



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

Comportamento Caótico em Sistemas Fisiológicos

Jorge das Neves Duarte
(Mestre)

Dissertação para obtenção do Grau de Doutor em Matemática

Orientador: Professor Doutor Luís Manuel Ferreira da Silva
Co-orientador: Professor Doutor José Rodrigues Santos de Sousa Ramos

Fevereiro de 2006



UNIVERSIDADE DE ÉVORA

Comportamento Caótico em Sistemas Fisiológicos

Jorge das Neves Duarte
(Mestre)

Dissertação para obtenção do Grau de Doutor em Matemática

157 655

Orientador: Professor Doutor Luís Manuel Ferreira da Silva
Co-orientador: Professor Doutor José Rodrigues Santos de Sousa Ramos

Fevereiro de 2006

RESUMO

Neste trabalho estudamos a dinâmica de modelos biofísicos caóticos que representam a actividade eléctrica de células excitáveis.

Usando técnicas da teoria dos sistemas dinâmicos, quantificamos a complexidade das estruturas fisiológicas através da análise de determinadas aplicações no intervalo. Mais precisamente, caracterizamos a entropia topológica e um segundo invariante topológico, denotado por r , com o propósito de descrever o comportamento caótico dos modelos.

Primeiramente, apresentamos um estudo da dinâmica de um modelo do tipo FitzHugh-Nagumo submetido a um estímulo periódico.

No contexto dos ritmos fisiológicos, proporcionamos uma caracterização da dinâmica de uma família de aplicações na circunferência que foi proposta como modelo para osciladores não lineares periodicamente forçados.

Atendendo à sua importância, analisamos modelos biofísicos para o comportamento “explosivo” de células excitáveis. A dinâmica de uma célula singular e a caracterização do efeito de acoplamento em células “explosivas” idênticas, é particularmente interessante para o nosso estudo.

Finalmente, apresentamos algumas considerações sobre a relevância do comportamento caótico em sistemas neuronais como factor crucial de adaptação a um meio em constante evolução.

PALAVRAS-CHAVE: células excitáveis, modelos biofísicos, dinâmica simbólica, invariantes topológicos, entropia topológica, aplicações no intervalo, caos, dinâmica isentrópica, comportamento explosivo, acoplamento.

ABSTRACT

In this work we study the dynamics of chaotic biophysical models that represent the electrical activity of excitable cells.

Using techniques of dynamical systems theory, we quantify the complexity of the physiological structures, through the analysis of specific maps on the interval. More precisely, we characterize the topological entropy and a second topological invariant, denoted by r , in order to describe the chaotic behavior of the models.

Firstly, we present a study of the dynamics of a FitzHugh-Nagumo type model under periodic function forcing.

In the context of physiological rhythms, we provide a characterization of the dynamics of a family of circle maps that has been proposed as a model for periodically forced nonlinear oscillators.

Regarding their importance, we analyse biophysical models for the bursting behavior of excitable cells. The dynamics of a single cell and the characterization of the effect of coupling on identical bursting cells, is particularly interesting for our study.

Finally, we present some considerations about the relevance of the chaotic behavior in neural systems as a crucial factor of adaptation to an environment in constant evolution.

KEY-WORDS: excitable cells, biophysical models, symbolic dynamics, topological invariants, topological entropy, maps on the interval, chaos, isentropic dynamics, bursting behavior, coupling.

AGRADECIMENTOS

Esta dissertação é individual, mas, ainda que paradoxalmente, colectiva também, já que para ela contribuíram várias pessoas. Os meus reconhecidos agradecimentos são dirigidos a todas elas, sendo imperativas algumas referências especiais.

Exprimo o meu primeiro agradecimento ao Professor José Rodrigues Santos de Sousa Ramos. Além da excelência científica e de uma rara visão holística da matemática, reúne qualidades humanas verdadeiramente singulares, que se manifestaram na amizade, no interesse, empenho, ajuda e empatia que me dispensou desde o primeiro momento em que tecemos considerações sobre o que aqui deixo consignado. Não poderia desejar melhor exemplo como referência para o futuro.

Um agradecimento especial ao Professor Luís Ferreira da Silva pela pertinência das suas observações e discussões científicas, pela amizade e empatia que tive o privilégio de beneficiar.

Agradeço ao Mestre Jorge Alberto Bio Mano e a todos os meus colegas da Secção de Matemática do Departamento de Engenharia Química, no Instituto Superior de Engenharia de Lisboa (ISEL), a sua amizade e constantes palavras de incentivo. Não posso deixar de mencionar e agradecer o apoio institucional do ISEL que se traduziu na dispensa de serviço docente e no apoio financeiro concedidos, ao abrigo do programa PRODEP, Medida 5, Acção 5.3.

A todos os meus amigos pela alegria, entusiasmo e atenção que gentilmente me dispensaram. Uma referência muito especial à Cristina e ao Rui pela sua amizade, companhia e generosa ajuda. São pessoas realmente especiais.

Finalmente, agradeço reconhecidamente à minha família, por estar sempre presente e pelo exemplo de trabalho e virtude que sempre me deu.

Índice

1	Introdução e preliminares	1
1.1	Princípios biofísicos	4
1.1.1	A actividade eléctrica do neurónio	6
1.1.2	O potencial de repouso	6
1.1.3	O potencial de acção	7
1.2	Sistemas dinâmicos discretos - Invariantes topológicos e caos	11
1.2.1	O invariante de <i>kneading</i>	21
1.2.2	Partições de Markov - Cadeias de Markov topológicas	32
1.2.3	O segundo invariante topológico	35
2	Sistema de FitzHugh-Nagumo submetido a um estímulo periódico	39
2.1	Descrição do modelo	40
2.2	Caracterização da entropia topológica	48
2.2.1	Aplicações unimodais $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)}$ no intervalo	50
2.2.2	Aplicações bimodais $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$ no intervalo	52
2.3	Dinâmicas isentrópicas e o segundo invariante topológico	56
2.4	Tipos de bifurcações de aplicações de FitzHugh-Nagumo no intervalo	60

3 Um estudo de arritmias de baixa dimensão	71
3.1 O modelo	74
3.2 Invariantes topológicos e dinâmica isentrópica	76
4 Modelos biofísicos para o comportamento “explosivo” em células excitáveis	83
4.1 Dois modelos biofísicos clássicos	85
4.1.1 O modelo de Chay para as células pancreáticas β	86
4.1.2 O modelo de Hindmarsh-Rose	92
4.2 Modelo discreto bidimensional	100
4.2.1 Comportamento de uma célula individual ($\epsilon = 0$)	103
4.2.2 Comportamento de uma célula acoplada ($\epsilon > 0$)	110
Bibliografia	126

Capítulo 1

Introdução e preliminares

“The eternal mystery of the world is its comprehensibility.”

- Albert Einstein

A matemática exerce um notável poder ordenador e criativo no desenvolvimento de diversas áreas científicas, bem como em aplicações nos mais variados aspectos da vida real. O conhecimento matemático é considerado um elemento da aprendizagem e do progresso descritivo de inúmeras disciplinas como, por exemplo, a física, a química, a engenharia, a economia e as ciências da vida.

A emergência da teoria do caos e dos sistemas dinâmicos é responsável por profundas alterações epistemológicas e protagoniza uma inesperada e fascinante experiência de interdisciplinaridade científica. O novo pensamento deu origem a técnicas específicas de utilização de computadores que procuram desvendar uma estrutura delicada por detrás da complexidade. Os aspectos numérico, simbólico e gráfico da computação correspondem às três grandes áreas da matemática: a análise, a álgebra e a geometria. A teoria dos sistemas dinâmicos integra de um modo harmonioso e indispensável estes três domínios da



matemática e usa elegantemente termos como fractais e atractores estranhos, bifurcações e periodicidades, difeomorfismos e aplicações no intervalo.

A aplicação da teoria dos sistemas dinâmicos, em particular da dinâmica não linear, à medicina e às ciências da vida é uma realidade insofismável. Em diversas áreas do conhecimento biomédico, são reconhecidos os esforços no sentido de incluir precisão matemática nas novas abordagens dos mecanismos fisiológicos, no desenvolvimento e avaliação de novas técnicas de apoio ao diagnóstico e na optimização das metodologias instaladas. Os instrumentos matemáticos permitem descrever, explicar, prever e decidir em inúmeras situações.

Existe uma relação especial entre a matemática e a biologia. É realmente surpreendente como determinados métodos e modelos matemáticos nos permitem descrever, a vários níveis e com admirável exactidão, o comportamento de certas estruturas e sistemas fisiológicos.

O estudo de modelos para a propagação do impulso nervoso, e as suas generalizações para outros tecidos, tem vindo a desempenhar um papel importante no nosso conhecimento do sistema nervoso e contribuiu de um modo decisivo para o aparecimento de uma nova área da matemática aplicada - o estudo dos *sistemas excitáveis*.

Em 1952 Alan Hodgkin e Andrew Huxley apresentaram pela primeira vez um modelo de quatro equações diferenciais para a propagação de sinais eléctricos no axónio gigante de calamar (*Doryteuthis bleekeri*). Devido ao seu grande diâmetro, da ordem dos 0.5 mm, esta estrutura biológica é adequada para a realização de experiências [Ho Hu 52]. As equações do modelo são modificadas para descrever o comportamento de neurónios em outros seres vivos e para outros tipos de tecido excitável como células pancreáticas,

cardíacas e células de Purkinje. Os dois cientistas foram premiados em 1963 com o prémio Nobel da Fisiologia e Medicina pelo seu trabalho (este prémio foi partilhado com John C. Eccles pela sua investigação sobre potenciais e condutâncias sinápticas).

Embora o sistema de Hodgkin-Huxley seja importante do ponto de vista quantitativo, ele é demasiado complexo para um esclarecedor tratamento analítico. Consequentemente, para um estudo mais profundo e cuidadoso dos aspectos qualitativos da dinâmica da condução nervosa, foram apresentados modelos mais simples.

O trabalho que se apresenta ao longo das páginas seguintes constitui uma contribuição para uma análise rigorosa da dinâmica de modelos que representam a actividade eléctrica de tecido excitável.

De entre as propriedades mais interessantes do comportamento dinâmico dos sistemas destacam-se os aspectos caóticos que se apresentam com um carácter estruturado.

Começaremos com uma descrição de alguns princípios biofísicos subjacentes à formação do *potencial de acção* em neurónios individuais.

No final deste primeiro capítulo, são apresentados resultados preliminares sobre dinâmica simbólica, teoria de *kneading*, partições de Markov, entropia topológica e caos. Recorrendo a estes elementos da teoria dos sistemas dinâmicos, tornar-se-á possível caracterizar e quantificar a complexidade das estruturas fisiológicas, através do estudo de determinadas aplicações no intervalo.

No segundo capítulo estudamos um importante modelo para sistemas excitáveis submetidos a um estímulo periódico - o modelo de FitzHugh-Nagumo. Este modelo tem apenas duas variáveis mas as suas equações são suficientemente ricas em soluções que qualitativamente representam muitos fenómenos de excitação-propagação.

Os ritmos fisiológicos complexos são ubíquos nos organismos vivos. Atendendo à sua importância, as arritmias cardíacas são objecto da nossa reflexão no capítulo três. Apresentamos uma caracterização da dinâmica para uma família de aplicações no círculo que foi proposta como modelo para osciladores não-lineares periodicamente forçados.

No capítulo quatro são estudados modelos biofísicos para o comportamento “explosivo” (*bursting behavior*) em células excitáveis. Os neurónios, tal como os modelos que os representam, podem gerar explosões repetitivas de potenciais de acção com frequências arbitrariamente altas. O comportamento de uma célula “explosiva” (*bursting cell*) e a caracterização da sua dinâmica quando acoplada a uma outra célula idêntica, é particularmente interessante para o nosso estudo.

Finalmente, são feitas considerações sobre a importância do comportamento caótico nos sistemas neuronais como factor crucial de promoção de princípios de adaptabilidade dos seres vivos a um meio em constante mutação.

1.1 Princípios biofísicos

Com o propósito de contextualizar os modelos que nos propomos estudar, introduzimos alguns princípios biofísicos, fazendo referência a fontes de actividade eléctrica em fisiologia celular.

A unidade básica da função neuronal é o *impulso nervoso*, a descarga de uma célula neuronal individual, o neurónio.

O neurónio é o elemento mais simples de toda a acção nervosa. É uma célula única onde se distinguem três subdivisões: as dendrites, o corpo ou soma, e o axónio (Fig. 1.1).

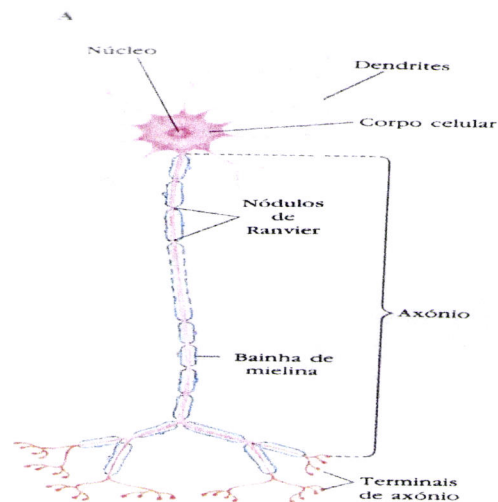


Figura 1.1: Diagrama esquemático das subdivisões principais de um neurônio.

Os impulsos recebidos pelas dendrites de outras células são transmitidos pelo axônio para outros neurónios, músculos ou glândulas.

O diâmetro de um neurónio individual é muito pequeno; os corpos celulares variam entre 5 a 100 microns de diâmetro (1 micron = 0.001 milímetros) aproximadamente. Normalmente as dendrites têm poucas centenas de microns. Os axónios dos neurónios podem ser muito longos: alguns axónios de neurónios motores chegam a percorrer a extensão que vai da medula espinal até aos dedos das mãos.

Estima-se que o número total de neurónios do sistema nervoso humano seja superior a 10^{15} . Como cada neurónio pode estabelecer cerca de 10 000 conexões com outras células neuronais, não surpreende que o cérebro humano seja considerado o mais complexo objecto conhecido no universo.

1.1.1 A actividade eléctrica do neurónio

Os neurónios recebem e transmitem impulsos por meios eléctricos. O desenvolvimento de novos instrumentos científicos (por exemplo, os microeléctrodos e o osciloscópio) veio permitir uma descrição, não apenas anatómica, mas também da actividade eléctrica (movimento de partículas com carga).

Como resultado da evolução das espécies, os axónios gigantes do calamar constituem estruturas muito convenientes para a investigação electrofisiológica do impulso nervoso.

1.1.2 O potencial de repouso

A Fig. 1.2 representa o procedimento para registar o potencial eléctrico (a voltagem) através da membrana celular.

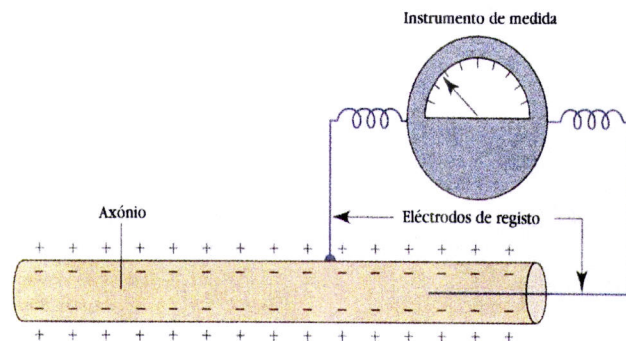


Figura 1.2: Representação esquemática da forma de registar um impulso.

Existe uma diferença de potencial entre o interior e o exterior da fibra quando a célula está em repouso (ou seja, quando não “dispara”). O interior da célula é electricamente negativo relativamente ao exterior. A amplitude do potencial de repouso é cerca de -70 milivolts em relação ao exterior da célula. Diz-se então que, no seu estado estável, a membrana está polarizada.

1.1.3 O potencial de acção

Para averiguar o que acontece quando um neurónio é activado a partir do estado de repouso, estimula-se a superfície da membrana com um terceiro eléctrodo aplicando uma descarga eléctrica breve. Esta descarga reduz o potencial da membrana durante um breve instante. Uma descarga fraca não produz qualquer efeito. Mas se o estímulo for suficientemente intenso para reduzir o potencial até ao nível crítico, o *limiar*, ocorre um novo fenómeno. Subitamente, o potencial da membrana ultrapassa até o valor zero. Durante um breve instante o interior do axónio torna-se positivo em relação ao exterior. A inversão do potencial ocorre em fracções de milissegundo e cessa rapidamente. Seguidamente o potencial retoma o valor de repouso. Esta sequência completa de eventos eléctricos chama-se *potencial de acção* (Fig. 1.3).

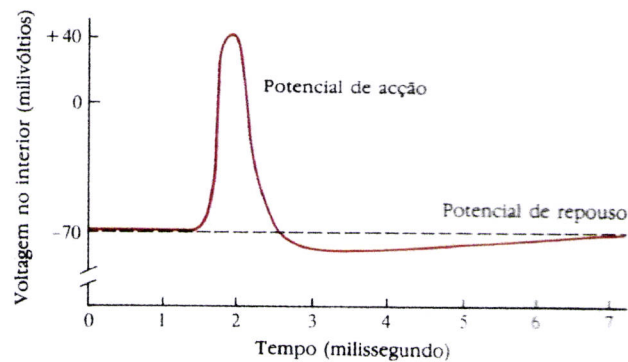


Figura 1.3: Registo do potencial de acção.

O potencial de acção é registado apenas numa pequena região do axónio. A Fig. 1.4 representa o que ocorre no resto da fibra.

Um estímulo adequado (ou seja, um estímulo com uma intensidade superior ao limiar)

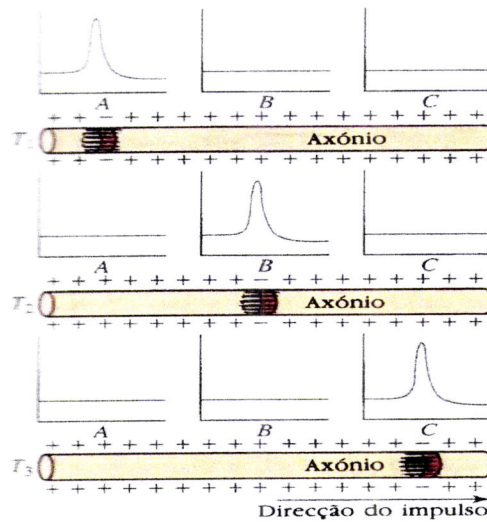


Figura 1.4: Propagação do potencial de acção ao longo do axónio.

é aplicado no ponto *A*. Inicialmente regista-se apenas o potencial de acção apenas em *A*, enquanto os pontos *B* e *C* continuam no estado de repouso. Poucos instantes depois, *A* volta ao estado normal, enquanto é registado um potencial de acção em *B*. Ainda depois, *B* retoma o estado de repouso, enquanto *C* apresenta um potencial de acção. A alteração do potencial propaga-se em instantes extremamente breves: cada região altera as que estão na sua vizinhança. O potencial de acção é o evento físico que corresponde ao impulso nervoso. Para a sua explicação, a electrofisiologia moderna propõe um modelo baseado em interacções físicas e químicas da membrana celular. A membrana que reveste o neurónio é extremamente fina e funciona como uma “portaria” governando o movimento de diversas partículas iónicas para dentro e para fora da célula. Os diferentes iões possuem concentrações distintas em cada lado da membrana. Mais precisamente, a concentração de iões de sódio (Na^+) é mais elevada no exterior da célula do que no seu interior. Esta

diferença de potencial ocorre devido a um mecanismo existente na membrana da célula que bombeia os iões de sódio do interior para o exterior da célula. O desequilíbrio eléctrico provocado pelo excesso de iões sódio com carga positiva no exterior da célula, constitui o potencial de repouso - negativo no interior da membrana e positivo no seu exterior (Fig. 1.5).

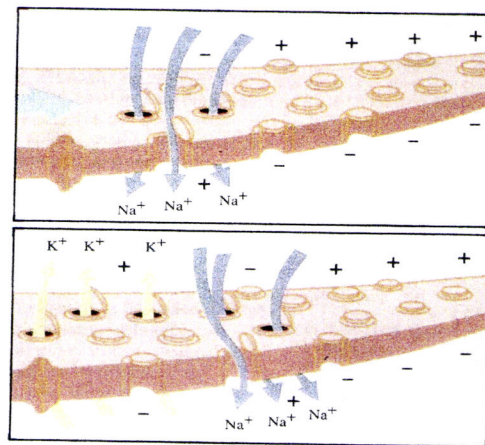


Figura 1.5: Os canais iónicos e o potencial de acção.

