

ANÁLISE DA ESTABILIDADE DE SINCRONISMO NO MODELO NEURONAL DE HINDMARSH-ROSE: UMA ABORDAGEM ALTERNATIVA

O. V. Santos*, F. I. Fazanaro**, D. C. Soriano** e R. Attux***

*Universidade Federal do Tocantins (UFT), Departamento de Matemática, Araguaína-TO, Brasil

**Centro de Engenharia, Modelagem e Ciências Sociais Aplicadas (CECS), UFABC

Avenida dos Estados, 5001, 09210-580. Santo André, São Paulo, Brasil

***Faculdade de Engenharia Elétrica e de Computação (FEEC), Departamento de Engenharia de Computação e Automação Industrial (DCA), UNICAMP, Campinas, Brasil

e-mail: odairsantos@uft.edu.br

Resumo: Este trabalho tem como objetivo analisar a estabilidade do sincronismo entre *bursting* neuronais caóticos obtidos a partir de modelos de Hindmarsh-Rose com acoplamento resistivo e unidirecional. Tal análise, que se insere no contexto do cálculo dos expoentes de Lyapunov condicionais, é realizada aqui através de um método alternativo e especialmente adaptado para este propósito. A proposta se caracteriza pela não exigência da linearização das equações de estado, o que a torna mais conveniente quando modelos não suaves ou mesmo de descrição matemática complexa são considerados. Mostra-se que *bursting* caóticos partindo de condições iniciais distintas podem sincronizar a partir de um valor crítico de acoplamento, o que é confirmado tanto pelo maior expoente de Lyapunov condicional como pela evolução temporal do erro entre as dinâmicas. Tal abordagem se consolida como uma relevante ferramenta no estudo do sincronismo entre osciladores não lineares, um fenômeno crucial para a emergência de padrões organizados e para o processamento da informação em sistemas neuronais.

Palavras-chave: *bursting* neuronal, caos, sincronismo, expoentes de Lyapunov condicionais, modelo de Hindmarsh-Rose.

Abstract: *This work aims to analyze the stability of the synchronism between chaotic neuronal burstings obtained from Hindmarsh-Rose models under a resistive and unidirectional coupling. Such analysis, which is formalized with the aid of conditional Lyapunov exponents, is performed here considering an alternative approach. The strategy avoids the linearization of state equations, which it is convenient when non-smooth or even models with complex mathematical description are considered. In the scenario analyzed here, it is shown that chaotic bursting starting from different initial conditions can synchronize for a critical coupling value, which is confirmed both by the largest conditional Lyapunov exponent and the time evolution of the error between the neural oscillators. This approach establishes an important tool for the study of synchronization, a crucial phenomenon for the emergence of organized patterns and*

information processing in neuronal systems.

Keywords: *neuronal bursting, chaos, synchronism, conditional Lyapunov exponents, Hindmarsh-Rose model.*

Introdução

O *bursting* neuronal define um padrão particular de disparo de potenciais de ação (PAs) caracterizado por períodos quiescentes (silêncio elétrico) intercalados por trens de PAs [4]. Tal comportamento oscilatório desempenha um importante papel na formação das redes centrais geradoras de padrões – i.e. redes neuronais de comportamento rítmico sem realimentação sensorial [1] – ou mesmo na formação de códigos neuronais fundamentais para a regulação de processos fisiológicos [3].

Um dos aspectos mais interessantes e relevantes para o processamento da informação em sistemas neuronais consiste na emergência de padrões síncronos nas suas respectivas redes mediante uma entrada externa. De fato, o sincronismo em osciladores não lineares se caracteriza como um fenômeno universal para auto-organização de processos, e, no caso das redes neurais biológicas, se estabelece por meio dos acoplamentos entre células “ajustados” ao longo do processo evolutivo [8].

Nesse contexto, este trabalho tem como objetivo estudar o sincronismo no modelo neuronal de Hindmarsh-Rose [2], um dos mais emblemáticos na análise de *bursting* neuronal, por meio de ferramentas comuns à análise de estabilidade de sistemas dinâmicos não lineares [5]. No estudo, empregar-se-á um método recentemente proposto pelos autores [9] para analisar a estabilidade do sincronismo por meio do cálculo dos chamados expoentes de Lyapunov condicionais [7]. O método, que pode ser visto como uma extensão do método das dinâmicas clonadas (CIDyn) [10], é particularmente útil no contexto de modelos dinâmicos dotados de descontinuidades ou de difícil manipulação matemática.

