um ciclo limite. Em modelos neuronais, ciclos limite estão associados a padrões de disparos rítmicos. O comportamento do ponto de equilíbrio após a bifurcação depende do tipo envolvido. Na bifurcação sela-nó sobre um círculo invariante, o equilíbrio desaparece, cedendo lugar a uma órbita periódica, já na bifurcação de Andronov-Hopf supercrítica, o ponto permanece, mas perde estabilidade, sendo circundado por um ciclo limite atrator. Em ambos os casos, a transição marca o início das oscilações e uma mudança qualitativa na dinâmica. Assim, como evidenciadas nos diagramas de Lyapunov, as regiões em ciano podem ser diretamente interpretadas como manifestação dessas bifurcações (IZHIKEVICH, 2007).

Para investigar a presença de multiestabilidade, foram considerados dois sentidos de varredura na malha: (a) no sentido crescente de  $g_{Na}$  (*forward*) e (b) no sentido decrescente (*backward*). Os resultados estão apresentados na Fig. 31. As regiões destacadas por  $m_1$ ,  $m_2$  e  $m_3$  em (b) apresentam múltiplas soluções atratoras para os mesmos valores de  $g_{Na}$  e  $T$ , esse fenômeno é evidenciado pela coexistência de regiões estáveis e caóticas para um mesmo conjunto de parâmetros, observáveis através da sobreposição espacial de áreas em tons de branco/preto com áreas em cores vivas da figura (a). Portanto, confirma-se a ocorrência de multiestabilidade para o modelo DHB, evidenciando a complexidade intrínseca de sua dinâmica. Esse resultado está em consonância com a literatura, que indica que a multiestabilidade em modelos neuronais biologicamente realistas, isso inclui o modelo de Huber-Braun discreto, pode emergir mesmo em neurônios isolados, sem necessidade de acoplamento sináptico ou ruído (PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

**Figura 31 – Diagrama de Lyapunov no espaço de parâmetros  $g_{Na} \times T$ .** O painel (a) apresenta o cálculo do maior expoente de Lyapunov  $\lambda_1$  para a varredura no sentido crescente de  $g_{Na}$  (*forward*), enquanto o painel (b) mostra o resultado obtido na varredura decrescente (*backward*). As cores indicam o valor de  $\lambda_1$  em cada ponto do espaço de parâmetros: o gradiente do branco ao preto representa valores negativos (comportamentos estáveis, associados a pontos fixos ou órbitas periódicas estáveis); o ciano indica  $\lambda_1 \approx 0$ , caracterizando condições de bifurcação; e a escala que vai do azul ao amarelo corresponde a  $\lambda_1 > 0$ , identificando regiões de dinâmica caótica. As áreas em vermelho indicam divergência numérica. As regiões destacadas por  $m_1$ ,  $m_2$  e  $m_3$  delimitam zonas de multiestabilidade, nas quais coexistem diferentes atratores para o mesmo conjunto de parâmetros. A comparação entre os painéis evidencia a sobreposição de áreas estáveis e caóticas, confirma a presença de múltiplas soluções atratoras no modelo DHB.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025)..

Embora esta investigação se concentre na dinâmica de neurônios isolados, as análises de multiestabilidade podem ser estendidas a redes neuronais, onde tal propriedade pode estar associada a comportamentos fisiológicos ou patológicos (PISARCHIK; HRAMOV, 2022). Distúrbios neurológicos como a doença de Parkinson e o tremor essencial têm sido relacionados a padrões anômalos de sincronização, em que atividades de marcapasso assíncronas e patológicas podem emergir da dinâmica coletiva de unidades individuais multiestáveis. Assim, compreender a multiestabilidade em neurônios isolados é um passo essencial para a modelagem precisa de fenômenos neuronais em rede (PISARCHIK; HRAMOV, 2022).

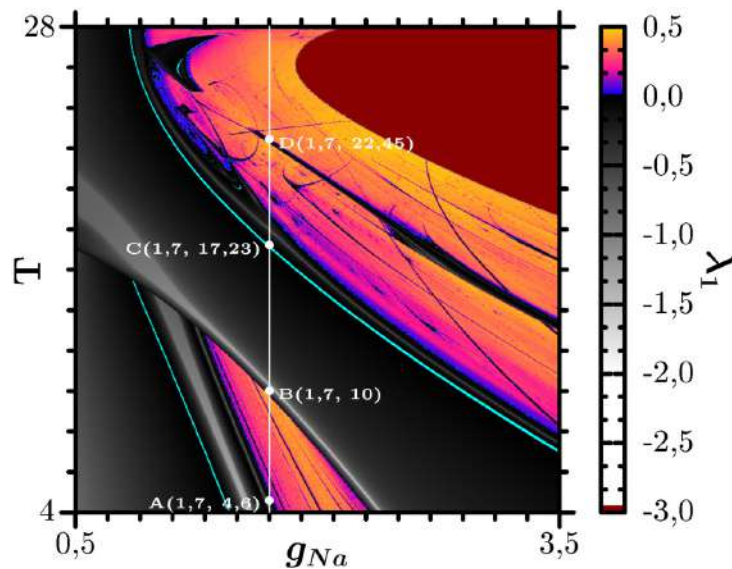
Na neurociência teórica, a multiestabilidade em redes neuronais está associada a três funções principais: memória, processamento paralelo e alternância de padrões de atividade. Na função de memória, diferentes atratores codificam padrões distintos de atividade, e o sistema tende a permanecer no estado correspondente, preservando a informação. O processamento paralelo decorre da possibilidade de sub-redes manterem-se em atratores distintos simultaneamente, processando múltiplas tarefas de forma independente. Já a alternância de padrões de atividade ocorre quando o sistema transita espontaneamente

entre atratores, fenômeno relevante para funções cognitivas que exigem flexibilidade, como tomada de decisão (BRAUN; MATTIA, 2010).

Apesar das vantagens funcionais, a multiestabilidade também pode comprometer a resposta neuronal. Transições não intencionais entre atratores, induzidas por ruído ou perturbações externas, podem levar à perda de informação ou alteração indesejada de padrões. Além disso, a competição instável entre estados atratores distintos pode comprometer a consistência do processamento neural. Outro aspecto desfavorável é a ocorrência de metastabilidade prolongada, na qual o sistema permanece por longos períodos em estados intermediários, atrasando respostas rápidas. Assim, embora represente um mecanismo poderoso de flexibilidade funcional e prevenção da rigidez excessiva do regime dinâmico, a multiestabilidade também pode induzir instabilidade e comprometer a confiabilidade do processamento de informações em redes neurais (BRAUN; MATTIA, 2010; KELSO, 2012).