Além das bombas iónicas, a membrana neuronal possui também poros iónicos específicos. Normalmente estes poros estão fechados para os iões sódio, que, de outro modo, entrariam na célula. A estimulação do neurónio provoca uma modificação destes poros: alguns poros para o sódio são controlados por meios eléctricos e apenas permanecem fechados se o potencial de repouso for negativo. Quando o potencial se reduz até ao limiar, os poros de sódio abrem-se temporariamente. Ao entrar na célula, o sódio cria um excesso transitório de partículas com carga eléctrica positiva no interior da membrana - este acontecimento corresponde à fase positiva do potencial de acção. Imediatamente a seguir, os poros iónicos do sódio fecham-se de novo. Então, é outro ião, o potássio (K^+), que

sai da célula fazendo com que o potencial da membrana retome rapidamente o estado de repouso.

Em qualquer ponto do axónio, o potencial eléctrico positivo temporário abre portões iónicos em regiões vizinhas. A resultante entrada dos iões sódio nestas regiões altera o seu potencial eléctrico e desencadeia a abertura dos portões das regiões adjacentes, e assim sucessivamente. Consequentemente, o impulso - a reacção em cadeia de potenciais de acção - propaga-se ao longo do axónio. O neurónio dispara de novo se um estímulo superior ao limiar estiver presente.

É interessante realçar um aspecto do funcionamento neuronal. O potencial de acção não é alterado quando a intensidade do estímulo atinge ou ultrapassa o valor do limiar. A amplitude total do potencial de acção e a velocidade de condução do impulso para outros pontos da fibra não são alteradas com o aumento da intensidade do estímulo acima do valor do limiar. Este fenómeno é conhecido como *lei de tudo ou nada* da actividade neuronal. Esta implica que não é o estímulo que fornece a energia necessária ao impulso nervoso. Tem apenas a função de desencadeador. Se o estímulo for suficientemente intenso, aumentos posteriores da sua intensidade não produzirão quaisquer outros efeitos a nível de uma descarga individual. Por outras palavras, o neurónio não conhece estados intermédios, ou dispara ou não dispara.

Os neurónios variam muito nos seus valores do limiar. Assim, quanto mais intenso for o estímulo maior será o número de neurónios activados. O efeito da intensidade do estímulo torna-se aparente quando se aplica um estímulo contínuo, durante um intervalo de tempo maior. Nesta situação, obtém-se não apenas um impulso, mas toda uma sequência de impulsos. A intensidade do potencial de acção permanece a mesma, sendo independente

da intensidade do estímulo. O que se altera é a frequência dos impulsos. Um estímulo mais forte provoca uma maior frequência de descarga do neurónio. Este efeito prevalece até ser atingida uma frequência de descarga máxima, a partir da qual aumentos da intensidade do estímulo não terão qualquer efeito (Fig. 1.6).

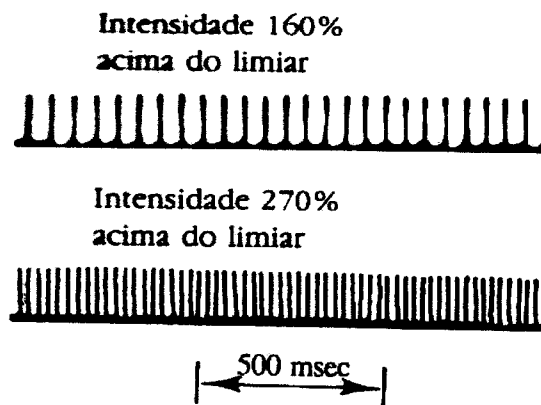


Figura 1.6: A intensidade do estímulo e a frequência de descarga.

Neurónios distintos têm frequências máximas diferentes (no ser humano, a frequência máxima conhecida é da ordem dos 1000 impulsos por segundo).

Findas as considerações biofísicas, passemos de imediato à matemática.

1.2 Sistemas dinâmicos discretos - Invariantes topológicos e caos

Com o propósito de privilegiar a clareza e a compreensão do texto apresentado, introduzimos os elementos da Teoria dos Sistemas Dinâmicos Discretos que fundamentam e conferem rigor ao estudo que se pretende desenvolver.

A teoria da *Dinâmica Simbólica* integra um conjunto de resultados, métodos e técnicas

que desempenham um papel importante no estudo das propriedades qualitativas e quantitativas dos sistemas dinâmicos. É muito difícil atribuir uma origem para a ideia subjacente à Dinâmica Simbólica na História da Matemática. Uma das primeiras referências conhecidas é atribuída a Hadamard (1898). No entanto, parece ser consensual que quem reconheceu verdadeiramente o valor da utilização de métodos simbólicos, e os divulgou como tal, foi o matemático norte-americano Morse. Os seus primeiros trabalhos datam de 1921 e constituem uma aplicação da dinâmica simbólica ao estudo de fluxos geodésicos em variedades de curvatura negativa. Todavia, durante muitos anos, não foi atribuída a devida importância a esta inovadora técnica. A dinâmica simbólica reaparece como objecto de estudo na década de 60, em particular em 1967, com o célebre trabalho de S. Smale dedicado ao estudo de determinadas propriedades das órbitas do sistema dinâmico discreto que ficou conhecido por *ferradura de Smale*, associando símbolos apropriados à região do espaço que visitavam ([Pa Me 78] e [Gu Ho 83]). Esses métodos e técnicas foram aplicados ao estudo de sistemas discretos, identificando as regiões visitadas pelas órbitas do sistema pela atribuição de símbolos de um determinado alfabeto. Um contexto, cuja importância e riqueza se revelou verdadeiramente notável, foi o das aplicações de um intervalo de \mathbb{R} em si próprio, que foram estudadas por Myberg, Metropolis, Milnor, Thurston [Mi Th 88] e muitos outros. Pelo seu carácter unidimensional, estes sistemas dinâmicos têm a vantagem de poder constituir um contexto privilegiado para o estudo de conceitos matemáticos muito delicados e tornar possível a construção de invariantes.

Na verdade, uma compreensão profunda das propriedades topológicas das dinâmicas definidas por iteração de endomorfismos sobre o intervalo revela-se central e pode ajudar a iluminar e unificar domínios aparentemente diversos do conhecimento matemático e

fornecer novas articulações deste com as ciências naturais, as ciências sociais e humanas e o mundo físico.

Um dos aspectos principais da descrição qualitativa das dinâmicas das aplicações seccionalmente monótonas passa precisamente pela codificação simbólica dos intervalos de monotonia e pelo subsequente estudo das sequências simbólicas associadas às órbitas dos pontos do intervalo. A descrição simbólica permite-nos estudar estas aplicações sob duas perspectivas distintas: a *teoria de kneading* de Milnor e Thurston e a teoria das cadeias de Markov topológicas.

Nos capítulos seguintes vamos estar interessados especificamente nas famílias de aplicações seccionalmente monótonas com um ou dois pontos críticos no interior do intervalo. Por conseguinte, ao apresentar os instrumentos indispensáveis para o trabalho dos capítulos seguintes, faremos referência a aspectos específicos relativos às aplicações unimodais e bimodais.

Nota 1 *No nosso trabalho o conceito de ponto crítico refere-se a um ponto onde se dá uma inversão da monotonia, exigindo apenas a continuidade e não a diferenciabilidade das funções em estudo.*

O espaço de fases das famílias de sistemas dinâmicos que pretendemos analisar é um qualquer intervalo I de \mathbb{R} com fronteira denotada por ∂I .

Definição 1 *Uma aplicação no intervalo $f : I \rightarrow I$ contínua diz-se m -modal se $f(\partial I) \subset \partial I$ e I admite uma partição em $m + 1$ subintervalos, I_1, \dots, I_{m+1} , tal que $f|_{I_j}$ é monótona para qualquer $j = 1, \dots, m + 1$ e m é o menor inteiro com esta propriedade. Nestas condições, uma aplicação m -modal tem m pontos críticos.*

Neste momento é oportuno definir um invariante topológico de extrema importância no estudo dos sistemas dinâmicos, a entropia topológica, que está na base da noção de caos que utilizaremos neste trabalho. A entropia topológica surge como uma medida da complexidade dinâmica das aplicações, tendo as suas propriedades sido primeiramente estudadas em 1965 por Adler, Konheim e McAndrew [Ad Ko McA 65]. O conceito de entropia topológica veio posteriormente a revelar-se extremamente útil no estudo da dinâmica topológica pois, por ser um invariante topológico, é independente da estrutura métrica ou de medida dos espaços em questão, o que não acontece com as entropias métricas.

Seja (X, d) um espaço métrico compacto, com métrica d e $f : X \rightarrow X$ uma aplicação contínua.

Definição 2 Dado $n \in \mathbb{N}$, $\varepsilon > 0$, dizemos que $S \subset X$ é (n, ε) -separado se,

para quaisquer $x, y \in S$, $x \neq y$, existe m tal que $0 \leq m < n$ e $d(f^m(x), f^m(y)) > \varepsilon$.

Denotemos por $H(f, n, \varepsilon)$ a cardinalidade máxima dos subconjuntos (n, ε) -separados de X .

Definição 3 Chama-se entropia topológica de f ao limite

$$h_t(f) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \left(\limsup_{n \rightarrow \infty} \left(\frac{1}{n} \log_e H(f, n, \varepsilon) \right) \right).$$

Definição 4 Nas condições anteriores, a aplicação f diz-se topologicamente caótica se a sua entropia topológica for positiva.

Por vezes existe uma ambiguidade na utilização do termo *caos* na literatura não-matemática e, mesmo nesta, acaba por haver várias correntes (outra definição de caos

topológico estabelecida é caracterizada por se verificar ergodicidade topológica, densidade de pontos periódicos e sensitividade às condições iniciais [De 86]). A nossa definição significa que existem uma sucessão estritamente crescente de inteiros n_i e um número real $h_t > 0$ tais que o número de segmentos de órbitas distintos de comprimento n_i cresce assintoticamente com $e^{n_i h_t}$. O supremo dos h_t nestas condições é a entropia topológica $h_t(f)$.

É interessante salientar que, a existência de caos topológico não implica que *todas* as órbitas do sistema tenham comportamento assintótico complexo. Mais precisamente, uma aplicação pode ter uma órbita periódica estável que atraia as órbitas de quase todos os pontos e possuir entropia topológica positiva devido a comportamento complexo num conjunto de medida de Lebesgue nula.

Na perspectiva da noção de caos adoptada, é importante referir o resultado:

Teorema 1 (*Bowen-Franks*) *Seja (X, f) um sistema dinâmico topológico no intervalo. Se f tem um ponto periódico de algum período p , que não é potência de 2, então a entropia topológica é estritamente positiva.*

Demonstração [Bo Fr 76].

Em 1964, o matemático Alexander Sharkovsky provou um resultado particularmente interessante e inesperado que depende da continuidade da aplicação em estudo. A chamada *ordem de Sharkovsky* dos números inteiros positivos tem-se revelado central no estudo de sistemas caóticos unidimensionais:

Definição 5 *A ordenação no conjunto dos números naturais*

$$\begin{aligned}
 1 &< 2 < 2^2 < 2^3 < \dots < 2^n \cdot 7 < 2^n \cdot 5 < 2^n \cdot 3 < \dots < 2^2 \cdot 7 < 2^2 \cdot 5 < 2^2 \cdot 3 < \dots \\
 \dots &< 2 \cdot 7 < 2 \cdot 5 < 2 \cdot 3 < \dots < 7 < 5 < 3
 \end{aligned}$$

designa-se *Ordem de Sharkovsky* e é denotada por $<$.

O enunciado do Teorema de Sharkovsky é o seguinte:

Teorema 2 *Seja f uma função contínua de números reais com um ponto periódico de período primitivo k . Se $n < k$ na ordem acima estabelecida então f tem também um ponto periódico de período n .*

Demonstração [Sh 64] e [Co Ec 80].

Consequentemente, se f tem um número finito de pontos periódicos então os seus períodos são potências de 2. Note-se ainda que, se existir um ponto periódico de período 3, então existem pontos periódicos de todos os outros períodos.

No desenvolvimento da teoria de *kneading* para aplicações do intervalo, adoptamos uma perspectiva muito próxima da de Milnor e Thurston [Mi Th 88].

Seja I um intervalo fechado da recta real e $f : I \rightarrow I$ uma aplicação de classe C^0 seccionalmente monótona, isto é, tal que existe uma partição finita I_1, \dots, I_k de I em subintervalos maximais fechados por forma a que $f|_{I_j}$ seja estritamente monótona, sendo alternadamente crescente e decrescente em intervalos consecutivos. Cada um dos intervalos maximais de monotonia é chamado um *lap* de f , e $\ell = \ell(f)$ é chamado o número de *laps*. Os pontos c_1, \dots, c_{k-1} que separam os referidos intervalos, e onde f tem máximos

ou mínimos locais, designam-se por *pontos críticos* de f . Chamaremos ainda c_0 e c_k , respectivamente, aos extremos inferior e superior do intervalo. Deste modo,

$$I_1 = [c_0, c_1], I_2 = [c_1, c_2], \dots, I_k = [c_{k-1}, c_k],$$

sendo f estritamente monótona em cada I_j .

A teoria de *kneading* procura descrever a dinâmica gerada por iterações de funções f nas condições referidas anteriormente, através da construção de invariantes topológicos baseados unicamente na dinâmica simbólica associada aos *laps*. Veremos que a construção de um invariante nestas condições, mais não é, afinal, que a entropia topológica anteriormente definida.

Lema 1 *Seja $f : I \rightarrow I$ uma aplicação seccionalmente monótona no intervalo. Então, a sequência*

$$\text{laps}(f) = (\ell(f), \ell(f^2), \dots, \ell(f^n), \dots),$$

obtida ao considerar-se os laps das sucessivas iteradas de f , é um invariante topológico (f^n denota composição sucessiva de f consigo própria $n - 1$ vezes).

Compreendemos que este invariante, uma sequência infinita de números inteiros, não é muito conveniente. Todavia, a partir dele vai ser possível definir uma outra quantidade, também ela um invariante topológico.

Definição 6 *Dada uma aplicação seccionalmente monótona f no intervalo, chama-se número de crescimento de f a*

$$s(f) = \lim_{n \rightarrow +\infty} \ell(f^n)^{\frac{1}{n}}.$$

A existência de tal limite para as aplicações seccionalmente monótonas no intervalo foi demonstrada em [Mi Sz 80], [Mi Th 88], onde se estabeleceu igualmente o seu intervalo de variação.

Lema 2 *Qualquer que seja a aplicação seccionalmente monótona f no intervalo, existe sempre o limite*

$$s(f) = \lim_{n \rightarrow +\infty} \ell(f^n)^{\frac{1}{n}},$$

o qual satisfaz a condição $s(f) \in [1, \ell(f)]$.

É lícito esperar que o modo como cresce o número de *laps* de f^n com n esteja relacionado de alguma forma com a complexidade da estrutura das órbitas por f . Assim, torna-se natural esperar uma relação entre o número de crescimento e a entropia topológica de uma aplicação no intervalo. Esta abordagem é devida a Rothschild [Ro 71], Misiurewicz e Szlenk [Mi Sz 80].

Proposição 1 *Seja $f : I \rightarrow I$ uma aplicação contínua no intervalo e $s(f)$ o número de crescimento de f . Então a entropia topológica $h_t(f)$ de f é dada por*

$$h_t(f) = \log s(f).$$

Demonstração [Mi Sz 80].

Este resultado, surpreendente pela sua simplicidade e elegância, permite-nos averiguar se uma aplicação f seccionalmente monótona no intervalo possui ou não caos - considerando a definição de aplicação caótica como toda aquela que tenha entropia positiva - através do estudo da sequência $\text{laps}(f)$ anteriormente apresentada. Esta noção é caracterizada por a sequência definida pelo número de *laps* apresentar crescimento exponencial.

De facto, os subintervalos de monotonia de uma aplicação seccionalmente monótona no intervalo encerram informações importantes de carácter topológico sobre a dinâmica dessa aplicação.

Seguidamente, exigiremos que as aplicações f , seccionalmente monótonas no intervalo, satisfaçam mais uma condição de regularidade: que a derivada de Schwarz $S(f)$ seja negativa em todos os pontos do intervalo, isto é, que f seja de classe C^3 e que

$$S(f)(x) = \frac{f'''(x)}{f'(x)} - \frac{3}{2} \left(\frac{f''(x)}{f'(x)} \right)^2 < 0.$$

As aplicações seccionalmente monótonas com derivada de Schwarz negativa satisfazem o seguinte teorema, pela primeira vez apresentado por D. Singer.

Teorema 3 *Seja f uma aplicação seccionalmente monótona, com derivada de Schwarz negativa em cada intervalo de monotonia ($S(f|_{I_j}) < 0$) e sejam c_1, \dots, c_m os seus pontos críticos. Então, f tem, no máximo, $m + 2$ órbitas periódicas \mathcal{O}_j , atractivas ou semi-atractivas, isto é, tais que*

$$\left| \frac{df^p(x)}{dx} \right| \leq 1, x \in \mathcal{O}_j.$$

Cada uma dessas órbitas contém pelo menos um dos pontos críticos ou um dos extremos do intervalo I na sua bacia de atracção imediata.

Demonstração [Si 78].

Assim, os extremos locais de uma aplicação seccionalmente monótona no intervalo, com derivada de Schwarz negativa, surgem como elementos importantes no estudo da sua dinâmica. Por conseguinte, é perfeitamente aceitável que sejam esses pontos e o interior dos subintervalos de monotonia a participar na codificação simbólica do intervalo, que seguidamente apresentamos.

Associado ao estudo de uma qualquer aplicação m -modal no intervalo, vamos considerar o conjunto de símbolos

$$\mathcal{A} = \{S_1, C_1, S_2, C_2, \dots, S_m, C_m, S_{m+1}\},$$

sugestivamente denominado por alfabeto, e a correspondência entre pontos do intervalo e símbolos. Designamos por alfabeto reduzido

$$\mathcal{B} = \{S_1, S_2, \dots, S_m, S_{m+1}\}.$$

Definição 7 *Seja f uma aplicação m -modal no intervalo $I = [a, b]$, denotemos por I_j , $j = 1, \dots, m + 1$, os seus subintervalos de monotonia e por c_i , $i = 1, \dots, m$, os seus pontos críticos. Chamaremos endereço de um ponto x no intervalo, $ad(x)$, ao símbolo S_j , se x pertence ao interior do subintervalo I_j , ou ao símbolo C_i , caso x seja precisamente igual ao ponto crítico c_i de f . Para os dois extremos do intervalo, c_0 e c_{m+1} , consideramos $ad(c_0) = S_1$ e $ad(c_{m+1}) = S_{m+1}$.*

Deste modo, o conceito de endereço permite associar à órbita $O_f(x)$ por f de um qualquer ponto x do intervalo, uma sequência de símbolos do alfabeto \mathcal{A} .

Definição 8 *Chama-se aplicação itinerário por f à correspondência it_f entre pontos do intervalo e sequências simbólicas infinitas de elementos de \mathcal{A} , dadas pelos endereços das diferentes iteradas desses pontos pela aplicação, ou seja,*

$$it_f(x) = i_0(x)i_1(x)i_2(x)\dots = ad(x)ad(f(x))ad(f^2(x))\dots$$

Desta forma, mediante um alfabeto de $2m + 1$ símbolos, conseguimos discriminar a dinâmica dos pontos de I , identificando em qual dos *laps*, ou pontos críticos, cai cada uma

das suas iteradas por f . Designando por $\Sigma \in \Sigma_{m+1}$ o espaço das sequências simbólicas cujos elementos pertencem a $\mathcal{A}^{\mathbb{N}}$, temos $it_f : I \rightarrow \Sigma$.

Um conceito importante para a teoria de *kneading* é o problema da *admissibilidade de sequências simbólicas*, isto é, o problema de, dada uma função f nas condições acima, determinar qual o subconjunto de Σ que é efectivamente realizado pelo itinerário simbólico de algum ponto $x \in I$.

Definição 9 *Uma sequência $S \in \Sigma$ diz-se admissível para a dinâmica de f se existir um ponto $x \in I$ tal que S é o itinerário de x por f , isto é, $S = it_f(x)$.*

Definição 10 *Se para a sequência $S = S_0 \dots S_k \dots$ existe um $p \geq 0$ tal que $S_k = S_{k+p}$, para todo o inteiro k superior a um dado inteiro m , dizemos que a sequência é eventualmente periódica e p o período eventual. Se $m = 0$ dizemos que a sequência é periódica.*

1.2.1 O invariante de *kneading*

Como referimos anteriormente, os itinerários dos pontos críticos de uma aplicação f m -modal assumem um papel determinante no estudo da dinâmica, pois eles determinam todos os itinerários de pontos do intervalo por meio de f . Esta observação justifica uma designação própria para esses itinerários.