O trabalho está organizado da seguinte forma: a sessão Materiais e Métodos apresenta do modo sucinto o modelo de Hindmarsh-Rose, o método CIDyn e o sistema de equações diferenciais associado ao erro entre dinâmicas neuronais. A sessão Resultados ilustra a coerência da proposta na avaliação do sincronismo, enquanto que as sessões Discussão e Conclusão resumem os principais aspectos da abordagem e suas implicações respectivamente.

Materiais e Métodos

A geração de *burstings* neuronais tem sido extensivamente estudada no contexto do modelo neuronal de Hindmarsh-Rose, o qual estabelece uma variável de estado adimensional para o potencial de membrana ($x(t)$) e outras duas (também adimensionais) associadas aos fluxos iônicos rápidos ($y(t)$) e lentos ($z(t)$). Essas variáveis se relacionam de forma não linear na composição do potencial de membrana, o que pode ser traduzido pela seguinte dinâmica [2]:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= y_1 - ax_1^3 + bx_1^2 - z_1 + I \\ \dot{y}_1 &= c - dx_1^2 - y_1 \\ \dot{z}_1 &= r[s(x_1 - x_r) - z_1] \end{aligned} \quad (1)$$

onde a, b, c, d, s, r, x_r e I são parâmetros do sistema, que, dependendo dos valores adotados, permitem simular um vasto conjunto de comportamentos dinâmicos topologicamente equivalentes aos observados no âmbito experimental. Isso faz do modelo HR um dos mais emblemáticos no estudo qualitativo do fenômeno de *bursting* neuronal [1,4]. Por exemplo, a Figura 1 ilustra um típico comportamento caótico do potencial de membrana - i.e. aperiódico e com sensibilidade em relação às condições iniciais - obtido quando $a = 1, b = 3, c = 1, d = 5, r = 0.006, s = 4, x_r = -1.56$ e $I = 3$. Tal comportamento pode ser facilmente modulado tomando a estimulação externa (variável I) como um parâmetro de controle.

Observa-se na Figura 1 um típico comportamento complexo com períodos quiescentes e *spike trains* de duração irregular. Curiosamente, mesmo apresentando sensibilidade em relação às condições iniciais e comportamento aperiódico, sistemas neurais podem sincronizar mediante acoplamento fraco, o que pode ser estudado de forma mais criteriosa no contexto dos chamados expoentes de Lyapunov condicionais.

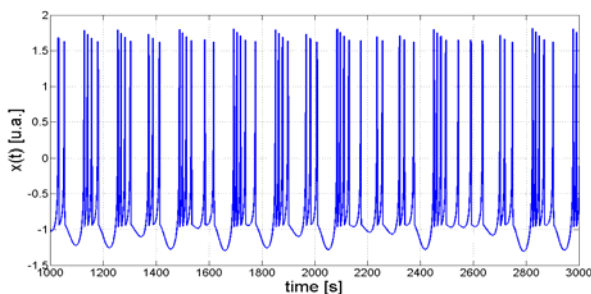


Figura 1: típico *bursting* neuronal caótico produzido pelo modelo de Hindmarsh-Rose.

Do ponto de vista prático, os expoentes de Lyapunov, definidos como a taxa de divergência média entre condições iniciais próximas no espaço de estados, podem ser calculados por meio do método do mapa tangente (TanMap) [6]. Nesta abordagem, dado um sistema dinâmico n -dimensional $\mathbf{F}(\mathbf{x},t)$ e uma matriz identidade \mathbf{I}_n também n -dimensional, podem-se obter os expoentes de Lyapunov por meio das expansões (ou contrações) provocadas pelas sucessivas aplicações do mapa tangente às colunas de \mathbf{I}_n . Mais especificamente, os eixos principais do mapa tangente correspondem ao sistema linear subjacente à dinâmica obtido para cada instante de tempo tal como definidos pela solução das equações variacionais $\Phi(\mathbf{x},t)$ expressas por:

$$\dot{\Phi}(\mathbf{x},t) = \mathbf{J}(\mathbf{x},t)\Phi(\mathbf{x},t), \quad (2)$$

onde $\mathbf{J}(\mathbf{x},t)$ é a matriz Jacobiana de $\mathbf{F}(\mathbf{x},t)$. Detalhes em relação ao cálculo envolvendo essa abordagem podem ser encontrados em [6,10].