Para aprofundar a caracterização do comportamento dinâmico identificado nos diagramas de Lyapunov, empregou-se a construção de diagramas de bifurcação a partir de trajetórias específicas no espaço de parâmetros. A reta de varredura escolhida, mostrada na Fig. 32, cruza regiões de interesse associadas à multiestabilidade ( $m_1$  e  $m_2$ ) da Fig. 31b. Portanto, a Fig. 33 corresponde ao diagrama de bifurcação ao longo dessa reta.

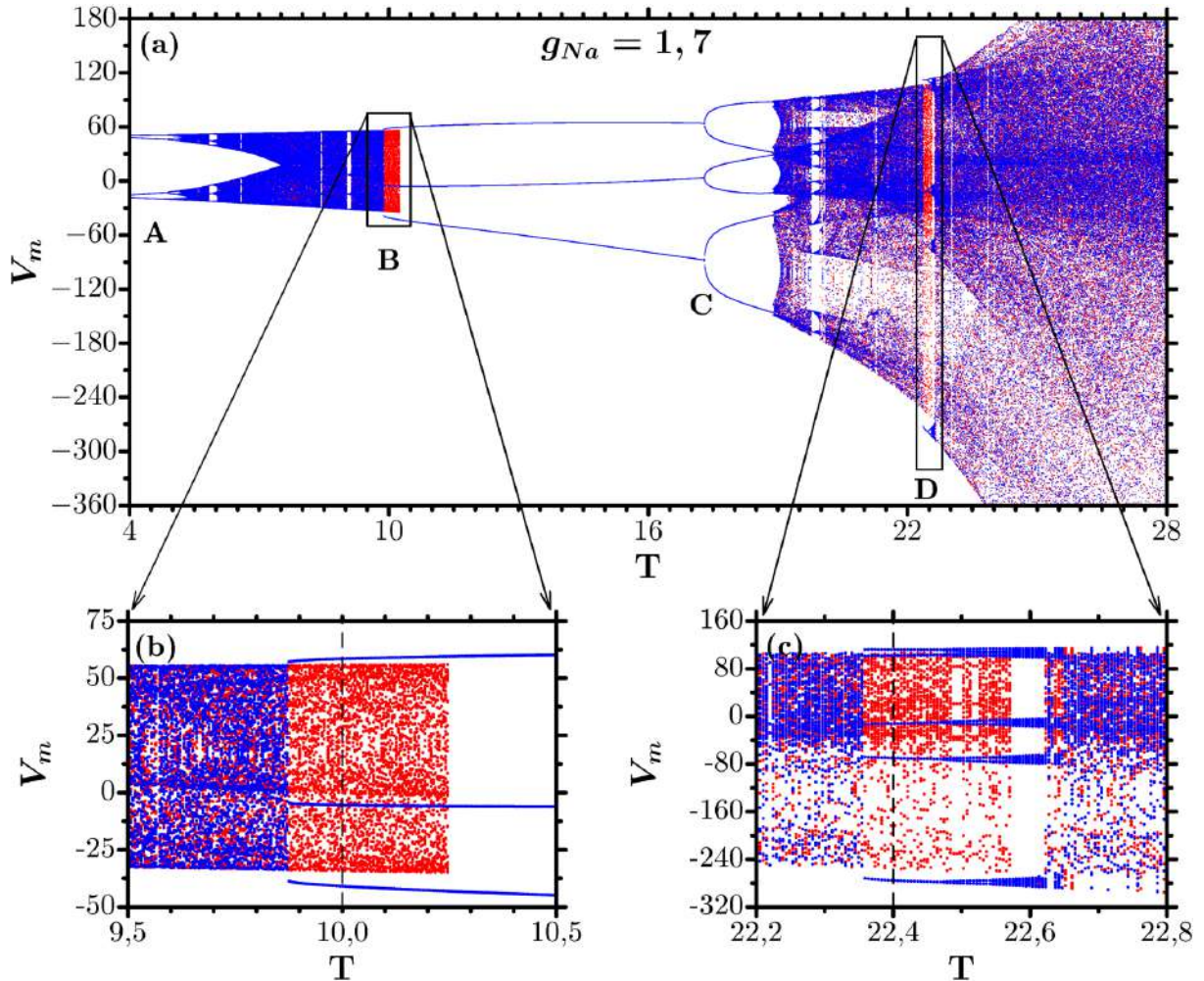
**Figura 32 – Seleção de trajetória no espaço de parâmetros  $g_{Na} \times T$ .** A reta de varredura paramétrica atravessa as regiões  $m_1$  e  $m_2$ , sendo os pontos destacados os pares de parâmetros selecionados para análise detalhada. Os pontos destacados indicam pares de parâmetros escolhidos para investigação.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025).



**Figura 33 – Diagrama de bifurcação do potencial de membrana  $V_m$  em função do parâmetro  $T$ .** O painel (a) mostra a evolução do potencial de membrana  $V_m$  conforme o parâmetro  $T$  é variado ao longo da reta paramétrica definida na Fig. 32, para  $g_{Na} = 1,7$ . As trajetórias obtidas nos sentidos direto (*forward*, em vermelho) e inverso (*backward*, em azul) evidenciam a presença de regiões de multiestabilidade. Os painéis ampliados (b) e (c) correspondem às regiões destacadas em (a), revelando a coexistência de diferentes atratores, ciclos limites e comportamentos caóticos. O ponto A representa um ciclo limite estável de período 4. Em B, observa-se a coexistência entre dinâmica caótica (*forward*) e ciclo de período 3 (*backward*). Em C, o sistema sofre uma cascata de bifurcações *flip* (duplicação de período), culminando em caos. E em D, ocorre uma nova região de multiestabilidade com a coexistência de caos e um ciclo limite de período 5.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025)..

A sobreposição dos diagramas de bifurcação obtidos pela varredura no sentido direto (*forward*, em vermelho) e inverso (*backward*, em azul) evidencia regiões de multiestabilidade no espaço de parâmetros. No ponto A, ambos os sentidos de varredura resultam em um ciclo limite estável de período 4, sem histerese local e com robustez do atrator. Em contraste, no ponto B, o sentido *forward* apresenta dinâmica caótica, enquanto o *backward* exibe um ciclo limite de período 3, caracterizando coexistência de atratores distintos.