Definição 11 *Seja f uma aplicação m -modal no intervalo. Chamamos sequências de *kneading* $\mathcal{K}_i(f)$ da aplicação f , aos itinerários das imagens por f dos seus pontos críticos c_i , isto é,*

$$\mathcal{K}_i(f) = it_f(f(c_i)), \quad \text{com } i = 0, \dots, m - 1.$$

Ao m -uplo ordenado $(\mathcal{K}_1(f), \dots, \mathcal{K}_m(f))$ de todas as sequências de *kneading* de f chamamos invariante de *kneading* da aplicação e denotamos por $\mathcal{K}(f)$.

Dada uma sequência simbólica finita, $P = P_1P_2\dots P_n$, de elementos em \mathcal{A} , definimos a paridade da sequência P como $\rho(P) = (-1)^{\#(P)}$, com $\#(P)$ o número de símbolos de P correspondentes a subintervalos de monotonia onde a aplicação é decrescente. Dizemos que a paridade da sequência P é *par* se $\rho(P) = +1$ e *ímpar* se $\rho(P) = -1$.

A ordem do intervalo induz a seguinte relação de ordem entre os elementos de \mathcal{A} :

$$S_1 \prec C_1 \prec S_2 \prec C_2 \prec \dots \prec C_{m-1} \prec S_m \prec C_m \prec S_{m+1}.$$

Vamos introduzir uma relação de ordem, dependente da paridade ρ , entre sequências simbólicas de elementos de \mathcal{A} .

Definição 12 Dadas duas sequências distintas P e Q de $\mathcal{A}^{\mathbb{N}}$, seja $k \geq 0$ tal que $P_1\dots P_k = Q_1\dots Q_k$ e $P_{k+1} \neq Q_{k+1}$. Dizemos que $P \prec Q$ se e só se $P_{k+1} \prec Q_{k+1}$ e $\rho(P_1\dots P_k) = +1$, ou $Q_{k+1} \prec P_{k+1}$ e $\rho(P_1\dots P_k) = -1$.

Neste contexto, demonstra-se que [Me St 93] se x e y são dois pontos distintos do intervalo então

$$\begin{aligned} x < y &\implies it_f(x) \preceq it_f(y) \\ it_f(x) \prec it_f(y) &\implies x < y. \end{aligned}$$

Considere-se a aplicação *shift* $\sigma : I \rightarrow \Sigma$, $\sigma(X_0X_1X_2\dots) = \sigma(X_1X_2\dots)$. A aplicação $it_f : I \rightarrow \Sigma$, para além de relacionar a ordem em I com a ordem em Σ , relaciona a iteração de f em I com a iteração de σ em Σ , através da comutatividade do seguinte diagrama

$$\begin{array}{ccc} I & \xrightarrow{f} & I \\ it_f \downarrow & & \downarrow it_f \\ \Sigma & \xrightarrow{\sigma} & \Sigma \end{array},$$

isto é, $it_f(f(x)) = \sigma(it_f(x)) \forall x \in I$.

Neste momento, é pertinente realizar um curto parêntesis na nossa exposição para ilustrar alguns dos conceitos introduzidos considerando a codificação simbólica para as aplicações unimodal e bimodal.

Caso 1 (*Família de aplicações unimodais no intervalo*). Uma aplicação unimodal f no intervalo $I = [a, b]$ é seccionalmente monótona e o intervalo I está dividido em dois subintervalos aos quais fazemos corresponder símbolos do alfabeto $\mathcal{A} = \{L, C, R\}$,

$$L \rightarrow [a, c[\quad e \quad R \rightarrow]c, b].$$

A restrição de f ao subintervalo correspondente ao símbolo L é estritamente crescente e a restrição de f ao subintervalo correspondente ao símbolo R é estritamente decrescente.

Denotando por c o ponto crítico (extremo relativo) de f , obtemos a órbita crítica

$$\mathcal{O}(c) = \{x_i : x_i = f^i(c), i \in \mathbb{N}_0\},$$

a qual é definida através do processo iterativo $x_i = f^i(c) = f(x_{i-1})$. Com o propósito de estudar as propriedades topológicas da dinâmica, associamos à órbita $\mathcal{O}(c)$ uma sequência de símbolos $S = CS_1S_2\dots S_j\dots$, onde $S_j \in \mathcal{A} = \{L, C, R\}$ e

$$ad(f^i(c)) = \begin{cases} L & \text{se } a < f^i(c) < c \\ C & \text{se } f^i(c) = c \\ R & \text{se } c < f^i(c) < b \end{cases}.$$

Por conseguinte, a dinâmica da aplicação é caracterizada pela sequência simbólica associada à órbita do ponto c , isto é, o itinerário do ponto crítico. Se a órbita $\mathcal{O}(c)$ é k -periódica, obtemos uma sequência de símbolos que se pode representar na forma

$$S = CS_1S_2\dots S_{k-1}C\dots$$

Então para qualquer sequência $S = CS_1S_2\dots$ a sequência imagem $\sigma(S)$ é uma sequência de kneading. Se o itinerário do ponto crítico é de período k a correspondente sequência de kneading é também periódica e pode ser representada por $S^{(k)} = S_1S_2\dots S_{k-1}C$. Escrevemos ainda $S^{(k)} = S^{[k-1]}C$, com $S^{[k-1]}$ um bloco formado apenas de L e R . No conjunto das sequências definimos uma relação de ordem através da R -paridade da sequência, isto é, a paridade do número de símbolos R em S (que correspondem a intervalos onde a aplicação é decrescente). A ordem do intervalo induz a seguinte relação de ordem entre os elementos de \mathcal{A} : $L \prec C \prec R$. O invariante de kneading de f , $\mathcal{K}(f) = (S_1S_2\dots S_{k-1}C)$, contém a informação topológica importante para a caracterização da dinâmica de f no intervalo $[f^2(c), f(c)] = [x_2, x_1]$.

Caso 2 (Família de aplicações bimodais no intervalo). Uma aplicação bimodal f no intervalo $I = [a, b]$ é seccionalmente monótona e o intervalo I está dividido em três subintervalos aos quais fazemos corresponder símbolos do alfabeto $\mathcal{A} = \{L, A, M, B, R\}$,

$$L \rightarrow [a, c_1[, \quad M \rightarrow]c_1, c_2[\quad e \quad R \rightarrow]c_2, b].$$

A restrição da aplicação f a cada um dos subintervalos correspondentes aos símbolos L e R é estritamente crescente e a restrição de f ao subintervalo correspondente ao símbolo M é estritamente decrescente. Denotando por c_1 e c_2 os dois pontos críticos (extremos relativos) de f , obtemos as órbitas

$$\mathcal{O}(c_1) = \{x_i : x_i = f^i(c_1), i \in \mathbb{N}_0\} \quad e \quad \mathcal{O}(c_2) = \{y_i : y_i = f^i(c_2), i \in \mathbb{N}_0\}.$$

Com o intuito de estudar as propriedades topológicas destas órbitas, associamos a cada órbita, $\mathcal{O}(c_1)$ e $\mathcal{O}(c_2)$, uma sequência de símbolos, respectivamente, $P = AP_1P_2\dots P_j\dots$ e

$Q = BQ_1Q_2\dots Q_j\dots$ onde $P_i, Q_i \in \mathcal{A} = \{L, A, M, B, R\}$ e

$$ad(f^i(c_n)) = \begin{cases} L & \text{se } a < f^i(c_n) < c_1 \\ A & \text{se } f^i(c_n) = c_1 \\ M & \text{se } c_1 < f^i(c_n) < c_2, \quad n = 1, 2. \\ B & \text{se } f^i(c_n) = c_2 \\ R & \text{se } c_2 < f^i(c_n) < b \end{cases}$$

A dinâmica do intervalo é caracterizada pelas sequências simbólicas associadas às órbitas dos pontos c_1 e c_2 , isto é, o itinerário dos pontos críticos. Consideremos o caso em que a órbita $\mathcal{O}(c_1)$ é p -periódica e a órbita $\mathcal{O}(c_2)$ é q -periódica. Um par de kneading $(P^{(p)}, Q^{(q)})$ é um par de sequências tais que $P^{(p)} = P_1\dots P_{p-1}A$ e $Q^{(q)} = Q_1\dots Q_{q-1}B$. No conjunto das sequências definimos uma relação de ordem através da M -paridade das sequências, isto é, a paridade do número de símbolos M em S (que correspondem a intervalos onde a aplicação é decrescente). A ordem do intervalo induz a seguinte relação de ordem entre os símbolos $L \prec A \prec M \prec B \prec R$. O invariante de kneading de f , $\mathcal{K}(f) = (it_f(f(c_1)), it_f(f(c_2)))$, encerra a informação topológica fundamental para a caracterização da dinâmica do intervalo $[f(c_2), f(c_1)] = [y_1, x_1]$.

A codificação simbólica apresentada em cada uma das situações anteriores, permite uma aplicação natural dos restantes conceitos introduzidos.

Terminado este breve apontamento regressemos à apresentação da teoria de *kneading*.

Seja \mathcal{V} um espaço vectorial de dimensão $m + 1$ sobre o corpo dos números racionais \mathbb{Q} que admite como base os símbolos formais do alfabeto reduzido $\mathcal{B} = \{S_1, S_2, \dots, S_m, S_{m+1}\}$ (note-se o duplo significado atribuído a estes símbolos). Ao itinerário $it_f(x)$, de cada ponto x do intervalo I , associamos uma sequência $\theta(x) = \theta_0(x)\theta_1(x)\dots\theta_j(x)\dots$ de vectores de \mathcal{V} ,



dada por

$$\theta_j(x) = \prod_{k=0}^{j-1} \varepsilon(i_k(x)) i_j(x),$$

com $j > 0$ e $\varepsilon(i_k(x)) = +1$ se a aplicação é crescente no subintervalo correspondente a $ad(f^k(x))$, $\varepsilon(i_k(x)) = -1$ se a aplicação é decrescente no subintervalo correspondente a $ad(f^k(x))$. Os sinais relativos aos subintervalos de monotonia alternam o seu valor, isto é, $\varepsilon(i_{k+1}(x)) = -\varepsilon(i_k(x))$. No que diz respeito aos pontos críticos da aplicação, escrevemos $\varepsilon(C_i) = 0$ e associamos os elementos do espaço vectorial \mathcal{V} dados por $C_j = (S_{j+1} + S_j)/2$.

A relação de ordem que vamos definir no espaço das seqüências de elementos de \mathcal{V} é induzida pela ordem dos pontos do intervalo, que determina a seguinte ordem nos símbolos da base \mathcal{B} :

$$\begin{aligned} S_1 &< S_2 < \dots < S_m < S_{m+1} \\ -S_{m+1} &< -S_m < \dots < -S_2 < -S_1. \end{aligned}$$

Deste modo, dadas duas seqüências

$$\theta(x) = (\theta_0(x)\theta_1(x)\dots\theta_i(x)\dots) \quad \text{e} \quad \theta^*(x) = (\theta_0^*(x)\theta_1^*(x)\dots\theta_j^*(x)\dots)$$

de elementos de \mathcal{V} , temos

$$\theta < \theta^* \quad \text{se e só se} \quad \theta_0 = \theta_0^* \dots \theta_{i-1} = \theta_{i-1}^* \quad \text{e} \quad \theta_i < \theta_i^* \quad \text{para algum} \quad i \geq 0.$$

A importância desta relação de ordem está em podermos afirmar que se x e y são dois pontos do intervalo tais que $x < y$, então $\theta(x) \preceq \theta(y)$.

No desenvolvimento da teoria, introduzimos o conceito de coordenada invariante formal de um ponto x no intervalo, acrescentando uma variável indeterminada t e considerando

os vectores $\theta_j(x)$ como os coeficientes de uma série de potências formal

$$\theta_0(x) + \theta_1(x)t + \theta_2(x)t^2 + \dots + \theta_n(x)t^n + \dots$$

nessa indeterminada.

Definição 13 *Dado um ponto x do intervalo, consideremos a sequência $\theta(x)$ associada. Denomina-se coordenada invariante de x à séria formal $\theta_x(t)$, com coeficientes em \mathcal{V} , dada por*

$$\theta_x(t) = \theta_0(x) + \theta_1(x)t + \theta_2(x)t^2 + \dots + \theta_n(x)t^n + \dots = \sum_{j=0}^{\infty} \theta_j(x)t^j,$$

com coeficientes em \mathcal{V} .

Em [Mi Th 88], Milnor e Thurston estudaram as descontinuidades da coordenada invariante, num qualquer ponto x do interior do intervalo, calculando as diferenças $\theta_{x^+} - \theta_{x^-}$.

Como referimos anteriormente, a informação que diz respeito aos pontos críticos da aplicação seccionalmente monótona é muito importante, pelo que se impõe uma notação especial.

Definição 14 *Dada uma aplicação m -modal f no intervalo, chamamos incrementos de kneading, denotados por γ_i , às diferenças*

$$\gamma_i = \theta_{c_i^+} - \theta_{c_i^-}, \quad i = 1, \dots, m,$$

com

$$\theta_{c_i^\pm}(t) = \lim_{x \rightarrow c_i^\pm} \theta_x(t).$$

Como se compreenderá mais adiante, a propósito da relação entre a teoria de *kneading* e a entropia topológica, a variável t tem relevância para valores reais positivos menores ou iguais a 1, pois é nesta região que se assegura a convergência de todas as séries formais envolvidas na teoria.

Estamos em condições de apresentar dois invariantes fundamentais, a matriz de *kneading* e o determinante de *kneading*. A informação, do ponto de vista topológico, contida nos m incrementos de *kneading* de uma aplicação seccionalmente monótona f pode ser organizada numa matriz.

Definição 15 *Dada uma aplicação seccionalmente monótona no intervalo com invariante de kneading $K(f)$, chama-se matriz de kneading $N_f(t)$ à matriz de dimensão $m \times (m + 1)$ cujos elementos, $N_{ij}(t)$, são os coeficientes da expansão dos incrementos de kneading γ_i na base \mathcal{B} , isto é, tais que*

$$\gamma_i(t) = N_{i1}(t)S_1 + N_{i2}(t)S_2 + \dots + N_{im+1}(t)S_{m+1},$$

com $i = 1, \dots, m$. Ou seja,

$$N_f(t) = \begin{bmatrix} N_{11}(t) & N_{12}(t) & \cdots & N_{1m+1}(t) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ N_{m1}(t) & N_{m2}(t) & \cdots & N_{mm+1}(t) \end{bmatrix}.$$

Definição 16 *O determinante de kneading é obtido a partir da matriz de kneading de acordo com a fórmula*

$$D(t) = (-1)^{i+1} \frac{D_i(t)}{1 - \varepsilon(S_i)t}, \quad i = 1, \dots, m + 1$$

com $D_i(t)$ o determinante da matriz obtida da matriz de kneading eliminando a i -ésima coluna.

Note-se que o determinante de *kneading* não depende da coluna eliminada ([Mi Th 88]). Este determinante é considerado o invariante topológico mais importante proporcionado pela teoria de *kneading*: de facto, permite determinar de uma forma elegante o valor da entropia topológica. Por conseguinte, é possível determinar o número de crescimento $s(f)$ definido anteriormente, usando este formalismo conhecendo apenas o invariante de *kneading*.

Proposição 2 *Seja f uma aplicação m -modal no intervalo com invariante de *kneading* $\mathcal{K}(f)$ e número de crescimento $s(f) > 1$. Então, $s(f)$ é igual ao inverso do menor módulo dos zeros do determinante de *kneading* correspondente a $\mathcal{K}(f)$.*

Este resultado, de aparência inofensiva, tem implicações significativas em domínios como a álgebra ou a teoria dos números (ver, por exemplo, [SR 82]) sobretudo no que diz respeito à ordenação dos zeros de polinómios com coeficientes inteiros.

Seguidamente, exibimos dois exemplos que ilustram as definições apresentadas para um invariante de *kneading* unimodal e para um invariante de *kneading* bimodal, respectivamente.

Exemplo 1 *Seja $\mathcal{K}(f) = RLC$ uma sequência de *kneading* para uma aplicação unimodal f . Os itinerários dos pontos c^- e c^+ são dados por*

$$\begin{aligned} it_f(c^-) &= L(RLR)^\infty \\ it_f(c^+) &= R(RLR)^\infty. \end{aligned}$$

Note-se que o bloco RLR corresponde à sequência RLC onde o símbolo C é substituído por R devido à paridade do bloco RL ser ímpar. Assim, os limites superior e inferior da

coordenada invariante do ponto crítico são

$$\begin{aligned}
 \theta_{c^-}(t) &= L + Rt - Lt^2 - Rt^3 + Rt^4 - Lt^5 - Rt^6 + Rt^7 - Lt^8 - Rt^9 + \dots \\
 &= L + t(R - Lt - Rt^2) + t^4(R - Lt - Rt^2) + t^7(R - Lt - Rt^2) + \dots \\
 &= L + t(R - Lt - Rt^2)(1 + t^3 + t^6 + t^9 + \dots) \\
 &= L + \frac{t(R - Lt - Rt^2)}{1 - t^3};
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \theta_{c^+}(t) &= R - Rt + Lt^2 + Rt^3 - Rt^4 + Lt^5 + Rt^6 - Rt^7 + Lt^8 + Rt^9 + \dots \\
 &= R - t(R - Lt - Rt^2) - t^4(R - Lt - Rt^2) - t^7(R - Lt - Rt^2) + \dots \\
 &= R - t(R - Lt - Rt^2)(1 + t^3 + t^6 + t^9 + \dots) \\
 &= R - \frac{t(R - Lt - Rt^2)}{1 - t^3};
 \end{aligned}$$

donde o incremento de kneading do invariante unimodal RLC é

$$\gamma_1 = \left(\frac{-1 + 2t^2 + t^3}{1 - t^3} \right) L + \left(\frac{1 - 2t^2 + t^3}{1 - t^3} \right) R.$$

A matriz e o determinante de kneading são dados por

$$\begin{aligned}
 N(t) &= \left[\begin{array}{cc} \frac{-1+2t^2+t^3}{1-t^3} & \frac{1-2t^2+t^3}{1-t^3} \end{array} \right], \\
 D(t) &= \frac{1 - 2t^2 - t^3}{(1+t)(1-t^3)}.
 \end{aligned}$$

Exemplo 2 Seja $\mathcal{K}(f) = (RMA, LB)$ um invariante de kneading para uma aplicação bimodal f . As seqüências simbólicas que correspondem às órbitas de c_1^- , c_1^+ , c_2^- e c_2^+ são

as seguintes:

$$it_f(c_1^-) = L(RMM)^\infty$$

$$it_f(c_1^+) = M(RMM)^\infty$$

$$it_f(c_2^-) = M(LR)^\infty$$

$$it_f(c_2^+) = R(LR)^\infty.$$

Os limites superior e inferior das coordenadas invariantes dos pontos críticos são

$$\begin{aligned} \theta_{c_1^-}(t) &= L + Rt + Mt^2 - Mt^3 + Rt^4 + Mt^5 - Mt^6 + Rt^7 + Mt^8 - Mt^9 + \dots \\ &= L + t(R + Mt - Mt^2) + t^4(R + Mt - Mt^2) + t^7(R + Mt - Mt^2) + \dots \\ &= L + t(R + Mt - Mt^2)(1 + t^3 + t^6 + \dots) \\ &= L + \frac{t(R + Mt - Mt^2)}{1 - t^3}; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \theta_{c_1^+}(t) &= M - Rt - Mt^2 + Mt^3 - Rt^4 - Mt^5 + Mt^6 - Rt^7 - Mt^8 + Mt^9 + \dots \\ &= M - t(R + Mt - Mt^2) - t^4(R + Mt - Mt^2) - t^7(R + Mt - Mt^2) + \dots \\ &= M - t(R + Mt - Mt^2)(1 + t^3 + t^6 + \dots) \\ &= M - \frac{t(R + Mt - Mt^2)}{1 - t^3}; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \theta_{c_2^-}(t) &= M - Lt - Rt^2 - Lt^3 - Rt^4 - Lt^5 - Rt^6 + \dots \\ &= M - t(L + Rt) - t^3(L + Rt) - t^5(L + Rt) + \dots \\ &= M - t(L + Rt)(1 + t^2 + t^4 + \dots) \\ &= M - \frac{t(L + Rt)}{1 - t^2}; \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\theta_{c_2^+}(t) &= R + Lt + Rt^2 + Lt^3 + Rt^4 + Lt^5 + Rt^6 + \dots \\
&= R + t(L + Rt) + t^3(L + Rt) + t^5(L + Rt) + \dots \\
&= R + t(L + Rt)(1 + t^2 + t^4 + \dots) \\
&= R + \frac{t(L + Rt)}{1 - t^2};
\end{aligned}$$

donde obtemos os incrementos de kneading do invariante bimodal (RMA, LB)

$$\begin{aligned}
\gamma_1 &= -L + \left(1 - \frac{2t^2 - 2t^3}{1 - t^3}\right) M + \left(-\frac{2t}{1 - t^3}\right) R, \\
\gamma_2 &= \left(\frac{2t}{1 - t^2}\right) L - M + \left(1 + \frac{2t^2}{1 - t^2}\right) R.
\end{aligned}$$

A matriz e o determinante de kneading são dados por

$$N(t) = \begin{bmatrix} -1 & \frac{1-2t^2+t^3}{1-t^3} & \frac{-2t}{1-t^3} \\ \frac{2t}{1-t^2} & -1 & \frac{1+t^2}{1-t^2} \end{bmatrix},$$

$$D(t) = \frac{1 + 4t^2 + t^4}{(1+t)(1-t^3)(1-t^2)}.$$

1.2.2 Partições de Markov - Cadeias de Markov topológicas

Neste parágrafo, vamos apresentar a segunda descrição dos sistemas dinâmicos no intervalo revelada nas primeiras considerações sobre a Teoria da Dinâmica Simbólica. Mais uma vez, o nosso ponto de partida é exactamente o mesmo - o conhecimento do invariante de *kneading* $\mathcal{K}(f)$ de uma aplicação f m -modal no intervalo. No entanto, esta nova perspectiva vai permitir a abertura de novos horizontes de análise desta família de sistemas dinâmicos. Trata-se de uma descrição que se distingue daquela apresentada anteriormente, em particular pelo seu carácter algébrico. De facto, ao invariante de *kneading* $\mathcal{K} = \mathcal{K}(f)$ iremos associar uma matriz $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$ de elementos $a_{ij} \in \{0, 1\}$, denominada por matriz de transição.