Alternativamente, podem-se calcular os expoentes de Lyapunov a partir da teoria de perturbações tal como definido pela essência da abordagem CIDyn [10]. Tal abordagem consiste em estimar os expoentes de Lyapunov a partir da obtenção de vetores diferenças de estado entre cópias (ou clones) $\mathbf{x}_{ci} = \mathbf{F}(\mathbf{x}_{ci},t)$ da dinâmica original com $i = 1, 2, \dots, n$ infinitesimalmente perturbadas em direções linearmente independentes. Assim, após um determinado intervalo de tempo, pode-se avaliar a divergência no espaço de estados por meio de $\mathbf{p}_n^{(k)}$ vetores diferenças de estados (considerando as devidas correções numéricas fornecidas pela ortogonalização de Gram-Schmidt [9]), fornecendo os n expoentes de Lyapunov após a k -ésima iteração (índice superescrito) na forma:

$$\lambda_n = \frac{1}{kT} \sum_{j=1}^k \ln \left\| \frac{\mathbf{p}_n^{(j)}}{\delta_{x_0}} \right\|, \quad (3)$$

onde T é o intervalo de integração das dinâmicas e δ_{x_0} a magnitude da perturbação inicial. Esta abordagem se caracteriza pela não exigência da linearização do sistema e solução das equações variacionais, o que se torna conveniente para modelos complexos e, eventualmente, com entradas não suaves [10].

Como uma extensão natural do desenvolvimento apresentado em [10], mostra-se aqui que a abordagem CIDyn pode também ser utilizada para a análise de estabilidade do sincronismo entre sistemas dinâmicos não lineares, tal como introduzida por [7] no âmbito dos expoentes de Lyapunov condicionais utilizando o mapa tangente. Para tanto, considere um segundo sistema dinâmico neuronal idêntico ao sistema definido em (1) e acoplado de forma unidirecional a este por meio da diferença entre os potenciais de membrana, i.e.:

$$\begin{aligned} \dot{x}_2 &= y_2 - ax_2^3 + bx_2^2 - z_2 + I + \alpha(x_1 - x_2) \\ \dot{y}_2 &= c - dx_2^2 - y_2 \\ \dot{z}_2 &= r[s(x_2 - x_r) - z_2] \end{aligned} \quad (4)$$

onde x_1 é o potencial de membrana do sistema introduzido em (1) e α é o acoplamento entre as dinâmicas (1) e (4). Assim, a dinâmica do sincronismo pode ser analisada por meio da dinâmica da diferença (ou erro) entre as variáveis de estado $e_1 = x_1 - x_2 = x_{\perp}$, $e_2 = y_1 - y_2 = y_{\perp}$ e $e_3 = z_1 - z_2 = z_{\perp}$, sendo as equações diferenciais do erro facilmente obtidas por meio dessas equações a partir da diferenciação membro a membro:

$$\begin{aligned} \dot{e}_1 &= e_2 - a(x_1^3 - (x_1 - e_1)^3) + \dots \\ &\dots + b(x_1^2 - (x_1 - e_1)^2) - e_3 - \alpha e_1 \\ \dot{e}_2 &= -d(x_1^2 - (x_1 - e_1)^2) - e_2 \\ \dot{e}_3 &= r(se_1 - e_3) \end{aligned} \quad (5)$$

Neste caso, o sistema (5) apresenta uma mudança de coordenadas de x, y e z para x_{\perp}, y_{\perp} e z_{\perp} definindo a dinâmica do erro equivalente à variedade (*manifold*) transversa ou também chamada variedade de sincronização, já que, neste sistema de coordenadas, a condição de sincronismo se vincula a um ponto de equilíbrio $(0, 0, 0)$ na dinâmica do erro [7]. Assim, a análise de estabilidade deste ponto reflete a própria estabilidade do estado síncrono entre os sistemas (1) e (4), sendo os expoentes de Lyapunov associados a essa nova dinâmica denominados *condicionais* ou *condicionados*, pois dependem não apenas das variáveis erro, mas também das variáveis de estado do sistema emissor (1). Neste caso, a presença de pelo menos um expoente positivo indica a ausência de sincronismo, enquanto a ocorrência de todos os expoentes com sinais negativos apontam para um ponto fixo estável, e, consequentemente, sincronismo completo entre os sistemas. É importante ressaltar que os expoentes de Lyapunov condicionais refletem exclusivamente a estabilidade do sincronismo e não se relacionam com o comportamento individual das dinâmicas.