No ponto C, o ciclo de período 3 observado no *backward* sofre uma bifurcação *flip* (*period-doubling*), originando um ciclo de período 6. Essa duplicação se repete em cascata de Feigenbaum, culminando em caos determinístico. Entre C e D surge uma janela periódica imersa no caos, na qual o ciclo estável reaparece temporariamente antes de perder estabilidade por nova bifurcação *flip*.

No ponto D, observa-se novamente multiestabilidade: no *forward*, o sistema permanece caótico; no *backward*, apresenta um ciclo de período 5, que em região adjacente duplica para período 10 antes de retornar ao caos. Próximo a esse ponto, a perda abrupta do atrator caótico e a transição direta para um ciclo limite estável indicam a ocorrência de uma *crise caótica* (*chaotic crisis*), na qual pequenas variações paramétricas destroem ou modificam abruptamente a estrutura do atrator.

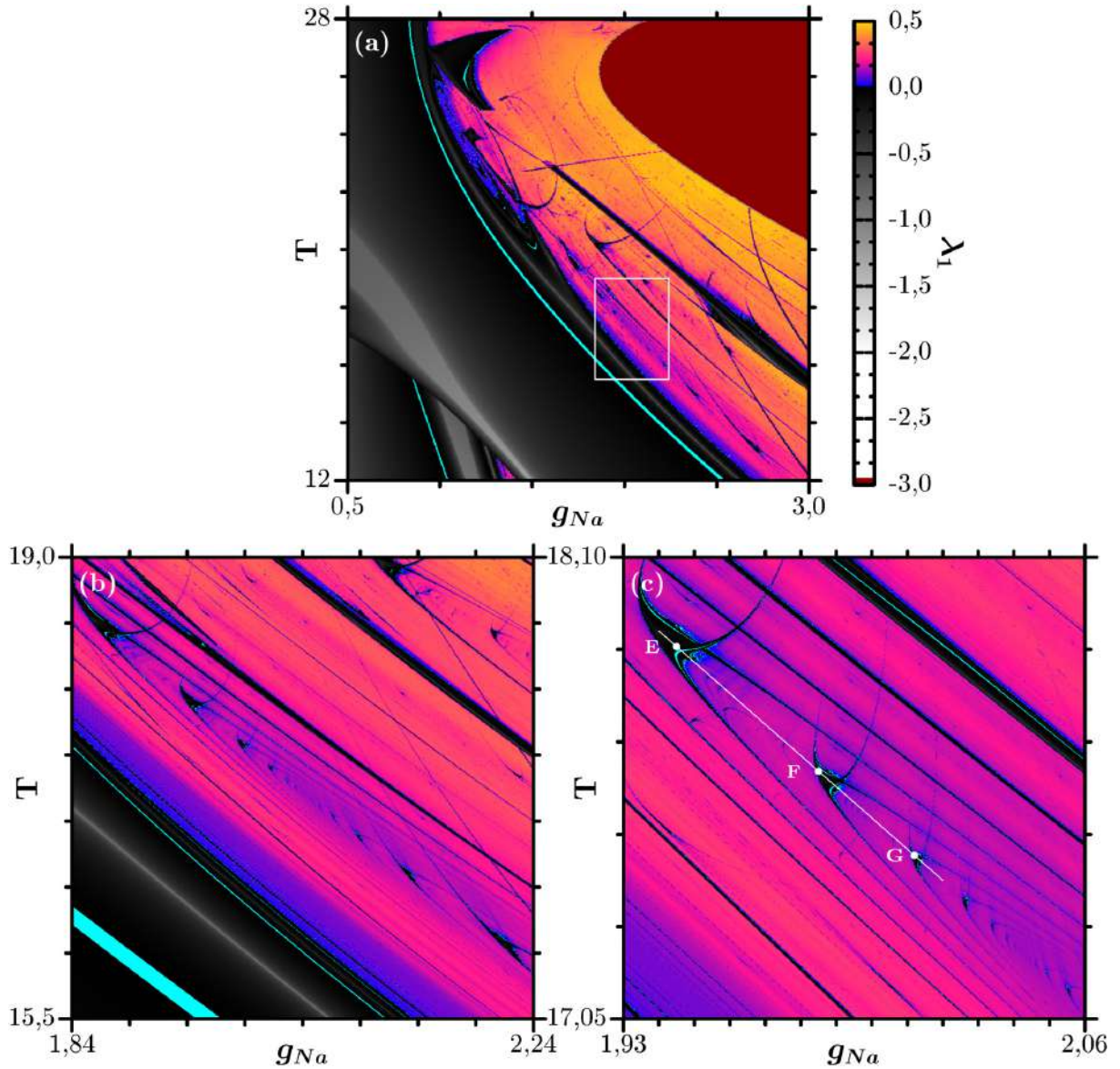
Esses padrões refletem a complexidade da dinâmica excitatória do neurônio modelado, indicando que, dependendo da trajetória paramétrica e das condições iniciais, o sistema pode alternar entre regimes de disparo estável e irregularidade caótica, com implicações diretas na codificação e processamento da informação neuronal.

Ao realizar uma ampliação em outra região da Fig. 31, observa-se a formação de estruturas conhecidas como "camarões", como mostra a Fig. 34c, caracterizadas por configurações de regimes periódicos organizados de forma recursiva e auto-similar no espaço de parâmetros, caracterizadas por uma forma alongada com "caudas".

As estruturas do tipo "camarão" (ou *shrimps*) foram inicialmente caracterizadas por Gallas no espaço de parâmetros do mapa de Hénon (GALLAS, 1993). Essas estruturas em mapas, representam regiões bem delimitadas no espaço de parâmetros onde o sistema exibe órbitas periódicas estáveis, cercadas por fronteiras fractais que separam diferentes regimes dinâmicos. Elas surgem naturalmente quando dois parâmetros de um sistema dinâmico discreto são variáveis, formando padrões organizados de ilhas de periodicidade imersas em mares de caos. Essas regiões apresentam simetria interna e exibem uma autorreplicação em múltiplas escalas, característica de sistemas não lineares com estrutura fractal no espaço de parâmetros. No estudo original, o contexto era puramente teórico, focado em sistemas dinâmicos discretos bidimensionais, sem relação direta com modelos neuronais discretos.



**Figura 34 – Estruturas periódicas no espaço de parâmetros ( $g_{Na}, T$ ).** (a) Diagrama global do maior expoente de Lyapunov, com destaque para a região ampliada. (b) Ampliação intermediária evidenciando o aparecimento de regiões periódicas organizadas. (c) Ampliação detalhada mostrando estruturas do tipo *shrimps* (“camarões”), associadas a ilhas de periodicidade imersas em regiões caóticas, alinhadas segundo uma *windows street*.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025)..