Na base do algoritmo que irá permitir esta correspondência está uma certa partição do intervalo I , totalmente determinada pelas órbitas dos pontos críticos da aplicação em estudo. A matriz de transição irá reter toda a informação topológica sintetizada na colecção de sequências simbólicas $\mathcal{K}(f)$ e permitir-nos-á, por exemplo, determinar de um modo elegante a entropia topológica.

Seja f uma aplicação m -modal no intervalo I com invariante de *kneading* $\mathcal{K} = (\mathcal{K}_1, \dots, \mathcal{K}_m)$, cujas órbitas dos pontos críticos são periódicas com períodos p_1, \dots, p_m , respectivamente, isto é,

$$(\mathcal{K}_i)_{p_i} = C_i \quad \text{para } i = 1, \dots, m \quad \text{e } p_i > 0.$$

É importante notar a correspondência entre sequências simbólicas e pontos do intervalo.

Seja $\{X_i\}_{i=1}^{p_1+\dots+p_m}$ o conjunto das sequências dado pela união dos conjuntos

$$\{\sigma^j(\mathcal{K}_1)\}_{i=1}^{p_1}, \dots, \{\sigma^j(\mathcal{K}_m)\}_{i=1}^{p_m},$$

onde σ representa o operador *shift* usual definido como habitualmente $\sigma(P_1P_2P_3\dots) = P_2P_3\dots$ e seja $\{x_i\}_{i=1}^{p_1+\dots+p_m}$ o conjunto dos pontos no intervalo tais que $it_f(x_i) = X_i$.

Consideremos $N = p_1 + \dots + p_m$ e ρ a permutação no conjunto $\{1, 2, \dots, N\}$ tal que

$$x_{\rho(1)} < x_{\rho(2)} < \dots < x_{\rho(N)}.$$

Fazendo $z_i = x_{\rho(i)}$ e $J_i = [z_i, z_{i+1}]$, para $i = 1, 2, \dots, N$, obtemos uma partição $P^{(N)}$ no intervalo I (também designada por partição de Markov) determinada pelas órbitas dos m pontos críticos da aplicação f m -modal. Finalmente, para construir a matriz de transição resta-nos conhecer a dinâmica de cada um dos subintervalos J_i , ou seja, saber qual o comportamento dos seus pontos pela aplicação f . Atendendo a que as sequências/pontos que definem cada um dos subintervalos têm como imagem pela aplicação a sequência/ponto

resultante da actuação do operador *shift* em cada uma delas, temos a garantia do cumprimento de tal objectivo de uma forma puramente simbólica. Acrescentamos ainda que a imagem de qualquer J_i por f será sempre uma união de subintervalos contíguos.

Definição 17 *Seja $\mathcal{K}(f) = (\mathcal{K}_1, \dots, \mathcal{K}_m)$ um invariante de kneading tal que $(\mathcal{K}_i)_{p_i} = C_i$, para alguns $p_i > 0$ e $i = 1, 2, \dots, m$. Consideremos (J_i) , com $i = 1, 2, \dots, p_1 + \dots + p_m$, a colecção de subintervalos associada a \mathcal{K} . Chamamos matriz de transição associada ao invariante de kneading \mathcal{K} à matriz quadrada de dimensão $p_1 + \dots + p_m - 1$, denotada por $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$, cujos elementos (a_{ij}) são dados por*

$$a_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{se } f(J_i) \supset J_j \\ 0 & \text{caso contrário} \end{cases}.$$

Nos dois exemplos seguintes retomamos os invariantes de *kneading* unimodal e bimodal considerados anteriormente.

Exemplo 3 *A matriz de transição $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$ associada à sequência de kneading unimodal $\mathcal{K} = RLC$ é*

$$\mathcal{M}_{RLC} = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}.$$

Exemplo 4 *A matriz de transição $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$ associada ao par de kneading bimodal $\mathcal{K} = (RMA, LB)$ é*

$$\mathcal{M}_{(RMA, LB)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix}.$$

Dada uma aplicação seccionalmente monótona no intervalo, com determinado invariante de *kneading*, vimos que a sua entropia topológica pode ser determinada a partir do correspondente determinante de *kneading*. Contudo, é também possível calcular a entropia

da aplicação através da correspondente matriz de transição de Markov. Este resultado pode ser enunciado da seguinte forma.

Proposição 3 *Seja f uma aplicação m -modal no intervalo com invariante de kneading $\mathcal{K} = \mathcal{K}(f)$ e seja $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$ a matriz de transição associada a \mathcal{K} . Então,*

$$h_t(f) = \log(\lambda_{\max}(\mathcal{M}_{\mathcal{K}})),$$

onde $\lambda_{\max}(\mathcal{M}_{\mathcal{K}})$ é o raio espectral da matriz $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$.

Demonstração [La SR 93], [Ba Sp Tr 94] e [La SR 97].

O seguinte resultado estabelece uma ligação mais estreita entre o formalismo da teoria de kneading e as matrizes de transição de Markov.

Proposição 4 *Seja f uma aplicação m -modal no intervalo com invariante de kneading $\mathcal{K} = (\mathcal{K}_1, \dots, \mathcal{K}_m)$ e sejam $D_{\mathcal{K}}(t)$ o determinante de kneading e $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$ a matriz de transição associados a \mathcal{K} . Então,*

$$D_{\mathcal{K}}(t) = \frac{\text{Det}(I_n - \mathcal{M}_{\mathcal{K}}t)}{(1-t)(1-t^{p_1})\dots(1-t^{p_m})},$$

com n a dimensão da matriz $\mathcal{M}_{\mathcal{K}}$ e p_1, \dots, p_m os períodos das respectivas sequências de kneading.

Demonstração [La SR 93], [Ba Sp Tr 94] e [La SR 97].

1.2.3 O segundo invariante topológico

O conceito de entropia topológica é muito importante, não só em Física, como em muitas outras disciplinas. A necessidade de um par de parâmetros para caracterizar uma família

de aplicações bimodais, leva-nos a observar a existência de curvas, ou mesmo regiões bidimensionais, no espaço dos parâmetros, correspondentes a aplicações com igual entropia topológica. Neste contexto, é crucial a introdução de uma quantidade, isto é, um segundo invariante, que consiga distinguir topologicamente essas aplicações isentrópicas. Dada uma família dependente de dois parâmetros de aplicações bimodais num intervalo, não é fácil encontrar as regiões no espaço dos parâmetros correspondentes a aplicações de igual entropia, nem garantir que a parametrização dessas curvas seja simples ou até mesmo realizável. Facilmente se compreende como é interessante ter a possibilidade de definir um segundo invariante topológico que desempenhe, a par com a entropia topológica, um papel verdadeiramente importante na análise das aplicações bimodais.

De facto, no estudo da classificação topológica de uma aplicação bimodal f podemos considerar dois invariantes topológicos: o já conhecido número de crescimento, $s(f) = e^{h_t(f)}$, e um segundo invariante, uma quantidade numérica denotada por $r(f)$, a qual está relacionada com as posições relativas dos extremos da aplicação f . O invariante topológico r é introduzido usando a hipótese $s(f) > 1$ e os resultados de Milnor e Thurston sobre uma semi-conjugação topológica λ entre a aplicação f e uma aplicação seccionalmente linear $F_{e,s}$ com declive $\pm s(f)$ (ver [Mi Th 88], [Al La SR 96], [Se 00] e [Ra Se 04]). A aplicação $\lambda : I \rightarrow [0, 1]$ é definida por

$$\lambda(x) = \lim_{t \rightarrow 1/s} \frac{L([0,x],t)}{L(I,t)} \quad \text{com}$$

$$L([0,x],t) = \sum_{k=1}^{\infty} \ell(f^k|_{[0,x]})t^{k-1}.$$

Intuitivamente, podemos pensar em $\lambda(x)$ como a probabilidade de um *lap* arbitrariamente escolhido da função f^n (com n grande), estar contido no intervalo $[0, x]$ ([Mi Th 88]).

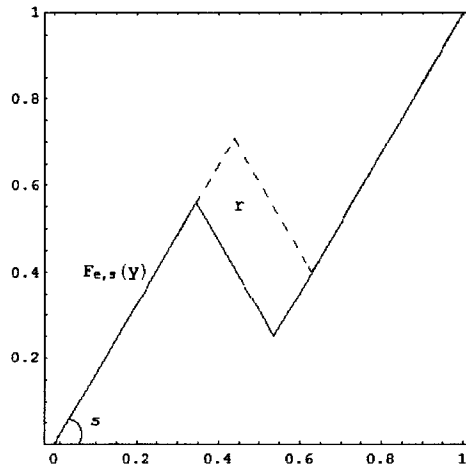


Figura 1.7: Representação do segundo invariante topológico r para uma família seccionalmente linear $F_{e,s}(y)$.

Dada uma aplicação bimodal f no intervalo I , existe uma só aplicação

$$F_{e,s} : [0, 1] \longrightarrow [0, 1] \quad \text{tal que} \quad F_{e,s}(\lambda(x)) = \lambda(f(x)),$$

para qualquer $x \in I$ (Fig. 1.7). A aplicação $F_{e,s}$ é seccionalmente linear com declive $\pm s$ em todos os pontos e é definida por

$$F_{e,s}(y) = \begin{cases} s y & \text{se } 0 \leq y < \lambda(c_1) \\ -s y + e & \text{se } \lambda(c_1) \leq y < \lambda(c_2) \\ s y + 1 - s & \text{se } y \geq \lambda(c_2) \end{cases}$$

onde $\lambda(c_1) = e/(2s)$, $\lambda(c_2) = (e + s - 1)/(2s)$ e $e = r + (s + 1)/2$, isto é, $r = e - (s + 1)/2$.

Por conseguinte, a cada aplicação bimodal f , caracterizada por um invariante de *kneading* $(P^{(p)}, Q^{(q)})$, podemos associar dois invariantes topológicos: o número de crescimento $s(f)$, e um segundo invariante, $r(f)$, que pode ser dado por

$$r(f) = \frac{4s\lambda(c_1) - 1 - s}{2} = \frac{4s\lambda(c_2) + 1 - 3s}{2}.$$

Os valores de $\lambda(c_1)$ e $\lambda(c_2)$ podem ainda ser obtidos directamente da matriz de transição associada a $(P^{(p)}, Q^{(q)})$

$$\lambda(c_1) = \sum_{i=1}^{n_L+1} v_i \quad \text{e} \quad \lambda(c_2) = \sum_{i=1}^{n_L+n_M+2} v_i,$$

onde n_L (resp. n_M) denota o número de símbolos L (resp. símbolos M) e o vector $v = (v_1, \dots, v_{p+q-1})$ é o vector próprio de Perron associado ao valor próprio $\lambda_{\max} = s$. Verifica-se a igualdade $\mathcal{M}v = \lambda_{\max}v$, onde \mathcal{M} é a matriz de transição com os intervalos extremos, $I_0 = [0, z_1]$ e $I_{p+q} = [z_{p+q}, 1]$, incluídos. É importante notar que $r(f)$ é, de facto, um invariante topológico, pois o seu cálculo baseia-se na avaliação dos invariantes topológicos $\lambda(c_1)$, $\lambda(c_2)$ e $s(f)$ ([Al La SR 96]). Relativamente à aplicação seccionalmente linear $F_{e,s}$, verifica-se que $e \in [s-1, 2]$ e $r \in [(s-3)/2, (3-s)/2]$.

O invariante r permite distinguir dinâmicas isentrópicas.

Neste momento, estamos em condições de dar início ao tratamento matemático dos modelos biofísicos que nos propomos analisar.

Capítulo 2

Sistema de FitzHugh-Nagumo submetido a um estímulo periódico

A actividade eléctrica celular tem uma importância central em fisiologia. As equações de Hodgkin-Huxley constituem uma contribuição verdadeiramente importante para o estudo da excitabilidade. O artigo publicado em 1952 [Ho Hu 52] é considerado uma referência notável em toda a literatura fisiológica e uma combinação admirável entre teoria e experiência.

O modelo de Hodgkin-Huxley é constituído por quatro equações diferenciais: uma equação diferencial parcial, que descreve a evolução do potencial da membrana e três equações diferenciais ordinárias que representam propriedades dos canais iónicos. As quatro equações podem ser escritas na forma

$$\left\{ \begin{array}{l} C_M \frac{\partial v}{\partial t} = D_M \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - g_{Na} m^3 h (v - v_{Na}) - g_K n^4 (v - v_K) - g_L (v - v_L) \\ \frac{dm}{dt} = (m_\infty(v) - m) / \tau_m(v) \\ \frac{dn}{dt} = (n_\infty(v) - n) / \tau_n(v) \\ \frac{dh}{dt} = (h_\infty(v) - h) / \tau_h(v), \end{array} \right.$$

onde a variável v representa o potencial da membrana. As variáveis m , n e h correspondem a probabilidades de certos iões estarem na posição de contribuir para abrir ou fechar

determinados canais. Uma descrição detalhada do modelo e do significado fisiológico das suas variáveis pode ser encontrada em [Ho Hu 52], [Jo Wu 97] e [Ke Sn 98].

O grande mérito das equações de Hodgkin-Huxley foi permitir explicar, do ponto de vista quantitativo, a formação de potenciais de acção, isto é, pontas (*spikes*) de potencial *tudo ou nada* “explosivos” que estão na origem da sinalização sináptica entre neurónios. O modelo apresentado é um sistema dinâmico a quatro dimensões, o que torna difícil a sua análise matemática rigorosa. Por conseguinte, existe um considerável interesse em estudar modelos mais simples que permitam a análise dos aspectos qualitativos da dinâmica da condução nervosa. Neste contexto, surgiu o sistema de FitzHugh-Nagumo que requer apenas duas variáveis dinâmicas e pode ser analisado, de uma forma mais completa e rigorosa, através de métodos associados ao espaço de fases.

Seguidamente, é apresentado um estudo de uma das variantes do modelo de FitzHugh-Nagumo baseado nos trabalhos de Othmer, Watanabe e M. Xie ([Ot Wa 94], [Ot Wa Xi 96] e [Ot Xi 99]). Caracterizaremos a complexidade da dinâmica utilizando as técnicas dos sistemas dinâmicos discretos introduzidas na secção 1.2 do primeiro capítulo. Este apontamento teve como resultado os artigos [Du Ra 03], [Du Ra 05] e [Du Si Ra A].

2.1 Descrição do modelo

O modelo é um sistema seccionalmente linear no plano para o qual as equações diferenciais ordinárias são dadas por

$$\begin{cases} \epsilon \frac{dv}{dt} = f(v) - w + \psi(t) & \equiv F(v, w, t) \\ \frac{dw}{dt} = v - \delta w & \equiv G(v, w) \end{cases} \quad (2.1)$$

A função $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ é uma função contínua seccionalmente linear definida por

$$f(v) = \begin{cases} -\alpha_1 v + \gamma_1 & \text{se } v < v_l \\ \alpha_2 v - \gamma_2 & \text{se } v_l \leq v < v_r \\ -\alpha_3 v + \gamma_3 & \text{se } v \geq v_r \end{cases},$$

onde α_i e γ_i , $i = 1, 2, 3$, são constantes positivas fixas e $0 < v_l < v_r$. Sem perda de generalidade assumimos que $\gamma_1 = 0$. A função forçamento (função estímulo) $\psi : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ é uma função seccionalmente periódica de período T , definida por

$$\psi(t) = \begin{cases} 0 & \text{se } mT \leq t < (m + \theta)T \\ A & \text{se } (m + \theta)T \leq t < (m + 1)T \end{cases},$$

para $m = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$

onde $A > 0$ e $\theta \in [0, 1]$. No contexto dos modelos biofísicos para células excitáveis, esta função corresponde à injeção de uma corrente despolarizante na membrana celular, durante uma fracção de tempo $(1 - \theta)T$ de cada ciclo. As variáveis dinâmicas do modelo de FitzHugh-Nagumo são v e w . A variável v representa o potencial eléctrico (a voltagem) através da membrana celular e é designada *variável de excitação*. A variável w representa os efeitos das alterações nas condutâncias de canais iónicos que tendem a restabelecer o potencial de repouso e é chamada *variável de recuperação*. Os parâmetros A , θ e T desempenham um papel central no estudo da dinâmica. Salientamos que o sistema é governado por duas dinâmicas distintas: uma dinâmica *rápida* (associada à variável v) e uma dinâmica *lenta* (associada à variável w). Na literatura, ϵ é um número real positivo próximo de zero que multiplica pela derivada $\frac{dv}{dt}$ e o sistema diz-se singularmente perturbado [Ho Iz 97].

Duas razões presidem à escolha de um sistema seccionalmente linear:

a) nos modelos seccionalmente lineares podemos encontrar soluções explícitas;

- b) a não-linearidade do sistema de FitzHugh-Nagumo é traduzida pela função f que no espaço de fases tem a forma ' N '.

Os métodos associados ao espaço de fases são dos mais úteis que surgiram na neurociência teórica oriundos da teoria qualitativa, ou geométrica, das equações diferenciais. A sua utilização permite-nos obter informações interessantes sobre o comportamento dinâmico do sistema em análise. No espaço de fases, o estado de conhecimento sobre um sistema num determinado instante colapsa num ponto. Este ponto é o sistema dinâmico - naquele instante. Em instantes diferentes o sistema pode ser representado por pontos distintos no espaço de fases. A representação de estados como pontos no espaço facilita a observação de alterações qualitativas.

No estudo da dinâmica das duas variáveis do sistema de FitzHugh-Nagumo, é útil representar graficamente uma variável em função da outra. Repare-se que a própria designação de espaço de fases deriva do facto de, através da representação gráfica de duas variáveis, particularmente das que têm comportamento periódico ou estereotipado, podermos estudar a dinâmica de uma variável face à outra. Por exemplo, consideremos um neurónio formando um potencial de acção governado pelas equações de FitzHugh-Nagumo. O potencial da membrana v afasta-se de um nível de repouso até atingir o nível máximo do potencial, voltando a descer através de um processo de pós-hiperpolarização, regressando então à posição de repouso (ver Fig. 2.2). A variável de recuperação, w , segue uma trajectória correspondente como resposta ao potencial de membrana. A representação num gráfico do potencial v em função da variável de recuperação w tem como resultado uma curva fechada, ou trajectória, no espaço de fases (Fig. 2.3). O espaço de fases é caracterizado por várias marcas ou pontos especiais que ajudam a definir e a visualizar as

dinâmicas. Por exemplo, as chamadas *linhas de inclinação nula* do sistema são definidas como as curvas ao longo das quais uma ou a outra variável permanece constante. A curva ao longo da qual $\frac{dv}{dt} = 0$ define a linha de inclinação nula de v , enquanto $\frac{dw}{dt} = 0$ define a linha de inclinação nula de w . Nos pontos onde aquelas duas linhas se intersectam, nenhuma das variáveis se altera; estes pontos de intersecção definem os estados de equilíbrio do sistema dinâmico. A Fig. 2.1 mostra as linhas de inclinação nula do sistema (2.1). Na Tabela 2 apresentamos a definição analítica das linhas e a Tabela 1 exhibe a definição de alguns pontos especiais representados na Fig. 2.1.