Resultados

Com o intuito de ilustrar o fenômeno de sincronismo neuronal e a evolução da dinâmica do erro tal como apresentada em (5), considere o sistema neuronal definido em (4) acoplado à dinâmica dada em (1), com os mesmos parâmetros da simulação da Figura 1 e com um fator de acoplamento de $\alpha = 0.95$. Considere ainda que esses sistemas neuronais possuem condições iniciais distintas e definidas aleatoriamente no intervalo $[0, 1]$. Observa-se, nessas circunstâncias (Figura 2), que ambas as dinâmicas apresentam soluções caóticas, e, apesar da clássica divergência em relação às condições iniciais apresentada por este comportamento dinâmico, tem-se a sincronização entre os sistemas neuronais (painel superior) após um transitório. A sincronização também é indicada pelo comportamento do erro entre as respectivas variáveis de estado (painel inferior) com convergência para zero após um transitório. Nesta simulação, a medida de erro foi construída a partir da soma dos módulos dos erros individuais. O comportamento síncrono entre os osciladores neuronais e a convergência para erro nulo se

manifesta através de um espectro de Lyapunov condicionais com todos os seus elementos negativos, ou mais precisamente $[\lambda_{c1} \lambda_{c2} \lambda_{c3}] = [-0.0003, -0.0045, -9.6025]$.

Além de permitir a avaliação do sincronismo para configurações específicas de acoplamento e das dinâmicas individuais, pode-se ainda inspecionar a sua estabilidade mediante a variação progressiva do acoplamento entre as dinâmicas, o que se torna conveniente para entender as transições de fase em sistemas mais complexos quando a diferença entre osciladores é considerada.

A fim de ilustrar este aspecto, a Figura 3 mostra a evolução do maior expoente de Lyapunov condicional (expoente que indica essencialmente a estabilidade do sincronismo) quando o acoplamento em (4) é tomado como parâmetro de controle (painel superior), bem como o valor do erro médio para os últimos 1000 s (painel inferior). Observa-se claramente que há coerência entre a convergência para erro nulo com valores negativos para o maior expoente de Lyapunov condicional. Observa-se ainda que, para uma extensa faixa no domínio de acoplamento analisado, tem-se a ausência de sincronismo entre os osciladores.

É interessante observar na figura que, não necessariamente, um incremento no acoplamento implica em uma situação mais favorável ao sincronismo em um primeiro momento. De fato, observa-se que, para α aproximadamente igual a 0.5, têm-se maiores valores para o maior expoente condicional, enquanto, a partir 0.95, observa-se uma transição de fase do erro, convergindo para zero e sincronizando as duas dinâmicas quando o acoplamento é aumentado. O decréscimo do expoente a partir deste acoplamento indica uma rápida convergência para o estado síncrono entre os osciladores neuronais em regime permanente, informação essa que não é capturada pela medida de erro.

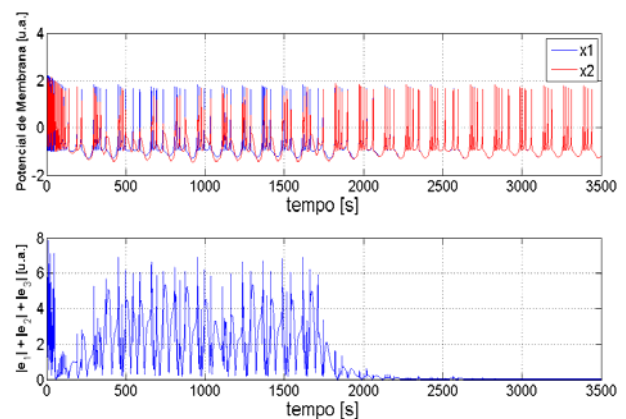


Figura 2: painel superior – curso temporal do potencial de membrana x_1 e x_2 com $\alpha = 0.95$; painel inferior – evolução temporal da soma dos módulos dos erros entre os osciladores neuronais.