Alguns estudos demonstraram que tais padrões não são exclusivos de modelos simplificados, mas emergem em sistemas fisicamente realistas (BONATTO; GARREAU; GALLAS, 2005; OLIVEIRA, 2024; JUNGES; GALLAS, 2016). A presença de camarões em modelos neuronais discretos implica que pequenas variações de condutâncias iônicas ou temperatura podem induzir mudanças súbitas entre regimes periódicos e caóticos, o que tem relevância para compreender transições dinâmicas em neurônios biológicos. Além disso, a hierarquia de períodos dentro dessas estruturas nem sempre segue exclusivamente

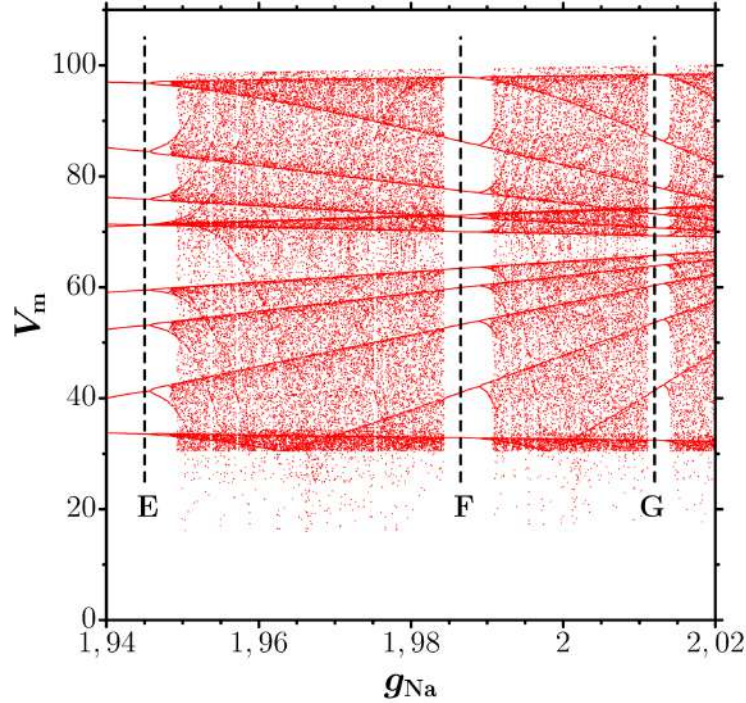
duplicações ( $P_k = P_0 \times 2^n$ ), em certos modelos, rotas alternativas como triplicações de período também são observadas (JUNGES; GALLAS, 2016). Essa complexidade reforça a necessidade de estudos quantitativos detalhados para caracterizar não apenas a presença, mas também a organização interna dos camarões, incluindo a distribuição de subestruturas e os mecanismos de bifurcação associados.

A reta desenhada na Fig. 34c indica uma via, que Lorenz nomeou de *window street* (“rua de janelas”) (LORENZ, 2008). Trata-se de uma curva suave no espaço de parâmetros ao longo da qual se alinham múltiplas janelas periódicas, no caso, sucessivos “camarões”, associada a condições específicas de estabilidade. Essa disposição tende a formar padrões hierárquicos e, em alguns casos, diferentes ruas podem se cruzar, originando regiões de interseção onde surgem janelas compostas com períodos resultantes da combinação dos períodos das ruas envolvidas. Tal organização espacial é relevante para compreender a conectividade entre regiões de periodicidade no espaço de parâmetros, sugerindo que a dinâmica observada em um ponto pode estar fortemente correlacionada à estrutura global dessas ruas (LORENZ, 2008).

O diagrama de bifurcação mostrado na Fig. 35 revela a alternância entre janelas periódicas e regiões caóticas, atravessando sucessivas estruturas do tipo “camarão”. Tal organização confirma que o modelo exibe janelas periódicas imersas em mares de caos, de forma análoga à observada em outros mapas não lineares. As fronteiras fractais entre camarões, ou entre estes e o caos, correspondem a transições abruptas de regime mediadas por bifurcações. Essa estrutura hierárquica possibilita a previsão da localização e do período de novos “camarões”, o que é crucial para o controle e a caracterização de regimes estáveis em sistemas fortemente dependentes dos parâmetros de controle (GALLAS, 1993; GALLAS, 1994; JUNGES; GALLAS, 2016).

A detecção e caracterização de estruturas do tipo “camarão” no modelo DHB revelam que, mesmo em neurônios isolados, o espaço de parâmetros apresenta organização fractal complexa, com ilhas de estabilidade imersas em regiões caóticas. Essa configuração combina robustez dinâmica e sensibilidade a perturbações, permitindo ao sistema alternar entre padrões estáveis e irregulares. No contexto deste trabalho, tais resultados reforçam a relevância do modelo DHB para investigação de mecanismos de transição e controle em sistemas neuronais, além de apontar caminhos para estudos futuros envolvendo redes acopladas e modulação paramétrica controlada.