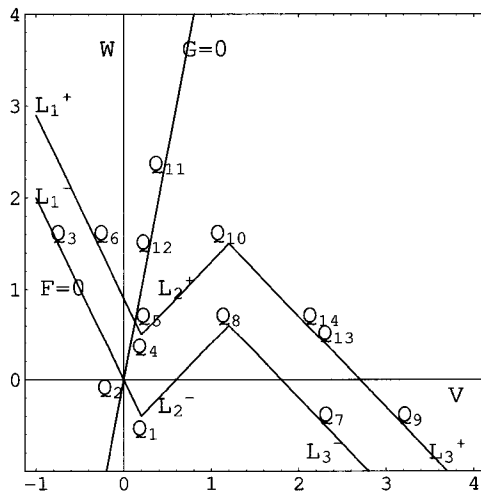


Figura 2.1: Linhas de inclinação nula com respeito a (2.1). A definição analítica das linhas é apresenta na Tabela 2 e as coordenadas dos pontos são dadas na Tabela 1. Na segunda coluna da Tabela 1 estão representadas as coordenadas para $\alpha_1 = 2$, $\alpha_2 = \alpha_3 = 1$, $\gamma_2 = 0.6$ e $\gamma_3 = 1.8$. Para estes parâmetros $A_1 = 0.4$, $A_2 = 0.8$, $A_3 = 1.8$, $v_l = 0.2$ e $v_r = 1.2$.

Table 1: Coordenadas dos pontos da Fig. 2.1 para $A = 0.6$.

Pontos	Fórmula	valores	W
Q_1	$v_l(1, -\alpha_1)$	$(0.2, -0.4)$	-0.4
Q_2	$(0, 0)^T$	$(0, 0)$	0
Q_3	$-\frac{(\alpha_2 v_r - \gamma_2 + A)}{\alpha_1}(1, -\alpha_1)$	$-(0.6 + A)(0.5, -1.0)$	1.2
Q_4	$(v_l, -\alpha_1 v_l + A)$	$(0.2, -0.4 + A)$	0.2
Q_5	$A/(1 + \delta\alpha_1)(\delta, 1)$	$A(0.25, 0.5)$	0.3
Q_6	$(\frac{-(\alpha_2 v_r - \gamma_2)}{\alpha_1}, \alpha_2 v_r - \gamma_2 + A)$	$(-0.3, 0.6 + A)$	1.2
Q_7	$(\frac{(\gamma_3 + \alpha_1 v_l)}{\alpha_3}, -\alpha_1 v_l)$	$(2.1, -0.4)$	-0.4
Q_8	$(v_r, \alpha_2 v_r - \gamma_2)$	$(1.2, 0.6)$	0.6
Q_9	$(\frac{(\gamma_3 + \alpha_1 v_l + A)}{\alpha_3}, -\alpha_1 v_l)$	$(4.2 + A, -0.4)$	-0.4
Q_{10}	$(v_r, \alpha_2 v_r - \gamma_2 + A)$	$(1.2, 0.6 + A)$	1.2
Q_{11}	$\frac{(A + \gamma_3)}{(1 + \delta\alpha_3)}(\delta, 1)$	$(\frac{(A + 1.8)}{3.0}, \frac{(A + 1.8)}{1.5})$	1.6
Q_{12}	$\frac{\gamma_3}{(1 + \delta\alpha_3)}(\delta, 1)$	$(0.6, 1.2)$	1.2
Q_{13}	$(\frac{(\gamma_3 + \alpha_1 v_l - A)}{\alpha_3}, -\alpha_1 v_l + A)$	$(2.2 - A, -0.4 + A)$	0.2
Q_{14}	$(\frac{(\gamma_2 + \gamma_3 - \alpha_2 v_r)}{\alpha_3}, \alpha_2 v_r - \gamma_2)$	$(1.2, 0.6)$	0.6

Table 2: Definição analítica das linhas de inclinação nula mostradas na Fig. 2.1

Linhas	equações
L_1^-	$w = -\alpha_1 v, v \leq v_l$
L_1^+	$w = -\alpha_1 v + A, v \leq v_l$
L_2^-	$w = \alpha_2 v - \gamma_2, v_l < v \leq v_r$
L_2^+	$w = \alpha_2 v - \gamma_2 + A, v_l < v \leq v_r$
L_3^-	$w = -\alpha_3 v + \gamma_3, v > v_r$
L_3^+	$w = -\alpha_3 v + \gamma_3 + A, v > v_r$

É interessante sublinhar que o espaço de fases nos permite visualizar o efeito da injeção de corrente num neurónio. Matematicamente, injectar uma corrente estável positiva corresponde a adicionar uma constante positiva ao segundo membro da equação do potencial. No espaço de fases, a linha de inclinação nula de v sofre uma translação, o que altera a posição dos pontos fixos. Uma solução periódica ou solução *ciclo-limite* no espaço de fases corresponde à formação repetitiva de potenciais de acção pelo neurónio.

O sistema (2.1) é autónomo em cada um dos intervalos de tempo $[mT, (m + \theta)T)$ e $[(m + \theta)T, (m + 1)T)$. A linha de inclinação nula de v é dada por

$$w = f(v) \quad \text{para } t \in [mT, (m + \theta)T)$$

e por

$$w = f(v) + A \quad \text{para } t \in [(m + \theta)T, (m + 1)T).$$

A continuidade de f implica que

$$\gamma_2 = (\alpha_1 + \alpha_2)v_l \quad \text{e} \quad \gamma_3 = (\alpha_2 + \alpha_3)v_r - (\alpha_1 + \alpha_2)v_l.$$

Como em [Ot Wa 94], assumimos que

$$\alpha_2 v_r - \gamma_2 = \alpha_2 v_r - (\alpha_1 + \alpha_2)v_l > 0,$$

o que implica $f(r) > 0$. Suponhamos que $\frac{1}{\delta} > \alpha_2$. Então $G = 0$ intersecta $F = 0$ em exactamente um ponto quando o estímulo está desligado (*off*) e exactamente em um ponto quando o estímulo está ligado (*on*).

Para um estudo comparativo das diferentes dinâmicas correspondentes a diversos valores dos parâmetros, foi proposto em [Ot Wa 94] o estudo do chamado *sistema singular*, que se obtém quando fazemos $\epsilon = 0$. É precisamente este sistema que será objecto da nossa atenção. No limite singular $\epsilon = 0$, o sistema (2.1) reduz-se a

$$\frac{dw}{dt} = \begin{cases} -\lambda_i(w - w_i^*) & , (v, w) \in L_i^- \\ -\lambda_i(w - (w_i^* + A_i^*)) & , (v, w) \in L_i^+ \end{cases}, \quad (2.2)$$

$$\text{onde } w_i^* = \frac{\gamma_i}{1 + \delta\alpha_i} \quad \text{e} \quad A_i^* = \frac{A}{1 + \delta\alpha_i}, \quad i = 1, 3.$$

Os pontos w_i^* e $w_i^* + A_i^*$ são as coordenadas na variável w dos pontos de equilíbrio (isto é, correspondem à intersecção das linhas L_i^\pm com $G = 0$). Observando a Fig. 2.1 e a tabela 1, verificamos que

$$w_1^* = 0, \quad w_1^* + A_1^* = W_5, \quad w_3^* = W_{12} \quad \text{e} \quad w_3^* + A_3^* = W_{11}.$$

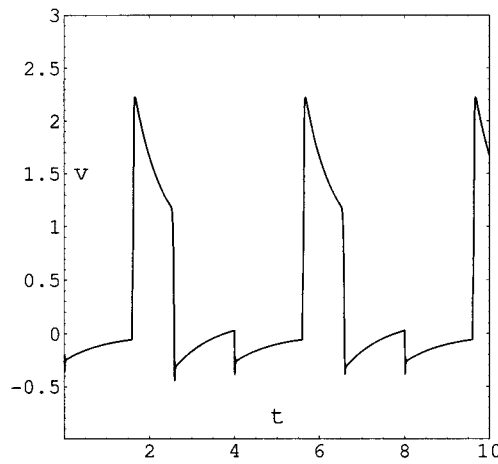


Figura 2.2: Potencial de ação ou ponta. Variação da componente v da solução do sistema singular com o tempo para $(A, \theta, T) = (0.6, 0.4, 4.0)$.

É importante notar que as soluções do sistema (2.2) no espaço de fases, denotadas por $\phi(t, P_0)$, com $P_0 = (v_0, w_0)$, permanecem sobre as linhas L_i^\pm . Na Tabela 3 estão representadas estas soluções na coordenada w , correspondentes a cada linha L_i^\pm , $i = 1, 3$. No estudo da dinâmica do sistema singular, é útil conhecer o tempo requerido para atravessar segmentos de L_i^\pm , $i = 1, 3$, pelo que apresentamos as fórmulas que se seguem. Seja $T_i^\pm(w_0, w)$ o tempo necessário para a solução evoluir de w_0 para w enquanto permanece

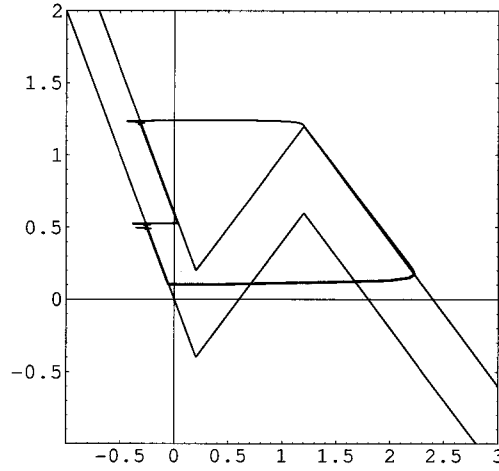


Figura 2.3: Solução do sistema singular no plano de fases para $(A, \theta, T) = (0.6, 0.4, 4.0)$.

em L_i^\pm , $i = 1, 3$. Então

$$T_i^-(w_0, w) = \frac{1}{\lambda_i} \ln \left[\frac{w_0 - w_i^*}{w - w_i^*} \right] \quad (2.3)$$

e

$$T_i^+(w_0, w) = \frac{1}{\lambda_i} \ln \left[\frac{w_0 - (w_i^* + A^*)}{w - (w_i^* + A^*)} \right]. \quad (2.4)$$

Tabela 3 : Soluções de (2.2) para a variável w sobre as linhas $(\phi(0, P_0) = P_0)$.

Linhas	Soluções do sistema (2.2)
L_1^-	$w(t, w_0) = w_0 e^{-\lambda_1 t}$
L_1^+	$w(t, w_0) = W_5 + (w_0 - W_5) e^{-\lambda_1(t-\theta T)}$
L_3^-	$w(t, w_0) = W_{12} + (w_0 - W_{12}) e^{-\lambda_3 t}$
L_3^+	$w(t, w_0) = W_{11} + (w_0 - W_{11}) e^{-\lambda_3(t-\theta T)}$

A Fig. 2.3 mostra a representação gráfica de uma solução do sistema singular (2.2) no espaço de fases. Na Fig. 2.2 apresentamos o regime de comportamento temporal da coordenada v da mesma solução.

2.2 Caracterização da entropia topológica

As famílias de aplicações unimodais e bimodais no intervalo, apresentadas na secção 1.2 do primeiro capítulo, prestam-se a estudos numéricos exaustivos e a sua estrutura permite a construção de uma descrição teórica em termos de dinâmica simbólica particularmente completa. Os resultados obtidos para estas aplicações apresentam relações, ainda não totalmente compreendidas, com fenómenos naturais aparentemente muito distantes e descorrelacionados. De facto, a teoria das aplicações unimodais e bimodais no intervalo conduz a noções que podem ser utilizadas em diferentes áreas como, por exemplo, dinâmica de populações, genética, epidemiologia, neurociência, na teoria dos ciclos económicos ou de mercado, ou mesmo em ciências sociais como a psicologia, na teoria da aprendizagem (vejam-se as considerações a propósito das aplicações unimodais no conhecido artigo de revisão de May [Ma 76]).

Neste momento, é pertinente apresentar uma família de aplicações dependentes de três parâmetros $\mathcal{F}_{A,\theta,T}$ sobre o intervalo $[0, 1]$, introduzida em [Ot Wa 94] (ver também [Ot Wa Xi 96], [Ot Xi 99] e [Du 01]). Estas aplicações, as quais designaremos por *aplicações de FitzHugh-Nagumo*, são obtidas a partir do sistema singular (2.2). Com o propósito de proporcionar uma melhor compreensão da dinâmica para os diferentes valores dos parâmetros A , θ e T , aplicamos à coordenada w no intervalo unitário a transformação

$$x = \begin{cases} \frac{w}{W_8+W_{10}} & \text{se } (v, w) \in L_1^-, w \geq 0 \\ 1 - \frac{w}{W_8+W_{10}} & \text{se } (v, w) \in L_3^-, w \geq 0 \end{cases}. \quad (2.5)$$

Atendendo ao procedimento indicado em (2.5), a cada ponto do segmento de L_3^- , compreendido entre Q_8 e o eixo dos vv , corresponde um ponto de L_1^- situado abaixo de W_{10} , normalizado no intervalo $[0, 1]$ fazendo $x = 1 - \frac{w}{W_8+W_{10}}$. Se depois de um ciclo de

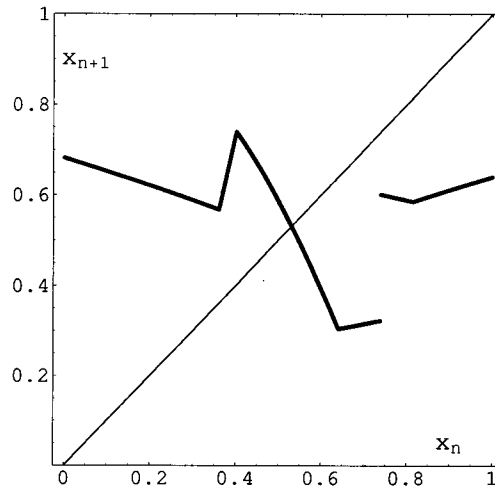


Figura 2.4: Aplicação de retorno para $(A, \theta, T) = (1.1, 0.1, 1.7)$. A sua região invariante corresponde a uma aplicação trimodal $\mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(3)}$.

forçamento o ponto regressar directamente a L_1^- , normalizamos a coordenada w fazendo $x = \frac{w}{W_8 + W_{10}}$. Os gráficos das aplicações de FitzHugh-Nagumo são construídos calculando as trajectórias de pontos no intervalo $[0, 1]$, e registando a sua imagem, decorrido um período de tempo T (um ciclo de forçamento). É por este motivo que na literatura estas aplicações também são designadas por *aplicações de retorno*.

Para chegar a um entendimento mais completo, mais profundo e, portanto, mais satisfatório, do sistema singular, requere-se o conhecimento e o estudo de aplicações representativas da dinâmica, que surgem para diversos valores dos parâmetros A , θ e T . Alguns exemplos de tais aplicações para $0.8 < A \leq 1.8$, $W_4 > W_8$ e diferentes valores de θ e T são apresentados nas Figs. 2.4 - 2.6. Se considerarmos as suas *regiões invariantes*, obtemos três famílias de aplicações:

- i) aplicações $\mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(1)}$ - unimodais;

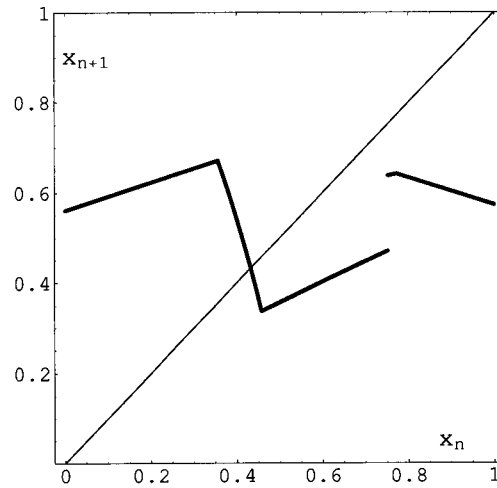


Figura 2.5: Aplicação de retorno para $(A, \theta, T) = (1.21721, 0.0655, 0.8)$. A sua região invariante corresponde a uma aplicação bimodal $\mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(2)}$.

ii) aplicações $\mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(2)}$ - bimodais;

iii) aplicações $\mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(3)}$ - trimodais.

Seguidamente, apresentamos comportamentos da entropia topológica e regimes da dinâmica que ocorrem para aplicações unimodais e para aplicações bimodais.

2.2.1 Aplicações unimodais $\mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(1)}$ no intervalo

A discussão do seguinte exemplo ilustra o cálculo da entropia topológica para uma sequência de *kneading* unimodal (atender às considerações feitas na subsecção 1.2.2 do primeiro capítulo).

Exemplo 5 Consideremos a aplicação da Fig. 2.6, onde $(A, \theta, T) = (0.9, 0.1, 3.1)$. A órbita do ponto crítico define a sequência de *kneading* unimodal $\mathcal{K} = RLRLRC$. Apli-

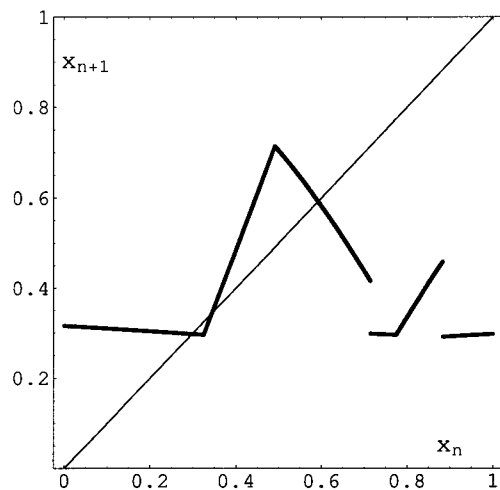


Figura 2.6: Aplicação de retorno para $(A, \theta, T) = (0.9, 0.1, 3.1)$. A sua região invariante corresponde a uma aplicação unimodal $\mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(1)}$.

cando o operador *shift*, obtemos os sucessivos itinerários dos pontos da órbita

$$\mathcal{O}(c) = \{x_i : x_i = \mathcal{F}_{A, \theta, T}^{(1)i}(c), i \in \mathbb{N}_0\},$$

$$\begin{aligned} x_1 &\rightarrow \text{RLRRLRC} \\ x_2 &\rightarrow \text{RLRRLCR} \\ x_3 &\rightarrow \text{RLRRCLR} \\ x_4 &\rightarrow \text{RLRCRLR} \\ x_5 &\rightarrow \text{RLCRRLR} \\ x_6 &\rightarrow \text{RCLRRLR} \\ x_7 &\rightarrow \text{CRLRRLR}. \end{aligned}$$

Estes pontos (ou as correspondentes sequências simbólicas) são ordenados do seguinte modo

$$x_2 < x_5 < c = x_7 < x_3 < x_6 < x_4 < x_1.$$

A matriz de transição correspondente é

$$\mathcal{M}_{(RLRRLRC)} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix},$$

a qual tem o polinómio característico

$$p(\lambda) = \det(\mathcal{M}_{(RLRRLRC)} - \lambda I) = 1 - \lambda - \lambda^2 + \lambda^3 - \lambda^4 - \lambda^5 + \lambda^6.$$

O número de crescimento $s(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)})$ (o raio espectral da matriz $\mathcal{M}_{(RLRRLRC)}$) é 1.55603....

Por conseguinte, o valor da entropia topológica é

$$h_t(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)}) = \log_2 s(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)}) = 0.63787....$$

A aplicação unidimensional apresenta comportamento caótico, pois a sua entropia topológica é positiva.

Os gráficos das Figs. 2.7-2.9 representam três situações da variação da entropia topológica com cada um dos parâmetros A , θ e T , para a família unimodal $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)}$.

Salientamos que as aplicações são caóticas e que a entropia topológica $h_t(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)})$ é monótona decrescente com cada um dos três parâmetros A , θ e T . A justificação deste facto é baseada na expansividade das aplicações $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)}$. Esta propriedade permite-nos estabelecer uma semi-conjugação com a aplicação tenda. Verifica-se que o módulo do declive desta aplicação é decrescente com cada um dos parâmetros A , θ e T .