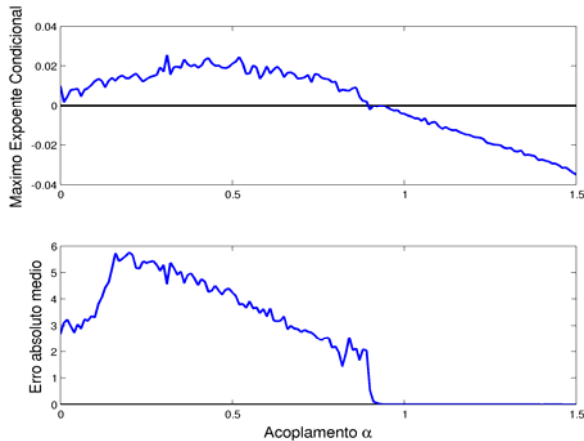


Figura 3: painel superior - evolução do maior expoente de Lyapunov condicional; painel inferior – evolução do do erro médio para os últimos 1000 s sobre o fator de acoplamento.

Discussão

No presente trabalho, foi proposto o uso de um método alternativo para cálculo dos expoentes condicionais de Lyapunov, tendo em vista a análise de osciladores neuronais exibindo *bursting* caóticos acoplados de forma unidirecional. Mostrou-se que a metodologia apresenta coerência com a evolução temporal do erro entre as dinâmicas e é informativa em relação à convergência ao estado síncrono em regime permanente.

Conclusão

A proposta aqui apresentada abre a perspectiva para múltiplos cenários de análise, como, por exemplo, neurônios com entradas periódicas distintas e não suaves, alvo de difícil tratamento na abordagem clássica (TanMap) e certamente um seguimento natural deste trabalho. Por fim, espera-se com esta contribuição a introdução de uma nova ferramenta para a análise da estabilidade do sincronismo em sistema neuronais, o que se insere com um tópico de extrema importância na neurociência computacional.

Agradecimentos

F. I. Fazanaro agradece à FAPESP (processos 2012/09624-4 e 2014/09954-0) o apoio financeiro. D. C. Soriano agradece financiamento projeto multicentro UFABC. R. Attux agradece o apoio do CNPq. O. V. Santos agradece o apoio financeiro da Capes.

Referências

- [1] Butera R, Rinzel J, Smith J. Models of respiratory rhythm generation in the pre-Botzinger Complex. I. Bursting Pacemaker Neurons. *Journal of Neurophysiology*; v. 82, p. 382-397, 1999.
- [2] Hindmarsh JL, Rose RM. A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations. *Proceedings of the Royal Society B*; v. 221, n. 1222, p. 87-102, 1984.
- [3] Kepecs A, Lisman J. Information encoding and computation with spikes and bursts. *Network: Computation in Neural Systems*; v. 14, p. 103-118, 2003.
- [4] Koch C. *Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons*. Oxford University Press; 2004.
- [5] Monteiro LHA. *Sistemas Dinâmicos*. Mack Pesquisa São Paulo; 2a. edição, 2006.
- [6] Parker TS, Chua LO. *Practical Numerical algorithms for Chaotic Systems*. Springer-Verlag; 1989.
- [7] Pecora LM, Carroll TL, Johnson GA, Mar DJ, Heagy JF. Fundamentals of synchronization in chaotic systems, concepts, and applications. *Chaos*; 7(4):520–543, 1997.
- [8] Pikovsky A, Rosenblum M, Kurths J. *A Universal Concept in Nonlinear Sciences*. Cambridge Nonlinear Science Series; 2003.
- [9] Santos OV, Fazanaro FI, Soriano DC, Attux R. Aplicação da Metodologia das Dinâmicas Clonadas ao Estudo de Sincronismo entre Sistemas Dinâmicos Não-Lineares, IV Simpósio de Processamento de Sinais da UNICAMP; 2013.
- [10] Soriano DC, Fazanaro FI, Suyama R, Oliveira JR, Attux R, Madrid MK. A method for Lyapunov spectrum estimation using cloned dynamics and its application to the discontinuously-excited FitzHugh-Nagumo model. *Nonlinear Dynamics*; 67(1):413–424, 2012.