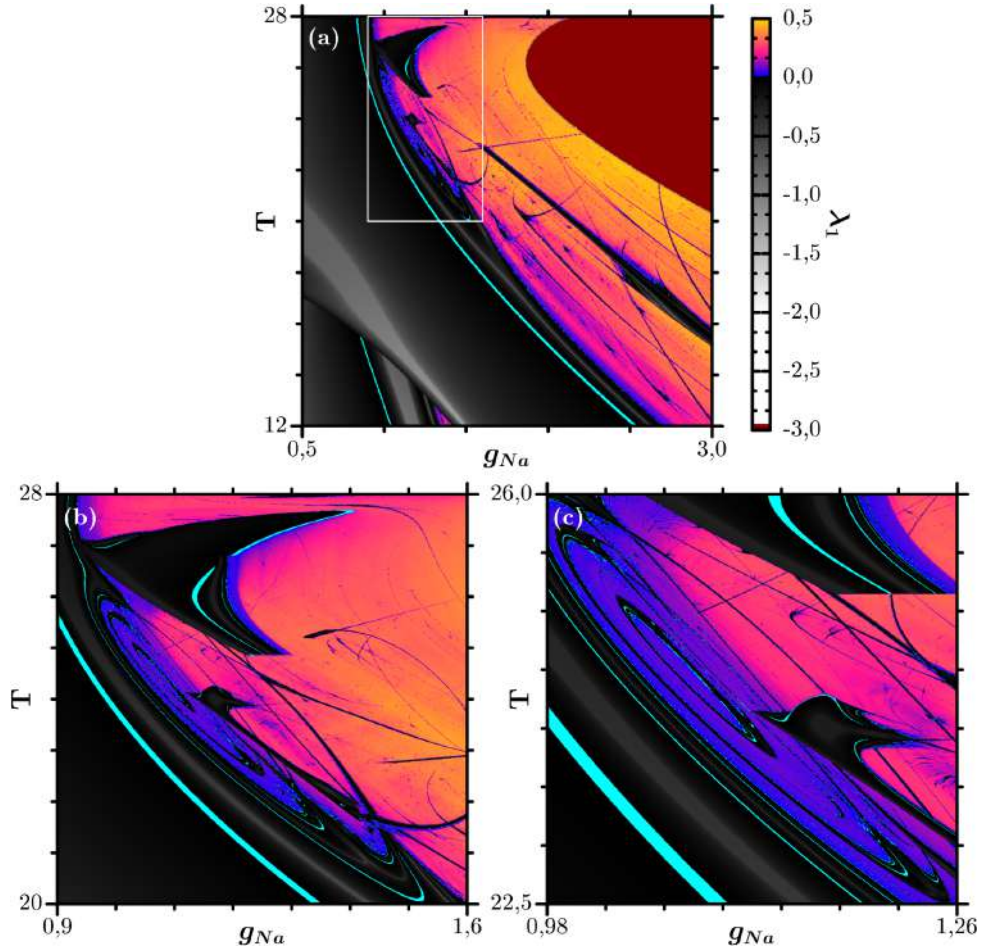
**Figura 35 – Diagrama de bifurcação do potencial de membrana  $V_m$  ao longo da reta inclinada da Fig. 34c.** O parâmetro  $g_{Na}$  foi variado sobre a reta  $T = -7,0875g_{Na} + 31,679$ , cruzando sucessivas estruturas periódicas do tipo camarão. Em E o período é 9, em F o período é 11 e em G o período é 13.



Fonte: Elaborado pelo autor (2024).

Analisando a região superior esquerda da Fig. 36, identifica-se uma estrutura peculiar conhecida na literatura como “olho do caos” (*eye of chaos*). Essa formação ocorre tipicamente na interface entre domínios periódicos e caóticos, emergindo quando a geometria de uma estrutura do tipo “camarão” sofre deformações que resultam na abertura de uma janela central de comportamento caótico, circundada por regiões de dinâmica periódica. Visualmente, assemelha-se a um olho, cuja “pupila” apresenta regime caótico e cujas “bordas” exibem oscilação regular. Do ponto de vista dinâmico, o “olho do caos” está frequentemente associado ao limite de acumulação de cascatas de bifurcações, constituindo um marco de transição complexa entre a estabilidade periódica e a dinâmica caótica (GALLAS, 1993; GALLAS, 1994; JUNGES; GALLAS, 2016).

**Figura 36 – “Olho” do caos (*eye of chaos*).** Em (a), observa-se uma região do espaço de parâmetros ( $g_{Na}$ ,  $T$ ) do modelo DHB. A área delimitada pela caixa branca indica a região ampliada nas figuras (b) e (c), as quais revelam, com maior detalhe, a organização interna das estruturas do tipo “camarão” e a formação do chamado “olho do caos”. Essa configuração apresenta uma “pupila” central de comportamento caótico, circundada por domínios periódicos, evidenciando a transição entre dinâmicas regulares e caóticas. As fronteiras em azul delimitam curvas aproximadas de bifurcação.



Fonte: Elaborado pelo autor (2025).

Embora essa estrutura tenha sido documentada anteriormente apenas em sistemas dinâmicos contínuos, como osciladores químicos forçados e circuitos eletrônicos não lineares, sua primeira observação em sistemas discretos é recente. Esse registro foi realizado por Ramírez-Ávila et al. (2024), ao analisarem o mapa neuronal de Chialvo, identificando múltiplos “olhos de caos” originados a partir da deformação de “camarões” primários e secundários no espaço de parâmetros (ÁVILA; MUNI; KAPITANIAK, 2024). A identificação dessa mesma estrutura em outro modelo discreto de neurônio, como o modelo de Huber-Braun discreto, constitui um resultado relevante desta pesquisa, evidenciando a universalidade do fenômeno e oferecendo importantes informações sobre regiões críticas no controle de parâmetros e a transição entre regimes periódicos e caóticos na dinâmica neuronal.

## 7 CONCLUSÃO

Os resultados obtidos evidenciam que, mesmo quando não há acoplamento sináptico ou ruído externo, o modelo discreto de Huber-Braun (DHB) é capaz de exibir uma ampla variedade de comportamentos dinâmicos organizados no espaço de parâmetros em estruturas complexas e de natureza fractal. A caracterização detalhada, por meio de diagramas de regimes, mapas do maior expoente de Lyapunov e diagramas de bifurcação, permitiu identificar fenômenos característicos de sistemas não lineares, tais como multiestabilidade, janelas periódicas imersas em mares de caos, cascatas de duplicação de período e crises caóticas. Adicionalmente, foram observadas estruturas universais, como “camarões”, “ruas de janelas” e “olhos do caos”, indicando que tais padrões emergem mesmo na dinâmica de um neurônio isolado e reforçando o potencial do modelo para o estudo de mecanismos de transição e controle na excitabilidade neuronal.

A análise demonstrou que pequenas variações em parâmetros fisiologicamente relevantes, como condutâncias iônicas e temperatura, podem induzir mudanças qualitativas abruptas no regime de atividade, que impactam diretamente na codificação e o processamento da informação. Essa sensibilidade ressalta o papel central da multiestabilidade, que, embora forneça flexibilidade funcional e suporte à memória, também introduz vulnerabilidade a perturbações. A presença de fronteiras fractais e regiões críticas no espaço de parâmetros sugere que o modelo DHB captura aspectos essenciais da complexidade de neurônios biológicos, constituindo-se em uma referência útil para a compreensão de fenômenos fisiológicos e patológicos associados à modulação paramétrica.