2.2.2 Aplicações bimodais $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$ no intervalo

Nas situações apresentadas anteriormente, a entropia topológica é monótona com cada um dos parâmetros, o que nos permite classificar topologicamente as aplicações unimodais

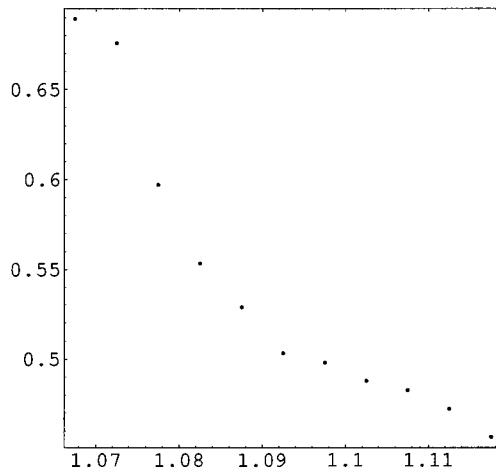


Figura 2.7: Variação da entropia topológica para $A \in [1.0, 1.13]$, $\theta = 0.1$ e $T = 2.1$.

$\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(1)}$. No entanto, ao estudar aplicações bimodais $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$ é típica a ocorrência de situações de dinâmica isentrópica (ou seja, o aparecimento de aplicações com a mesma entropia). Para ilustrar esta ideia, vamos fixar $T = 0.8$ e procurar aplicações bimodais $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$ com entropia topológica $\log_e((1 + \sqrt{5})/2) = 0.481212\dots$. O exemplo seguinte ilustra o cálculo da entropia topológica de uma dessas aplicações.

Exemplo 6 Consideremos a aplicação da Fig. 2.5, onde $(A, \theta, T) = (1.21721, 0.0655, 0.8)$.

As órbitas dos pontos críticos c_1 e c_2 definem o par de kneading bimodal

$$\mathcal{K} = (RMMB, LRMMB).$$

Ordenando os sucessivos pontos das órbitas

$$\mathcal{O}(c_1) = \{x_i : x_i = \mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)i}(c_1), i \in \mathbb{N}_0\} \quad e \quad \mathcal{O}(c_2) = \{y_i : y_i = \mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)i}(c_2), i \in \mathbb{N}_0\},$$

obtemos

$$y_1 < c_1 < x_3 = y_5 < y_3 < x_2 = y_4 < c_2 = x_4 = y_6 < y_2 < x_1.$$

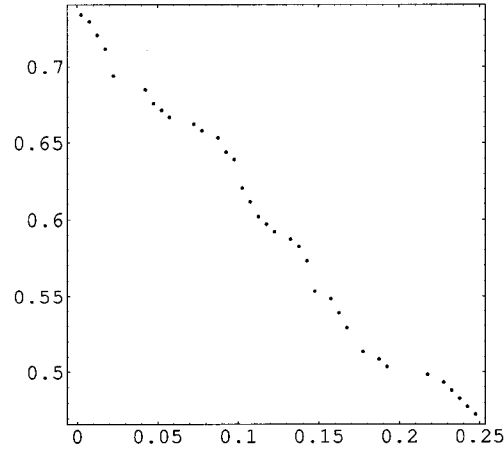


Figura 2.8: Variação da entropia topológica para $\theta \in [0.0, 0.25]$, $A = 0.9$ e $T = 3.1$.

A matriz de transição correspondente é

$$\mathcal{M}_{(RMMB,LRMMMB)} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

à qual corresponde o polinómio característico

$$p(\lambda) = \det(\mathcal{M}_{(RMMB,LRMMMB)} - \lambda I) = \lambda^2(1 + \lambda)(-1 - \lambda + \lambda^2)(1 - \lambda + \lambda^2).$$

O número de crescimento $s(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)})$ (o raio espectral da matriz $\mathcal{M}_{(RMMB,LRMMMB)}$) é $(1 + \sqrt{5})/2$. Portanto, o valor da entropia topológica é

$$h_t(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}) = \log_e s(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}) = \log_e((1 + \sqrt{5})/2) = 0.481212\dots$$

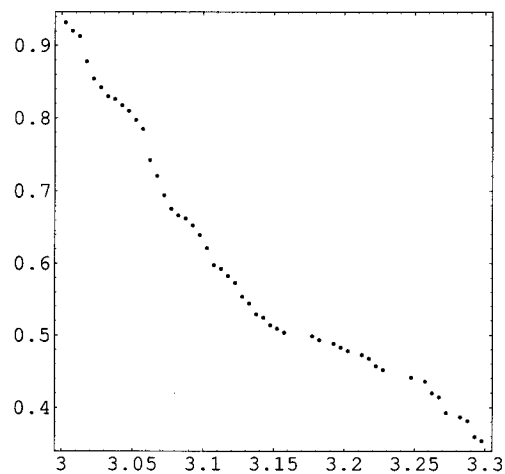


Figura 2.9: Variação da entropia topológica para $T \in [3.0, 3.3]$, $A = 0.9$ e $\theta = 0.1$.

As tabelas seguintes mostram os pares de *kneading* e os polinómios característicos associados a algumas aplicações bimodais $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$.

(A, θ) com $T = 0.8$	par de <i>kneading</i> de $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$
(1.07111, 0.1888)	(RM^2RMB, LRM^4RMB)
(1.0905, 0.171948)	$(RM^2RMRMRMB, LRM^6RM^2B)$
(1.10745, 0.14715)	$(RM^2RM^3B, LRM^2RMRM^2RMB)$
(1.10795, 0.14675)	(RM^2RM^3RA, LRM^2RA)
(1.15962, 0.0869)	$(RM^2RM^4B, LRM^2RMRMRM^2B)$
(1.164785, 0.116615)	(RM^4RM^2A, LRM^2A)
(1.21721, 0.0655)	(RM^2B, LRM^3B)
(1.22062, 0.01355)	(RM^2RM^2B, LRM^2RM^3B)
(1.22065, 0.004)	$(RM^2RM^2RM^2B, LRM^2RM^2RM^3B)$
(1.22118, 0.0003)	(RB, A)
(1.2214, 0.001)	$(RM^2RM^2RM^2RM^2B, LRM^2RM^2RM^2RM^3B)$

(A, θ) com $T = 0.8$	polinómio característico de $M(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)})$
(1.07111, 0.1888)	$\lambda^6(-1 - \lambda + \lambda^2)(1 - 2\lambda + \lambda^3 + \lambda^6)$
(1.0905, 0.171948)	$\lambda^{10}(-1 - \lambda + \lambda^2)(1 - \lambda) \times$ $(1 + \lambda + \lambda^2 + 2\lambda^4 + 2\lambda^5 + \lambda^6 + \lambda^7 + \lambda^8)$
(1.10745, 0.14715)	$\lambda^8(-1 - \lambda + \lambda^2)(-1 + \lambda - \lambda^2)(-1 + \lambda + \lambda^6 + \lambda^7)$
(1.10795, 0.14675)	$\lambda^4(-1 - \lambda + \lambda^2)(2 - 2\lambda + \lambda^2 + \lambda^5 + \lambda^8)$
(1.15962, 0.0869)	$\lambda^9(-1 - \lambda + \lambda^2)(1 - \lambda + \lambda^2)(-1 + \lambda + \lambda^6 + \lambda^7)$
(1.164785, 0.116615)	$\lambda^5(-1 - \lambda + \lambda^2)(1 - 2\lambda - \lambda^3 - \lambda^6)$
(1.21721, 0.0655)	$\lambda^4(-1 - \lambda + \lambda^2)(-1 - \lambda)(1 - \lambda + \lambda^2)$
(1.22062, 0.01355)	$\lambda^7(-1 - \lambda + \lambda^2)(-1 - \lambda^3 - \lambda^6)$
(1.22065, 0.004)	$\lambda^{10}(-1 - \lambda + \lambda^2)(-1 - \lambda)(1 + \lambda^2) \times$ $(1 - \lambda + \lambda^2)(1 - \lambda^2 + \lambda^4)$
(1.22118, 0.0003)	$(-1 - \lambda + \lambda^2)$
(1.2214, 0.001)	$\lambda^{13}(-1 - \lambda + \lambda^2)(1 + \lambda + \lambda^2 + \lambda^3 + \lambda^4) \times$ $(-1 + \lambda - \lambda^3 + \lambda^4 - \lambda^5 + \lambda^7 - \lambda^8)$

É importante notar que o factor comum $(1 - \lambda + \lambda^2)$ determina o raio espectral $(1 + \sqrt{5})/2$ e, portanto, a mesma entropia topológica $h_t(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}) = \log_e((1 + \sqrt{5})/2) = 0.481212\dots$ Por conseguinte, todas as aplicações em estudo apresentam comportamento caótico e a entropia topológica tem exactamente o mesmo valor. Uma questão surge naturalmente: Como podemos classificar estas aplicações isentrópicas? É precisamente sobre este assunto que iremos reflectir no parágrafo seguinte.

2.3 Dinâmicas isentrópicas e o segundo invariante topológico

Parece-nos pertinente começar por fazer referência a um resultado numérico interessante que diz respeito às aplicações isentrópicas estudadas. Para $T = 0.8$ fixo, a cada ponto (A, θ) representado na Fig. 2.10 corresponde uma aplicação com entropia topológica $\log_e((1 + \sqrt{5})/2) = 0.481212\dots$ Este resultado numérico sugere a existência de uma relação entre os parâmetros A e θ , quando T está fixo.

O raio espectral, só por si, já não é suficiente para classificar as aplicações introduzidas. É então necessário considerar um segundo invariante que nos permita caracterizar

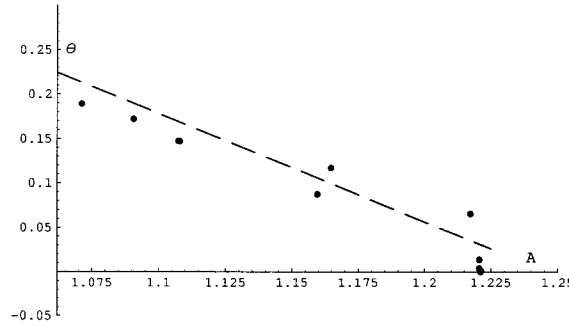


Figura 2.10: Representação de pontos (A, θ) , para $T = 0.8$. A cada um destes pontos corresponde uma aplicação com entropia topológica $h_t = \log_e ((1 + \sqrt{5})/2) = 0.481212\dots$

tais dinâmicas. Assim, surge o invariante topológico r . O seguinte resultado é uma consequência das considerações feitas na subsecção 1.2.3 do primeiro capítulo.

Proposição 5 *As aplicações bimodais $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$ podem ser classificadas topologicamente por um par de invariantes topológicos (s, r) , onde s é o número de crescimento ($s(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}) = e^{h_t(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)})}$), r é o invariante dado por*

$$r(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}) = \frac{4s\lambda(c_1) - 1 - s}{2} = \frac{4s\lambda(c_2) + 1 - 3s}{2}$$

e λ a semi-conjugação topológica entre $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$ e a aplicação seccionalmente linear $F_{e,s}$

$$F_{e,s}(y) = \begin{cases} sy & \text{se } 0 \leq y < \lambda(c_1) \\ -sy + e & \text{se } \lambda(c_1) \leq y < \lambda(c_2) \\ sy + 1 - s & \text{se } y \geq \lambda(c_2) \end{cases}$$

onde $\lambda(c_1) = e/(2s)$, $\lambda(c_2) = (e + s - 1)/(2s)$ e $e = r + (s + 1)/2$.

O seguinte exemplo ilustra o cálculo dos invariantes topológicos s e r aplicando o algoritmo descrito na subsecção 1.2.3 do primeiro capítulo.

Exemplo 7 Consideremos a aplicação da Fig. 2.5 e o correspondente par de kneading bimodal $\mathcal{K} = (RMMB, LRMMMB)$. Construímos a matriz de transição

$$\mathcal{M} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 1 & 1 \end{pmatrix},$$

com $\mathcal{M}v = \lambda_{\max}v$ a equação do vector próprio de Perron. Então

$$\lambda(c_1) = \sum_{i=1}^2 v_i = 0.469374... \text{ e } \lambda(c_2) = \sum_{i=1}^6 v_i = 0.660357...$$

(com v normalizado ao intervalo unitário). Portanto,

$$s = \frac{1 + \sqrt{5}}{2} \text{ e } r = 0.209911....$$

A aplicação seccionalmente linear semi-conjugada associada ao par de kneading $\mathcal{K} = (RMMB, LRMMMB)$ é apresentada na Fig. 2.11. Os correspondentes valores dos parâmetros para a aplicação bimodal $\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}$ são $A = 1.21721$, $\theta = 0.0655$ e $T = 0.8$ (ver Fig. 2.5).

A cada par de kneading (P, Q) corresponde um e um só valor de r . A tabela seguinte constitui uma síntese dos resultados numéricos do nosso estudo, para $T = 0.8$ e $h_t(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)}) =$

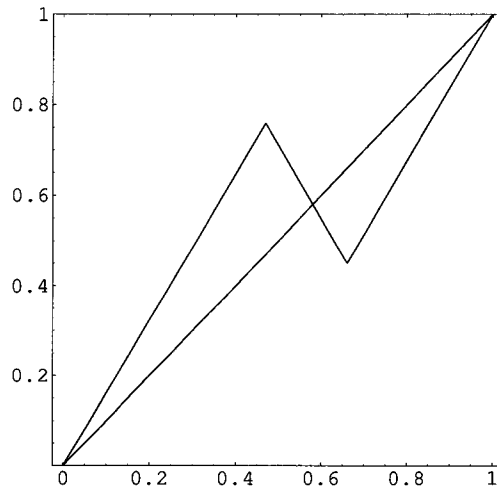


Figura 2.11: Aplicação seccionalmente linear $F_{e,s}$ para $s = ((1 + \sqrt{5})/2)$ e $r = 0.209911\dots$

0.481212....

(A, θ)	$r(\mathcal{F}_{A,\theta,T}^{(2)})$
(1.0905, 0.171948)	0.240802
(1.07111, 0.1888)	0.25
(1.10745, 0.14715)	0.264552
(1.10795, 0.14675)	0.263932
(1.15962, 0.0869)	0.278709
(1.164785, 0.116615)	0.18541
(1.21721, 0.0655)	0.209911
(1.22062, 0.01355)	0.287268
(1.22065, 0.004)	0.303967
(1.22118, 0.0003)	0.309017
(1.2214, 0.001)	0.307829

No contexto dos sistemas excitáveis submetidos a um estímulo periódico, qual o significado deste invariante topológico e o que representa? Esta é uma questão interessante para a qual ainda não temos resposta.

2.4 Tipos de bifurcações de aplicações de FitzHugh-Nagumo no intervalo

A presença de três parâmetros no sistema de FitzHugh-Nagumo conduz a diferentes dinâmicas, cada uma das quais responsável por uma função fisiológica. Para os fisiologistas é desejável ter uma visão global dos diversos comportamentos qualitativos do modelo para diferentes valores dos parâmetros A , θ e T . Tal perspectiva global pode ser proporcionada pelo *diagrama de bifurcação*. Informações adicionais sobre o significado fisiológico de bifurcações que ocorrem no modelo de FitzHugh-Nagumo, podem ser encontradas no livro [Ro Ge Gi 00]. As bifurcações desempenham um papel central no estudo do comportamento qualitativo dos sistemas biológicos. Por exemplo, a ideia de que uma doença possa estar associada a bifurcações na dinâmica dos organismos vivos foi explicitamente sustentada por Mackey e Glass [Ma Gl 77]. Estes autores introduziram o conceito de *doença dinâmica* para denotar dinâmicas anormais nos sistemas fisiológicos associadas com alterações nos seus parâmetros de controle.

Neste parágrafo, descrevemos determinadas bifurcações da família de aplicações bimodais, que aqui denotaremos simplesmente por f . Na teoria do comportamento assintótico de endomorfismos sobre o intervalo, um dos problemas consiste na determinação de *conjuntos limite* para uma aplicação $f : I \rightarrow I$, onde $I = [0, 1]$. O conjunto limite de $x \in I$ é o conjunto dos pontos limite da sucessão $\{f^n(x)\}_{n \in \mathbb{N}}$ (n denota composição sucessiva). Quando estudamos os conjuntos limite de uma aplicação $f : I \rightarrow I$ com a variação de um parâmetro μ , escrevemos $f_\mu(x)$ ou $f(\mu, x)$. São particularmente interessantes os seguintes tipos de órbita:

a) órbita de período 1 ou ciclo de período 1, isto é, um ponto fixo x^* de $f(\mu, x)$ o qual é

uma solução da equação $x = f(\mu, x)$. O ponto fixo é estável se $\left| \frac{\partial f(\mu, x)}{\partial x} \right|_{x^*} < 1$;

- b) órbita de período n ou ciclo de período n . Cada um dos pontos x_i do ciclo de período n é um ponto fixo de $f^n(\mu, x)$, ou seja, $x_i = f^n(\mu, x_i)$, para $i = 0, 1, \dots, n - 1$. A condição de estabilidade é dada por $\left| \frac{\partial f^n(\mu, x_i)}{\partial x} \right| = \prod_{j=0}^{n-1} |f'(\mu, x_j)| < 1$. Esta condição permanece a mesma para todos os pontos x_i da órbita de período n , isto é, todos estes pontos adquirem ou perdem estabilidade simultaneamente.

Do ponto de vista qualitativo, as aplicações podem apresentar vários tipos de comportamento assintótico para diferentes valores dos parâmetros A , θ e T , tais como: estados estacionários, ciclos ou órbitas de diferentes períodos e caos. As mudanças qualitativas de comportamento com a variação de um parâmetro μ são designadas *bifurcações* e os valores do parâmetro para os quais elas ocorrem são chamados *pontos de bifurcação*. Um sistema dinâmico pode então ser pensado em função de um parâmetro de controle. Com efeito, o comportamento dinâmico do sistema pode ser bem diferente se o valor desse parâmetro for alterado. Neste contexto, revela-se importante o estudo de gráficos que representam as iteradas assintóticas das aplicações (que correspondem a órbitas atractivas). Os valores x_i , obtidos pela iteração de $f^n(x)$ quando $n \rightarrow \infty$, são representados como função do parâmetro de controle. O gráfico da Fig. 2.12 representa as órbitas atractivas da família de aplicações bimodais como função do parâmetro T (ciclo de forçamento) para $A = 1.1$ e $\theta = 0.1$.

Estes resultados numéricos conduzem a questões pertinentes sobre o estudo analítico da dinâmica. O nosso propósito é identificar tipos de bifurcação que podem ocorrer com a variação de cada um dos parâmetros. Primeiramente, consideremos a variação do parâmetro T , quando T decresce de 1.25 a 0.2. Atendendo a que as aplicações de re-

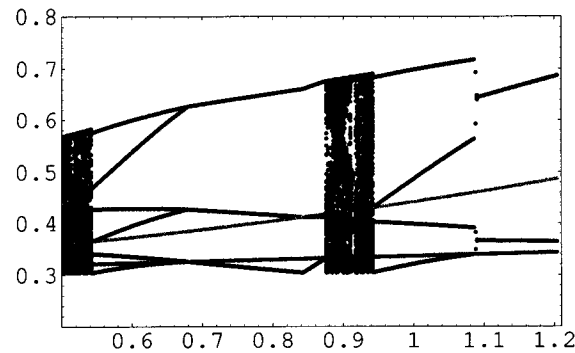


Figura 2.12: Imagens pela aplicação de retorno do ponto inicial $x_0 = 0.5$ em função do parâmetro T , para $\theta = 0.1$ e $A = 1.1$. As duas linhas cinzentas representam a evolução dos pontos críticos c_1 e c_2 em função do parâmetro.

torno são construídas calculando as trajectórias de pontos no intervalo $[0, 1]$, descrevemos o comportamento qualitativo fazendo referência a argumentos numéricos e gráficos.

A família de aplicações é contínua e seccionalmente diferenciável (a derivada não está definida nos pontos críticos). Nestes pontos a *derivada à esquerda*, $\frac{d}{dx}f_-$, e a *derivada à direita*, $\frac{d}{dx}f_+$, de f não têm o mesmo valor.

Os pontos de bifurcação que correspondem a órbitas periódicas são particularmente interessantes para o estudo da dinâmica, pelo que serão objecto da nossa atenção.