Como desdobramento futuro, propõe-se estender a investigação para redes acopladas de neurônios DHB, explorando como a multiestabilidade e a estrutura fractal do espaço de parâmetros influenciam a dinâmica coletiva e os mecanismos de sincronização. Estudos adicionais poderão avaliar o papel do acoplamento sináptico, da presença de ruído e de mecanismos de controle externo na estabilização de padrões desejados e na supressão de regimes patológicos. Assim, este trabalho não apenas aprofunda a compreensão da dinâmica intrínsecas do modelo DHB, mas também estabelece vias teóricas consistentes para investigações posteriores de um modelo discreto de neurônio. Assim, este trabalho contribui para o avanço do estudo de modelos discretizados de neurônios biológicos de elevada ordem.



## REFERÊNCIAS

- AGUIRRE, L. A. *Sistemas Dinâmicos Não Lineares: Conceitos e Análise de Dados*. Belo Horizonte, Brasil: Clube de Autores, 2023. 412 p. ISBN 978-65-266-0990-3. Citado 5 vezes nas páginas 24, 25, 30, 33 e 43.
- ALEXANDER, C. K.; SADIKU, M. *Fundamentals of Electric Circuits*. 5. ed. Boston: McGraw-Hill, 2012. Citado na página 81.
- ALLIGOOD, K. T.; SAUER, T. D.; YORKE, J. A. *Chaos: An introduction to dynamical systems*. 1. ed. New York: Springer, 1996. Citado na página 22.
- AMIN, A. S.; ASGHARI-ROODSARI, A.; TAN, H. L. Cardiac sodium channelopathies. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology*, v. 460, p. 223–237, 2010. Citado 2 vezes nas páginas 75 e 89.
- ANDERSON, R. M.; MAY, R. M. Mathematical models of infectious disease transmission. *Nature Reviews Microbiology*, v. 6, n. 6, p. 477–487, 2008. Citado na página 18.
- ASHRAFUZZAMAN, M.; TUSZYNSKI, J. *Biological and Medical Physics, Biomedical Engineering: Membrane biophysics*. 309. ed. Belin: Spring, 2013. Citado na página 69.
- BADE, H.; BRAUN, H. A.; HENSEL, H. Parameters of the static burst discharge of lingual cold receptors in the cat. *Pflügers Archiv – European Journal of Physiology*, v. 382, n. 1, p. 1–5, 1979. Citado na página 87.
- BEAR, M. F.; CONNORS, B. W.; PARADISO, M. A. *Neuroscience: Exploring the brain*. 4. ed. Massachusetts: Wolters Kluwer, 2016. Citado 14 vezes nas páginas 19, 61, 62, 64, 65, 67, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80 e 81.
- BEULER, M. et al. *FPGA Implementation of the Huber-Braun Neuron Model*. [S.l.]: scitepress, 2017. 247–254 p. Citado na página 19.
- BIRD, R.; STEWART, W.; LIGHTFOOT, E. *Transport Phenomena*. 2. ed. New York: John Wiley and Sons, 2002. Citado 2 vezes nas páginas 67 e 68.
- BONATTO, F.; GARREAU, J. C.; GALLAS, J. A. C. Self-similarities in the frequency-amplitude space of a loss-modulated  $\text{CO}_2$  laser. *Physical Review Letters*, v. 95, n. 14, p. 143905, 2005. Disponível em: <<https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.95.143905>>. Citado na página 100.
- BOYCE, W. E.; DIPRIMA, R. C. *Elementary Differential Equations and Boundary Value Problems*. 8. ed. Hoboken: John Wiley and Sons, 2005. Citado na página 34.
- BRAUN, H. A. et al. Low-dimensional dynamics in sensory biology 2: Facial cold receptors of the rat. *Journal of Computational Neuroscience*, v. 7, n. 1, p. 17–32, 1999. Citado na página 87.
- BRAUN, H. A. et al. Noise-induced impulse pattern modifications at different dynamical period-one situations in a computer model of temperature encoding. *BioSystems*, v. 62, n. 1-3, p. 99–112, 2001. Citado 2 vezes nas páginas 87 e 89.

BRAUN, H. A. et al. Computer simulations of neuronal signal transduction: The role of nonlinear dynamics and noise. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 8, n. 5, p. 881–889, 1998. Citado 3 vezes nas páginas 19, 87 e 90.

BRAUN, J.; MATTIA, M. Attractors and noise: Twin drivers of decisions and multistability. *NeuroImage*, v. 52, n. 3, p. 740–751, 2010. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.126>>. Citado na página 97.

DAYAN, P.; ABBOTT, L. *Theoretical Neuroscience: Computational and mathematical modeling of neural systems*. 6. ed. Massachusetts: Massachusetts Institute of Technology Press, 2005. Citado 2 vezes nas páginas 64 e 65.

DEVANEY, R. L. *An Introduction to Chaotic Dynamical Systems*. 3. ed. [S.l.]: CRC Press, 2022. ISBN 9780367643472. Citado na página 23.

ENDRESEN, L. P.; HALL K. HØYE, J. S.; MYRHEIM, J. A theory for the membrane potential of living cells. *European Biophysics Journal*, Berlin, v. 29, p. 90–103, 2000. Citado na página 70.

FAIN, G.; O'DDEL, T. *Molecular and Cellular Physiology of Neurons*. 2. ed. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 2014. Citado 2 vezes nas páginas 81 e 82.

FAIN, G. L. *Molecular and Cellular Physiology of Neurons*. 2. ed. Massachusetts: Harvard University Press, 2014. Citado na página 71.

FIEDLER-FERRARA, N.; PRADO, C. P. C. d. *Caos: uma Introdução*. São Paulo: Edgard Blucher, 1994. 403 p. ISBN 978-85-212-0058-1. Citado 9 vezes nas páginas 36, 40, 44, 51, 53, 54, 55, 56 e 58.

FINKE, C. et al. Propagation effects of current and conductance noise in a model neuron with subthreshold oscillations. *Mathematical Biosciences*, v. 214, n. 1-2, p. 109–121, 2008. Citado 3 vezes nas páginas 87, 88 e 90.

FISCHER, H. P. Mathematical modeling of complex biological systems: from parts lists to understanding systems behavior. *Alcohol Research and Health*, v. 31, n. 1, p. 49–59, 2008. Citado na página 18.

FITZHUGH, R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophysical Journal*, v. 1, n. 6, p. 445–466, 1961. Citado na página 19.

GALILEI, G. *O Ensaíador*. São Paulo, Brasil: Nova Cultural, 1996. (Os Pensadores). Citado na página 21.

GALLAS, J. A. C. Structure of the parameter space of the hénon map. *Physical Review Letters*, v. 70, n. 18, p. 2714–2717, 1993. Disponível em: <<https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.70.2714>>. Citado 3 vezes nas páginas 99, 101 e 102.

GALLAS, J. A. C. Dissecting shrimps – results for some one-dimensional physical models. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, v. 202, n. 1–2, p. 196–223, 1994. Disponível em: <[https://doi.org/10.1016/0378-4371\(94\)00083-U](https://doi.org/10.1016/0378-4371(94)00083-U)>. Citado 2 vezes nas páginas 101 e 102.

GAWALI, V. S.; TODT, H. Mechanism of inactivation in voltage-gated  $\text{Na}^+$  channels. *Current Topics in Membranes*, v. 78, p. 409–450, 2016. Citado 2 vezes nas páginas 75 e 77.

GHOVANLOO, M.-R. et al. Physiology and pathophysiology of sodium channel inactivation. *Current Topics in Membranes*, p. 479–509, 2016. Citado 4 vezes nas páginas 75, 76, 77 e 89.

HALLETT, M.; STONE, J.; CARSON, A. J. (Ed.). *Functional Neurologic Disorders*. Amsterdam: Elsevier, 2016. v. 139. (Handbook of Clinical Neurology, v. 139). ISBN 978-0-12-801772-2. Citado na página 89.

HE, S. et al. A discrete huber-braun neuron model: From nodal properties to network performance. *Cognitive Neurodynamics*, v. 17, n. 1, p. 301–310, 2023. Citado 3 vezes nas páginas 19, 91 e 93.

HILLE, B. *Ion channels of Excitable Membranes: Membrane biophysics*. 3. ed. Massachusetts: Sinauer Associates, 2013. Citado 5 vezes nas páginas 70, 73, 74, 88 e 89.

HODGKIN, A.; HUXLEY, A. Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of loligo. *J. Physiol*, Inglaterra, v. 116, p. 424–448, 1952. Citado 7 vezes nas páginas 12, 18, 79, 80, 81, 85 e 86.

HODGKIN, A.; KATZ, B. The effect of sodium ions on the electrical activity of the giant axon of the squid. *J. Physiol*, Inglaterra, v. 108, p. 37–77, 1949. Citado na página 70.

HUBER, M. T. et al. Stimulus sensitivity and neuromodulatory properties of noisy intrinsic neuronal oscillators. *AIP Conference Proceedings*, v. 411, n. 1, p. 281–286, 1997. Citado 2 vezes nas páginas 15 e 92.

IZHIKECICH, E. M. Which model to use for cortical spiking neurons? *IEEE Transactions on Neural Networks*, v. 15, n. 5, p. 1063–1070, 2004. Citado na página 19.

IZHIKEVICH, E. M. *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*. 1. ed. Cambridge, MA: MIT Press, 2007. 458 p. (Computational Neuroscience). ISBN 978-0-262-09043-8. Citado 3 vezes nas páginas 87, 88 e 95.

JUNGES, L.; GALLAS, J. A. C. Impact of delayed feedback on self-pulsations of  $\text{CO}_2$  lasers. *Journal of the Optical Society of America B*, v. 33, n. 7, p. 1360–1368, 2016. Disponível em: <<https://doi.org/10.1364/JOSAB.33.001360>>. Citado 3 vezes nas páginas 100, 101 e 102.

KELSO, J. A. S. Multistability and metastability: Understanding dynamic coordination in the brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 367, n. 1591, p. 906–918, 2012. Disponível em: <<https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0351>>. Citado na página 97.

KENDEL, E. R. *Principles of Neural Science*. 5. ed. New York: McGraw Hill Professional, 2013. Citado 4 vezes nas páginas 61, 62, 63 e 64.

KONINCK, P. D. *Hippocampal neurons and glial cells*. 2025. <<https://greenspine.ca/hippocampal-neurons-and-glial-cells>>. Acesso em: 19 out. 2025. Citado na página 61.



- LAYEK, G. C. *An Introduction to Dynamical Systems and Chaos*. 1. ed. New Delhi: Springer, 2015. Citado 2 vezes nas páginas 22 e 23.
- LORENZ, E. N. Compound windows of the h  non-map. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, v. 237, n. 13, p. 1689–1704, 2008. Dispon  vel em: <<https://doi.org/10.1016/j.physd.2007.11.014>>. Citado na p  gina 101.
- MONTEIRO, L. H. A. *Sistemas Din  micos*. 2. ed. S  o Paulo, Brasil: Livraria da F  sica, 2006. Citado 12 vezes nas p  ginas 18, 22, 24, 25, 26, 31, 33, 34, 44, 47, 51 e 52.
- MORRIS, C.; LECAR, H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophysical Journal*, v. 35, n. 1, p. 193–213, 1981. Citado na p  gina 19.
- MOTTA, S.; PAPPALARDO, F. Mathematical modeling of biological systems. *Briefings in Bioinformatics*, v. 14, n. 4, p. 411–422, 2013. Citado na p  gina 18.
- MURRAY, J. D. *Mathematical Biology: I. An Introduction*. 3. ed. Springer-Verlag, 2002. v. 17. 551 p. (Interdisciplinary Applied Mathematics, v. 17). ISBN 978-0-387-95223-9. Dispon  vel em: <<https://doi.org/10.1007/b98868>>. Citado na p  gina 31.
- NAGUMO, J.; ARIMOTO, S.; YOSHIZAWA, S. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proceedings of the IRE*, v. 50, n. 10, p. 2061–2070, 1962. Citado na p  gina 19.
- NICHOLLS, J. G.; AL. et. *From Neuron to Brain*. 5. ed. Massachusetts: McGraw Hill Professional, 2012. Citado 3 vezes nas p  ginas 63, 64 e 67.
- OLIVEIRA, D. F. M. Mapping chaos: Bifurcation patterns and shrimp structures in the ikeda map. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 2024. Citado na p  gina 100.
- PISARCHIK, A. N.; HRAMOV, A. E. *Multistability in Physical and Living Systems: Characterization and Applications*. 1. ed. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2022. 408 p. (Springer Series in Synergetics). ISBN 978-3-030-98395-6. Citado 10 vezes nas p  ginas 37, 39, 44, 45, 46, 50, 51, 52, 95 e 96.
- POINCAR  , H. *Les M  thodes Nouvelles de la M  canique C  leste*. [S.l.]: Gauthier-Villars, 1899. v. 3. Int  grales irr  guli  res. Solutions asymptotiques. Th  orie des perturbations. Citado na p  gina 22.
- PURVES, D.; AL. et. *Neuroscience*. 3. ed. Massachusetts: Sinauer Associate, 2004. Citado 2 vezes nas p  ginas 62 e 63.
- RULKOV, N. F. Modeling of spiking-bursting neural behavior using two-dimensional map. *Physical Review E*, v. 65, n. 4, p. 041922, 2002. Dispon  vel em: <<https://doi.org/10.1103/PhysRevE.65.041922>>. Citado na p  gina 19.
- SAVI, M. A. *Din  mica N  o-linear e Caos*. 2. ed. Rio de Janeiro: E-Papers, 2017. Citado 10 vezes nas p  ginas 30, 37, 38, 46, 48, 49, 52, 53, 56 e 58.
- SCH  FER, K.; BRAUN, H. A.; K  RTEN, L. Analysis of cold and warm receptor activity in vampire bats and mice. *Pfl  gers Archiv – European Journal of Physiology*, v. 412, n. 1–2, p. 188–194, 1988. Citado na p  gina 87.