Sejam $f^n(\mu, x^*) = x^*$ e n o menor inteiro para o qual esta igualdade é verdadeira. Então, dizemos que x^* é periódico com *período primitivo* n . A teoria local da bifurcação permite-nos atribuir um índice de estabilidade (s para estável, u para instável) a pontos, consoante o valor absoluto de $\frac{d}{dx}f^n(\mu, x^*) = \lambda(x^*)$ é menor ou maior do que 1.

Numa primeira instância, de entre as diferentes bifurcações que podem ocorrer quando T decresce de 1.25 a 0.2, destacamos a *bifurcação de duplicação do período (BDP)* em $T = 1.094\dots$ (Fig. 2.13).

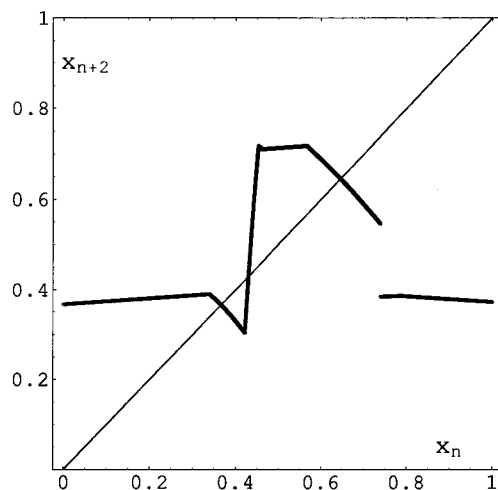


Figura 2.13: Aplicação iterada de segunda ordem para $(A, \theta, T) = (1.1, 0.1, 1.094\dots)$.

Estas aplicações não experimentam uma sucessão de bifurcações de duplicação do período conducentes ao caos. Não observamos a cascata de duplicação de período nas janelas periódicas como é característico da família das aplicações quadráticas $x_{n+1} = ax_n(1 - x_n)$. Para detalhes adicionais sobre a bifurcação de duplicação de período, veja-se a referência [Gu 77]. Em $T = 1.0$, o atrator é uma órbita de período 4, como indicado pelos quatro ramos no diagrama da Fig. 2.12. O estudo da estabilidade de uma órbita pode ser realizado reduzindo o problema à análise da estabilidade de um ponto fixo. O gráfico da aplicação iterada de quarta ordem (Fig. 2.14) encerra informações geométricas úteis sobre a estabilidade da órbita de período 4.

Os quatro pontos fixos nos quais o declive da aplicação tem valor absoluto menor do que 1 correspondem a uma órbita estável de período 4. Em contraste, o declive é maior do que 1 nos restantes pontos fixos (uma órbita de período 1 e uma órbita de período 2).

A Fig. 2.15 representa um diagrama de bifurcação parcial da aplicação de retorno.

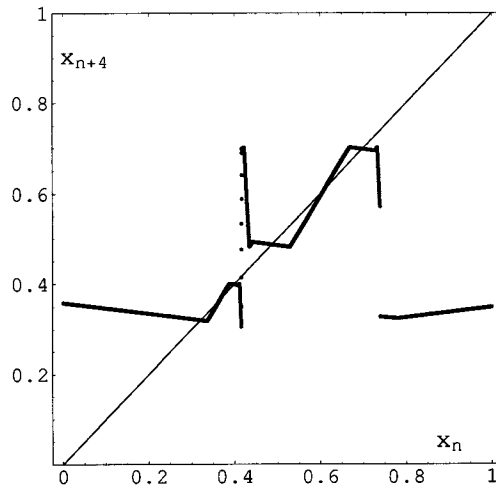


Figura 2.14: Aplicação iterada de quarta ordem para $(A, \theta, T) = (1.1, 0.1, 1)$.

Com o decréscimo de T , é criado um par de órbitas repulsivas em $T = t_2$. O gráfico da aplicação iterada de quarta ordem contribui para uma melhor compreensão do nascimento destas órbitas. Denominamos este tipo de bifurcação por *bifurcação sela-nó instável-instável* (BSN_{uu}). Na literatura a bifurcação sela-nó é também designada por *bifurcação tangente*, [Gu Ho 83].

A Fig. 2.16 e a Fig. 2.17 representam um esboço da aplicação iterada de quarta ordem e surgem com o propósito de facilitar a análise da estabilidade dos pontos fixos quando $T = t_2$ e $T = t_1$, respectivamente.

Realçamos a criação de pares de órbitas repulsivas em $T = t_2$ e a ocorrência de uma *bifurcação sela-nó invertida estável-instável* ($BSNI_{su}$) em $T = t_1$, isto é, a destruição de pares de órbitas estável-instável. O caso de estabilidade marginal nos pontos fixos onde a função não é diferenciável requer uma reflexão especial. Esta situação acontece para um valor fixo do parâmetro μ^* . A mudança no número e estabilidade de soluções tem lugar

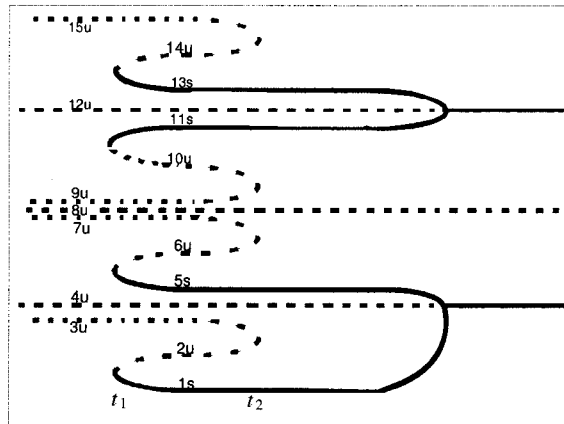


Figura 2.15: Esboço (não à escala) do diagrama de bifurcação das aplicações f para $A = 1.1$, $\theta = 0.1$ e $T \in (0.94\dots, 1.25\dots)$. É atribuído um rótulo de estabilidade: s para *estável*, u para *instável*. Destacam-se dois valores especiais de T : $t_1 = 0.942318\dots$ e $t_2 = 0.94883\dots$

em $\mu = \mu^*$.

Seguidamente, descrevemos os dois tipos de bifurcações referidas: a *bifurcação sela-nó instável-instável* e a *bifurcação sela-nó invertida estável-instável*.

Consideremos apenas as aplicações $f(\mu, x)$, com $\mu = T$. Todavia, a descrição que se segue é válida para as aplicações $f(A, x)$ e $f(\theta, x)$. Como é ilustrado na Fig. 2.16 (veja-se em paralelo a Fig. 2.15), nos pontos fixos definidos pelos pares de segmentos $(2u, 3u)$, $(6u, 7u)$, $(9u, 10u)$ e $(14u, 15u)$, temos para $\mu^* = t_2$:

1. $f^n(\mu^*, x^*) = x^*$;
2. $\left| \frac{\partial}{\partial x} f_-^n(\mu^*, x^*) \right| > 1$ e $\left| \frac{\partial}{\partial x} f_+^n(\mu^*, x^*) \right| > 1$.

Quando $\mu = T \in (t_1, t_2)$, a linha diagonal intersecta todos os segmentos do gráfico. Mais precisamente, existe uma pequena região no plano μx centrada em (μ^*, x^*) , $\{(\mu, x) : \mu^* - \eta < \mu < \mu^* + \eta \text{ e } x^* - \varepsilon < x < x^* + \varepsilon, \eta, \varepsilon > 0\}$, com as seguintes propriedades que

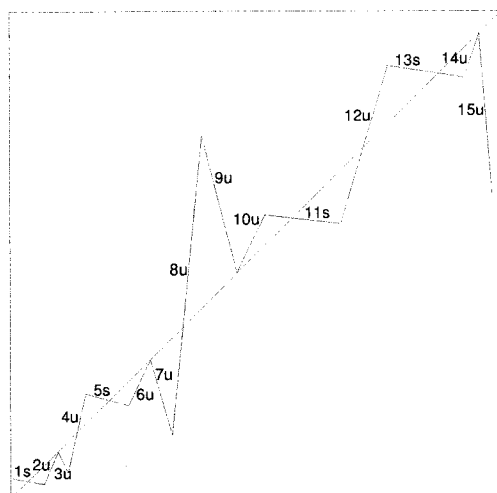


Figura 2.16: Esboço da aplicação iterada de quarta ordem para $T = t_2$.

dizem respeito a $\mu^* = t_2$ e aos pontos fixos citados:

- i) se $\mu \in (t_2, t_2 + \eta)$, então $f^n(\mu, x)$ não tem pontos fixos em $(x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon)$;
- ii) se $\mu \in (t_2 - \eta, t_2)$, então $f^n(\mu, x)$ tem dois pontos fixos em $(x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon)$, ambos repulsivos.

Esta bifurcação é chamada *bifurcação sela-nó instável-instável*. Saliente-se que este tipo de bifurcação não ocorre para as aplicações diferenciáveis, pois a derivada em cada ponto de tangência seria igual a 1.

Na Fig. 2.17, nos pontos fixos definidos pelos pares de segmentos $(1s, 2u)$, $(5s, 6u)$, $(10u, 11s)$ e $(13s, 14u)$, temos para $\mu^* = t_1$:

1. $f^n(\mu^*, x^*) = x^*$;
2. $|\frac{\partial}{\partial x} f_-^n(\mu^*, x^*)| < 1$ e $|\frac{\partial}{\partial x} f_+^n(\mu^*, x^*)| > 1$ ou $|\frac{\partial}{\partial x} f_-^n(\mu^*, x^*)| > 1$ e $|\frac{\partial}{\partial x} f_+^n(\mu^*, x^*)| < 1$.

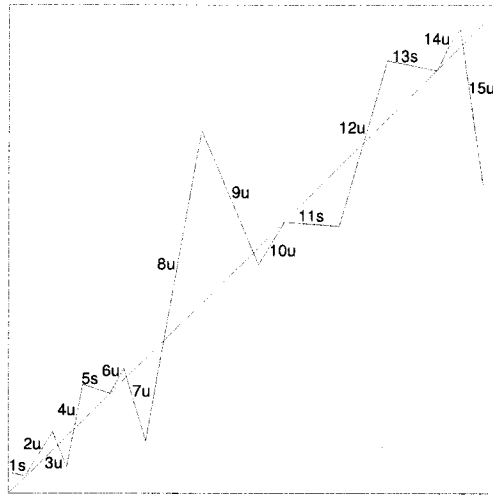


Figura 2.17: Esboço da aplicação iterada de quarta ordem para $T = t_1$.

Quando $\mu = T < t_1$, a linha diagonal não intersecta aqueles pares de segmentos. Existe uma pequena região no plano μx centrada em (μ^*, x^*) , $\{(\mu, x) : \mu^* - \eta < \mu < \mu^* + \eta \text{ e } x^* - \varepsilon < x < x^* + \varepsilon, \eta, \varepsilon > 0\}$, com as seguintes propriedades respeitantes a $\mu^* = t_1$ e aos pontos fixos assinalados:

- i) se $\mu \in (t_1 - \eta, t_1)$, então $f^n(\mu, x)$ não tem pontos fixos em $(x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon)$,
- ii) se $\mu \in (t_1, t_1 + \eta)$, então $f^n(\mu, x)$ tem dois pontos fixos em $(x^* - \varepsilon, x^* + \varepsilon)$, um atractivo e um repulsivo.

Esta bifurcação é designada *bifurcação sela-nó invertida estável-instável*.

As Figs. 2.18 - 2.21 mostram exemplos de representações no plano de fases e variações do potencial v com o tempo, com o propósito de ilustrar alterações protagonizadas por bifurcações.

É importante notar que a estrutura de bifurcações descrita é comum aos diagramas de

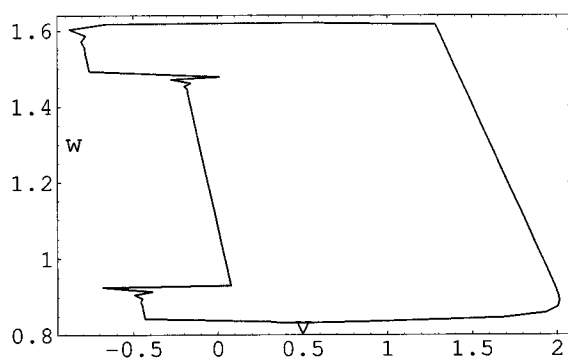


Figura 2.18: Solução do sistema singular no plano de fases para $(A, \theta, T) = (1.1, 0.1, 1.1)$.

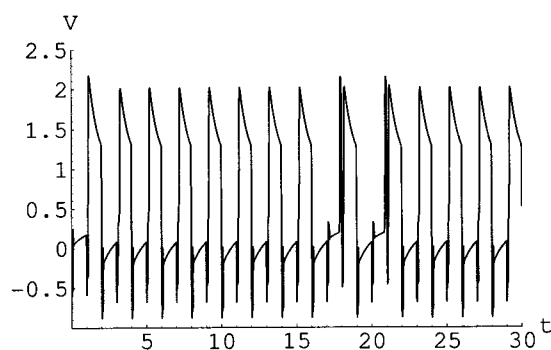


Figura 2.19: Variação da componente v da solução do sistema singular com o tempo para $(A, \theta, T) = (1.1, 0.1, 1.1)$.

bifurcação dos três parâmetros A , θ e T . De facto, as bifurcações apresentadas ocorrem quando construímos o diagrama de bifurcação como uma função de A e como uma função de θ (Fig. 2.22 e Fig. 2.23).

Este apontamento constitui uma contribuição para uma descrição detalhada das alterações qualitativas do comportamento das aplicações de FitzHugh-Nagumo bimodais no intervalo.

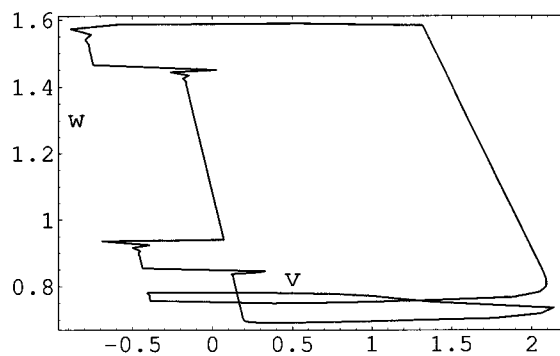


Figura 2.20: Solução do sistema singular no plano de fases para $(A, \theta, T) = (1.1, 0.1, 0.942318\dots)$.

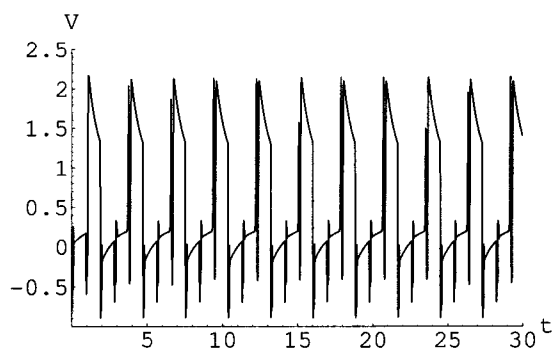


Figura 2.21: Variação da componente v da solução do sistema singular com o tempo para $(A, \theta, T) = (1.1, 0.1, 0.942318\dots)$.

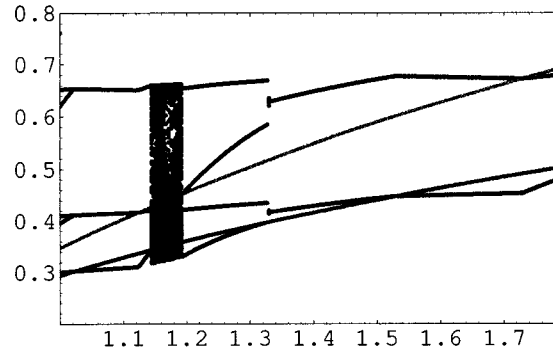


Figura 2.22: Imagens pela aplicação de retorno do ponto inicial $x_0 = 0.5$ em função do parâmetro A , para $\theta = 0.1$ e $T = 0.8$. As duas linhas cinzentas representam a evolução dos pontos críticos c_1 e c_2 em função do parâmetro.

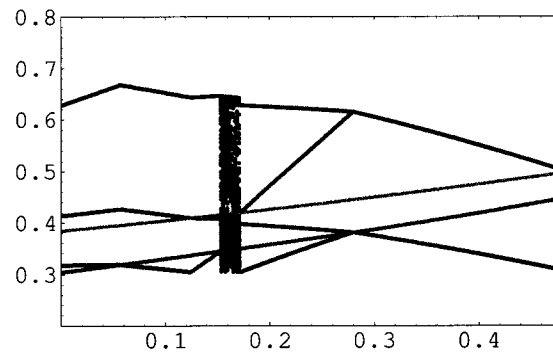


Figura 2.23: Imagens pela aplicação de retorno do ponto inicial $x_0 = 0.5$ em função do parâmetro θ , para $A = 1.1$ e $T = 0.8$. As duas linhas cinzentas representam a evolução dos pontos críticos c_1 e c_2 em função do parâmetro.

Capítulo 3

Um estudo de arritmias de baixa dimensão

Os ritmos fisiológicos complexos têm uma presença indelével nos organismos vivos. Estes ritmos resultam de mecanismos biológicos não-lineares interactuando com um meio sujeito a flutuações constantes. As técnicas matemáticas e físicas combinadas com os estudos médicos e fisiológicos estão a transformar o nosso entendimento dos ritmos da vida [Wi 80].

A análise da estimulação periódica de osciladores biológicos compreende aspectos fisiológicos e matemáticos não triviais, continuando a suscitar entusiasmo e a ser objecto de uma investigação científica activa.

A compreensão dos princípios da estimulação periódica de osciladores biológicos envolve dois conceitos intimamente relacionados: fase (*phase*) e reposição de fase (*phase resetting*). A fase, ϕ , de um oscilador é uma medida que caracteriza o ciclo da oscilação. Devido à periodicidade das oscilações, é usual representar as fases do ciclo como um ponto no círculo. O termo *reposição de fase* diz respeito a uma alteração de fase induzida pela aplicação de um estímulo. Em muitas circunstâncias, e em particular, em situações envolvendo forçamento periódico de osciladores não-lineares, a dinâmica pode ser descrita

por um endomorfismo não linear sobre o círculo unitário. Estas funções, muitas vezes designadas por *aplicações na circunferência*, têm vindo a desempenhar um papel importante na descrição da dinâmica de osciladores submetidos a um breve estímulo pulsátil periódico. As preparações experimentais são desenvolvidas com o propósito de proporcionarem análises detalhadas dos efeitos de estímulos eléctricos no coração ([Gu 81] and [Gl 84A]).

Uma das principais motivações para estudar *in vitro* a resposta de osciladores cardíacos sujeitos a um estímulo periódico, reside na necessidade de construir modelos matemáticos para ritmos normais e patológicos (arritmias), que se sabe ocorrerem nos corações humanos. Em rigor, uma arritmia cardíaca designa qualquer irregularidade ou desigualdade das contracções do coração relativamente a uma periodicidade estrita. Por outras palavras, sempre que o coração se afasta do ritmo certo diz-se que há uma arritmia. Neste sentido, todos os seres humanos sofrem constantemente de arritmias, pois o batimento cardíaco normal não é rigorosamente periódico. Várias doenças podem desencadear arritmias, assim como factores emocionais. Os batimentos perdem o compasso de diversas maneiras. a bradicardia ocorre quando o coração passa a bater menos de 60 vezes por minuto, podendo ficar lento ao ponto de parar. Na taquicardia chegam a acontecer mais de 100 batimentos nesse mesmo período.

O batimento cardíaco corresponde a uma contracção do miocárdio que é estimulado por um evento eléctrico, ocorrendo cerca de uma vez por segundo, durante o qual cada célula no coração experimenta um potencial de acção (durando aproximadamente 300 ms) coordenado por uma onda de actividade eléctrica. O sistema de condução do coração (Fig. 3.1) compreende duas partes: o nodo sino-atrial e o conjunto atrioventricular (no qual se

destinguem o nodo atrioventricular, o feixe atrioventricular ou feixe de His, os ramos do feixe atrioventricular e as fibras de Purkinje):

- a) nodo sino-atrial (nodo SA) - considerado o centro de comando do coração onde é gerado o impulso rítmico normal. É uma pequena faixa de músculo em forma de elipsóide ($14 \times 3 \times 1$ mm) localizado na parede superior da aurícula direita ao lado da entrada da veia cava superior. Esta secção do tecido nodal é também referida como o *pacemaker* normal do coração. Constitui-se de uma rede de fibras musculares cardíacas especializadas responsáveis pela origem das contracções do coração. Qualquer potencial de acção que aqui aconteça propaga-se imediatamente ao músculo cardíaco;
- b) nodo atrioventricular (nodo AV) - é constituído por fibras musculares especializadas que retardam o impulso antes de passar para os ventrículos;
- c) feixe atrioventricular (feixe AV) - conduz o impulso do nodo atrioventricular para os ventrículos;
- d) ramos do feixe atrioventricular (ramos do feixe AV) - estabelecem a ligação entre o feixe atrioventricular e as fibras de Purkinje;
- e) fibras de Purkinje - conduzem o impulso a todas as regiões dos ventrículos.