SINGH, G. Mathematical modelling of biological populations with and without dispersion. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, v. 18, n. 1, p. 1–19, 2023. Citado na página 18.

STAFSTROM, C. E. Persistent sodium current and its role in epilepsy. *Epilepsy Currents*, v. 7, n. 1, p. 15–22, 2007. Citado na página 89.

STROGATZ, S. H. *Nonlinear Dynamics and Chaos: With applications to physics, biology, chemistry, and engineering*. 2. ed. Boulder, CO: Westview Press, 2015. Citado 12 vezes nas páginas 18, 21, 24, 31, 34, 37, 44, 45, 47, 51, 52 e 53.

TANAKA, G. et al. Synchronization and propagation of bursts in networks of coupled map neurons. *Chaos*, v. 16, n. 1, p. 013113, 2006. Disponível em: <<https://doi.org/10.1063/1.2148387>>. Citado na página 19.

TAYLOR, J. R. *Mecânica Clássica*. Porto Alegre, Brasil: Bookman, 2013. Citado 7 vezes nas páginas 18, 22, 24, 31, 33, 34 e 35.

TERMAN, D. H.; ERMENTROUT, G. B. *Mathematical Foundations of Neuroscience*. 1. ed. New York: Springer and Business Media, 2010. Citado 7 vezes nas páginas 64, 65, 66, 67, 68, 88 e 95.

TIPLER, P. A.; MOSCA, G. *Física para Cientistas e Engenheiros: Mecânica, Oscilações e Ondas, Termodinâmica*. 6. ed. Rio de Janeiro, Brasil: LTC, 2009. v. 1. ISBN 978-85-216-1710-5. Citado na página 21.

TRAIKAPI, A.; KONSTANTINOU, N. Gamma oscillations in alzheimer's disease and their potential therapeutic role. *Frontiers in Systems Neuroscience*, v. 15, p. 782399, 2021. Citado na página 89.

TRAUB, R. D.; MILES, R. Multiple modes of neuronal population activity emerge after modifying specific synapses in a model of the ca3 region of the hippocampus. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 627, p. 277–290, 1991. Citado na página 19.

WU, W.; CHEN, Z.; YUAN, Z. The evolution of a novel four-dimensional autonomous system: Among 3-torus, limit cycle, 2-torus, chaos and hyperchaos. *Chaos, Solitons and Fractals*, Elsevier, v. 39, n. 5, p. 1–17, 2009. Citado na página 59.

ZHANG, X.; FENG, J. Computational modeling of neuronal networks: Exploring the dynamics and organization of neural circuits through computational models. *arXiv*, abs/1203.0868, 2012. Citado na página 18.

ÁVILA, G.; MUNI, S.; KAPITANIAK, T. Unfolding the distribution of periodicity regions and diversity of chaotic attractors in the chialvo neuron map. *Chaos*, 2024. Citado na página 103.

## APÊNDICE A – SOLUÇÃO EDO

Resolvendo a equação diferencial dada:

$$\frac{d[C]}{dx} + a[C] = b, \quad \text{com} \quad a = -\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} \quad \text{e} \quad b = -\frac{I}{DFz} \quad (120)$$

Sendo o fator integrante  $\mu(x)$  obtido por meio de:

$$\mu(x) = e^{\int a dx} \Rightarrow \mu(x) = e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} \quad (121)$$

Multiplicando toda a equação diferencial pelo fator integrante e reescrevendo o lado esquerdo como a derivada do produto de  $\mu(x)$  e  $[C]$ :

$$e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} \frac{d[C]}{dx} + e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} a[C] = e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} b \quad (122)$$

$$\frac{d}{dx} \left( e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} [C] \right) = e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} b \quad (123)$$

Agora a equação diferencial tem uma forma que pode ser integrada diretamente. Assim, integrando ambos os lados da equação:

$$\int \frac{d}{dx} \left( e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} [C] \right) dx = \int e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} b dx \quad (124)$$

A integral do lado esquerdo simplesmente remove a derivada, então, substituindo  $b$  e resolvendo o lado direito:

$$\left( -\frac{I}{DFz} \right) \int e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} dx = \left( -\frac{I}{DFz} \right) \frac{e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x}}{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta}} = \frac{IRT}{D(Fz)^2} \frac{\delta}{V_m} e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} \quad (125)$$

Voltando à equação (124):

$$e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} [C] = \frac{IRT}{D(Fz)^2} \frac{\delta}{V_m} e^{-\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} + C_1 \quad (126)$$

Multiplicando ambos os lados por  $e^{\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x}$ :

$$[C] = \frac{IRT}{D(Fz)^2} \frac{\delta}{V_m} + C_1 e^{\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta} x} \quad (127)$$

Essa é a solução geral da equação diferencial, onde  $C_1$  é a constante de integração determinada por uma condição de contorno. Sendo,

$$\frac{b}{a} = \frac{-\frac{I}{DFz}}{\frac{Fz}{RT} \frac{V_m}{\delta}} \Rightarrow \frac{b}{a} = -\frac{I}{DFz} \frac{RT\delta}{FzV_m} \quad (128)$$

Então o resultado tem a forma,

$$[C] = \frac{b}{a} + [C]' e^{-ax} \quad (129)$$

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

CENTRO DE CIÊNCIAS 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/tese intitulada: **“ESTUDO DA DINÂMICA DE UM MODELO DE NEURÔNIO DE HUBER-BRAUN A TEMPO DISCRETO”** de autoria da acadêmica ANA LUÍZA BRAGA DE ALMEIDA.

Joinville, 20 de outubro de 2025.

Assinatura digital do orientador:

---

César Manchein