O electrocardiograma (ECG) é um meio de avaliação clínica do batimento cardíaco que constitui o registo das alterações de potencial eléctrico que ocorrem durante a despolarização e repolarização do coração. Um ritmo caótico sugere a presença de uma arritmia, a qual pode ter consequências muito graves.

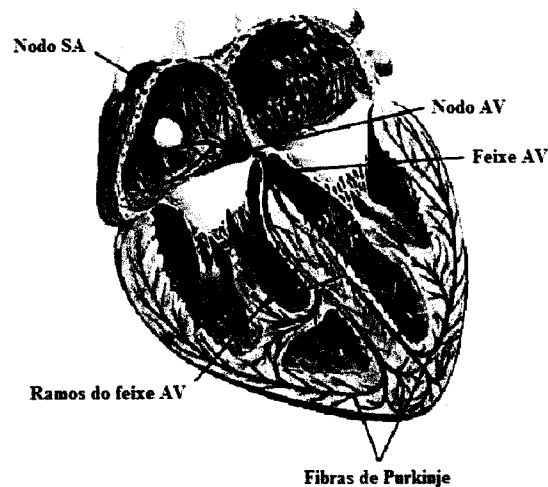


Figura 3.1: Sistema de condução e excitação nervosa do coração.

As arritmias que envolvem células singulares ou pequenas coleções de células e que não dependem da disposição espacial dessas mesmas células para existirem, são denominadas *aritmias de dimensão zero*. O estudo matemático destas arritmias compreende a utilização de elementos da teoria dos sistemas dinâmicos (especificamente a análise de aplicações unidimensionais) para caracterizar e quantificar a sua complexidade.

3.1 O modelo

A presença de uma perturbação no nó sino-atrial pode ser representada considerando a aplicação de um breve estímulo num oscilador. É neste contexto que surge a necessidade de construir um modelo matemático para a estimulação periódica de osciladores biológicos não lineares. Para ilustrar um processo que conduz a este modelo, consideremos uma coleção de células que disparam quando são excitadas, o que acontece se o potencial atingir um limiar. Mais precisamente, suponhamos que existe uma actividade a variar com o tempo,

$v(t)$, a qual pode representar o potencial da membrana, e um limiar oscilante $\theta(t)$, dado por

$$\theta(t) = 1 + A \sin(2\pi t),$$

onde $0 \leq A < 1$. A actividade $v(t)$ decresce linearmente, com declive $-m$ ($m \in \mathbb{R}^+$), até zero e depois retorna ao valor do limiar e repete todo o processo (Fig. 3.2).

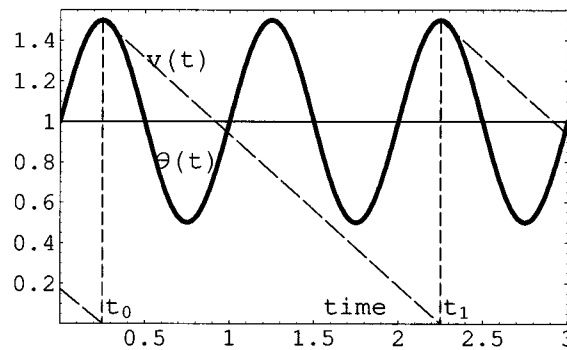


Figura 3.2: Representação das funções $\theta(t)$ e $v(t)$ envolvidas na construção do modelo (3.1).

Seja t_n o instante em que a oscilação tem o valor do limiar pela n -ésima vez. Então

$$m = \frac{\theta(t_n)}{t_{n+1} - t_n}$$

$$m(t_{n+1} - t_n) = \theta(t_n)$$

$$m(t_{n+1} - t_n) = 1 + A \sin(2\pi t_n).$$

Portanto, os sucessivos instantes nos quais a actividade atinge o limiar são determinados iterativamente por

$$t_{n+1} = t_n + \frac{1}{m} + \frac{A}{m} \sin(2\pi t_n)$$

com $\frac{1}{m} > \frac{A}{m}$. Se $\phi_n = t_n \pmod{1}$, obtemos a aplicação na circunferência

$$\phi_{n+1} = \phi_n + \frac{1}{m} + \frac{A}{m} \sin(2\pi\phi_n) \pmod{1}. \quad (3.1)$$

Esta aplicação na circunferência dependente de dois parâmetros foi proposta como modelo matemático para oscilações não-lineares periodicamente forçadas, em particular para a relação de frequência (*frequency-locking*) no coração (ver, por exemplo, [Be 83], [Gl 83], [Gl 82A], [Gl 84A] and [Pe 82]).

Seguidamente, são apresentadas novas propriedades que desvendam pormenores interessantes sobre a aplicação (3.1). Este estudo integra o artigo [Du Si Ra B].

3.2 Invariantes topológicos e dinâmica isentrópica

Consideremos a família de endomorfismos $f_{A,m}$ sobre a circunferência unitário, uma restrição da aplicação (3.1) à sua região invariante

$$\phi_{n+1} = f_{A,m}(\phi_n) = \phi_n + \frac{1}{m} + \frac{A}{m} \sin(2\pi\phi_n) \pmod{1}, \quad (A, m) \in \Omega,$$

com $\Omega \in \mathbb{R}^2$ o subconjunto do espaço dos parâmetros para o qual a região invariante da aplicação (3.1) tem três intervalos de monotonia e dois pontos críticos c_1 e c_2 (c_1 o máximo relativo e c_2 o mínimo relativo). No nosso estudo consideramos

$$\Omega = \{(A, m) \in \mathbb{R}^2 : f_{A,m}(c_1) > c_2 \text{ e } f_{A,m}(f_{A,m}(c_1)) < f_{A,m}(c_1) \text{ e } f_{A,m}(c_2) < c_1 \text{ e } f_{A,m}(f_{A,m}(c_2)) > f_{A,m}(c_2)\}.$$

A região Ω é apresentada na Fig. 3.3. A Fig. 3.4 mostra o gráfico de uma aplicação da família $f_{A,m}$.

Começemos por considerar a entropia topológica (tendo em atenção o exposto na subsecção 1.2.2 do primeiro capítulo).

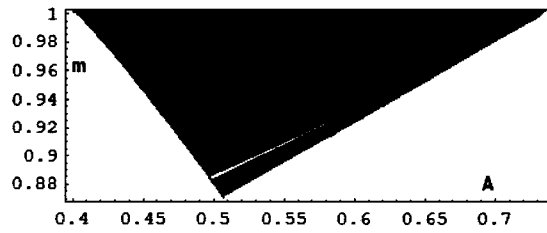


Figura 3.3: Região Ω do espaço dos parâmetros.

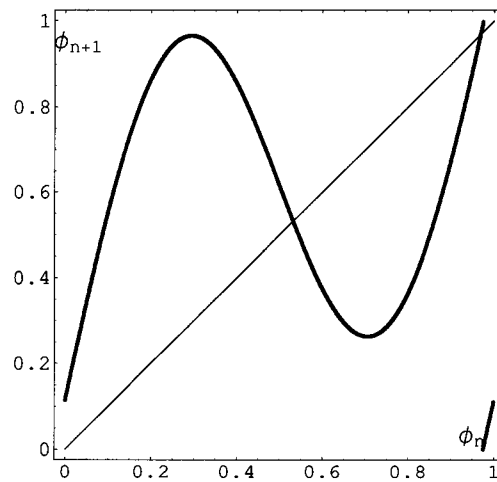


Figura 3.4: Aplicação da família $f_{A,m}$ para $A = 0.5194\dots$ e $m = 0.8973\dots$.

A Fig. 3.5 exhibe a variação da entropia topológica, $h_t(f_{A,m})$, para certos pontos $(A, m) \in \Omega$, em que m é fixo e se varia A . Para estes valores dos parâmetros o gráfico apresentado sugere que o invariante h_t é crescente com A , permitindo uma diferenciação quantitativa da complexidade das órbitas caóticas.

Estamos na presença de aplicações bimodais e, por conseguinte, é natural explorar a possível ocorrência de dinâmicas isentrópicas. Na verdade, este modelo permite a identificação geométrica de um conjunto de nível da entropia definido analiticamente em Ω .

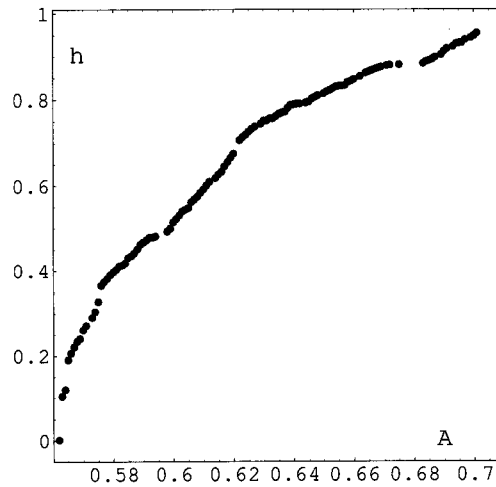


Figura 3.5: Variação da entropia topológica para $A \in [0.561, 0.701]$ e $m = 1$.

Como sabemos, não é fácil encontrar curvas parametrizadas correspondentes a aplicações de igual entropia.

Denotemos por Λ_2 o subconjunto de Ω , ao qual correspondem as aplicações da família $f_{A,m}$ com número de crescimento $s = 2$, isto é, Λ_2 é o conjunto de nível da entropia para $h_t(f_{A,m}) = \log_e 2$.

Seja $f_{A,m}$ uma aplicação com invariante de kneading $\mathcal{K}(f_{A,m}) = (P, Q)$. Como estabelecido em [Ma Se SR 03], as seguintes condições são equivalentes

- (i) $(A, m) \in \Lambda_2$
- (ii) $f_{A,m}^2(c_1) = f_{A,m}^2(c_2)$
- (iii) $\sigma(P) = \sigma(Q)$.

Portanto, as aplicações da família $f_{A,m}$ satisfazendo a equação $f_{A,m}^2(c_1) = f_{A,m}^2(c_2)$ têm entropia topológica $\log_e 2$. A curva Λ_2 é mostrada na Fig. 3.6. O diagrama de bifurcação da Fig. 3.7 representa o comportamento assintótico das órbitas, para diferentes pares

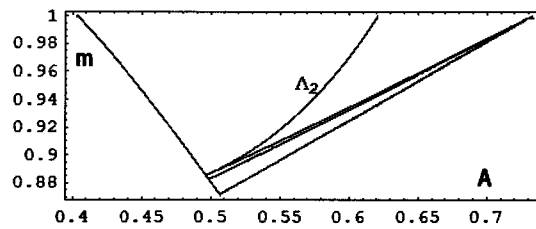


Figura 3.6: A região Ω do espaço dos parâmetros com o conjunto de nível isentrópico Λ_2 .

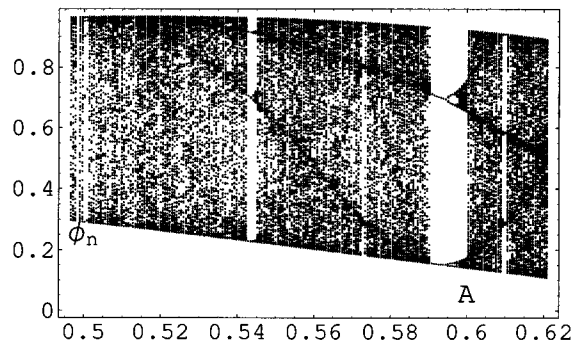


Figura 3.7: Diagrama de bifurcação para ϕ_n como função de A , com $(A, m) \in \Lambda_2$.

$(A, m) \in \Lambda_2$, em função do parâmetro A .

As aplicações isentrópicas apresentadas escondem uma estrutura ordenada que podemos descortinar com a caracterização do invariante topológico r .

Como sabemos, o cálculo deste invariante pode ser efectuado atendendo ao algoritmo apresentado na subsecção 1.2.3 do primeiro capítulo (ver exemplo de aplicação na secção 2.3 do segundo capítulo). No entanto, para o estudo do conjunto de nível de entropia Λ_2 , existem fórmulas práticas para calcular o parâmetro $e(f)$, dado o invariante de *kneading* (veja-se [Ma Se SR 03]). Mais precisamente, consideremos uma aplicação f satisfazendo $s(f) = 2$, com invariante de *kneading* finito $\mathcal{K}(f) = (S, T)$ tal que $|S| = n + 1$ ($|S|$

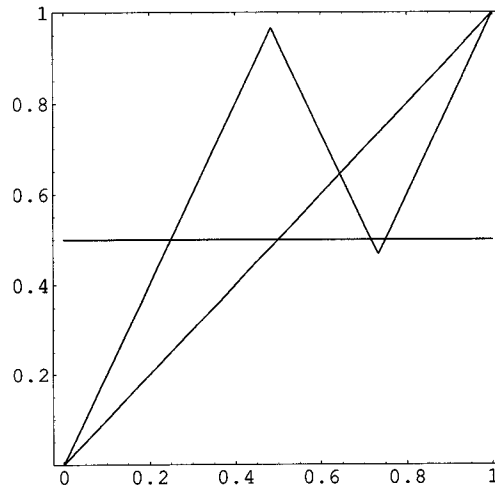


Figura 3.8: Aplicação seccionalmente linear $F_{e,s}$ para $s = 2$ e $r = 0.43333\dots$

representa o número de símbolos da sequência finita S). Seja

$$\zeta(S, T) = \rho(S)(2^{n-1} + \sum_{k_i} (-1)^i 2^{n-k_i}),$$

com $1 \leq k_i \leq n$ os inteiros tais que $S_{k_i} = M$ (quando não existe k_i tal que $S_{k_i} = M$, temos $\zeta(S, T) = 2^{n-1}\rho(S)$) e

$$\xi(S, T) = \sum_{n_i} \rho(\sigma^{n_i}(S))2^{n-n_i},$$

com $1 \leq n_i \leq n$ os inteiros tais que $S_{n_i} = R$. Atendendo a [Ma Se SR 03], o valor de $e(f)$ é dado por

$$e(f) = \frac{4\xi(S, T)}{4\zeta(S, T) - 1} \text{ se } S = S_1\dots S_n A$$

e

$$e(f) = \frac{4\xi(S, T) + 1}{4\zeta(S, T) - 1} \text{ se } S = S_1\dots S_n B.$$

O exemplo seguinte ilustra a aplicação destas fórmulas no cálculo do invariante topológico

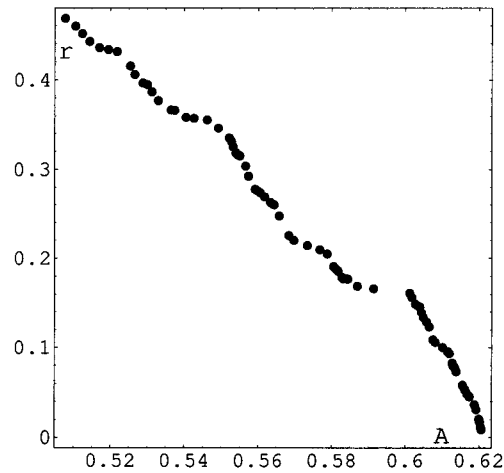


Figura 3.9: Variação do invariante topológico $r(f_{A,m})$ com A , para $(A, m) \in \Lambda_2$.

r para as funções $f_{A,m}$, com $(A, m) \in \Lambda_2$. A Fig. 3.9 e a Fig. 3.10 mostram a variação do invariante topológico r com cada um dos parâmetros A e m , para $(A, m) \in \Lambda_2$.

Exemplo 8 Consideremos a aplicação da Fig. 3.4 e o correspondente par de kneading bimodal $\mathcal{K} = (RRRB, LRRB)$. Neste caso temos $s = 2$ (ver [Ma Se SR 03]) e $|S| = n + 1 = 4$. O par de kneading determina $\zeta(S, T) = 4$ e $\xi(S, T) = 7$. Por conseguinte,

$$e = \frac{4\xi(S, T) + 1}{4\zeta(S, T) - 1} = \frac{29}{15}$$

e

$$r = \frac{29}{15} - \frac{3}{2} = 0.43333\dots$$

Nestas condições, f é caracterizada por

$$s = 2 \quad e \quad r = 0.43333\dots$$

A aplicação seccionalmente linear semi-conjugada associada ao par the kneading $(RRRB, LRRB)$

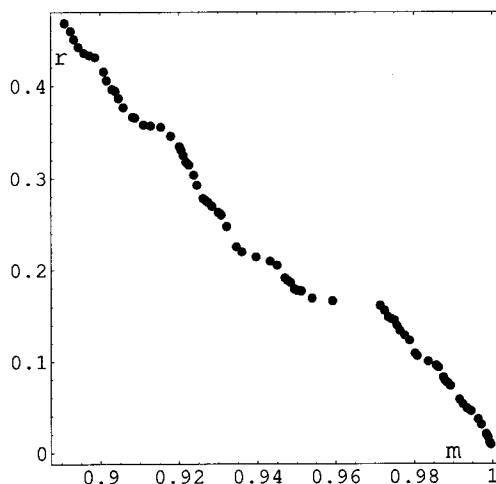


Figura 3.10: Variação do invariante topológico $r(f_{A,m})$ com m , para $(A, m) \in \Lambda_2$.

é apresentada na Fig. 3.8. Os correspondentes valores dos parâmetros para a aplicação bimodal $f_{A,m}$ são $A = 0.5194\dots$ e $m = 0.8973\dots$

Os resultados numéricos apresentados revelam pormenores da dinâmica de uma aplicação dependente de dois parâmetros que foi proposta como modelo matemático para oscilações não-lineares periodicamente forçadas, em particular para a relação de frequência (*phase-locking*) no coração. De facto, a família de aplicações $f_{A,m}$ exhibe entropia topológica positiva, o que significa que sob determinadas condições o ritmo do coração tem uma natureza caótica. Este comportamento denuncia a existência de arritmias patológicas.

Facilmente se compreende como é interessante ter a possibilidade de exibir uma curva isentrópica parametrizada. A cada ponto da curva Λ_2 estudada, ou seja, a cada aplicação isentrópica corresponde um só valor do invariante r . Em termos da dinâmica cardíaca, qual é o significado fisiológico desta grandeza? Ainda não dispomos de elementos que permitam responder a esta questão.

Capítulo 4

Modelos biofísicos para o comportamento “explosivo” em células excitáveis

Muitas células exibem um comportamento complexo caracterizado por uma actividade oscilatória rápida intercalada com períodos de relativa quietude, durante os quais o potencial da membrana varia lentamente. Na literatura de língua inglesa esta actividade é designada por *bursting activity* ou *bursting behavior*. Na comunidade científica portuguesa, o termo *burst* é usualmente traduzido por explosão, geralmente entre aspas, usando-se harmoniosamente termos como: neurónios “explosivos”, comportamento “explosivo” ou actividade “explosiva”, entre outros. De facto, trata-se de uma descarga de alta frequência de pontas (*spikes*) de potencial (normalmente entre 20 a 100 impulsos por segundo). Em contraste, os electroencefalografistas portugueses atribuem a designação de actividade ou comportamento por pontas (*spiking behavior*), para fazer referência à mais habitual descarga dos neurónios por impulsos de ponta menos frequentes, ou mesmo a fenómenos similares detectados no electroencefalograma (que denunciam a existência de uma epilepsia).

A emergência de uma interpretação elegante do comportamento “explosivo”, em termos dos sistemas dinâmicos não-lineares, constitui uma das histórias recentes de sucesso em fisiologia matemática. No entanto, a dinâmica dos modelos para o comportamento “explosivo” não está completamente descrita.

O comportamento “explosivo” é crucial e tem uma presença ubíqua nos sistemas fisiológicos e físicos, especialmente nos sistemas neuronais, onde desempenha um papel decisivo no processamento de informação (ver [Li 97], [Iz 00], [Iz 02] e [Iz 03]).

A actividade caótica das células “explosivas” tem suscitado problemas matemáticos interessantes e intrigantes a vários níveis, incluindo o desenvolvimento de modelos biofísicos pormenorizados que descrevem a dinâmica de eventos não-lineares responsáveis pela variação de correntes iónicas através da membrana celular. Os estudos numéricos de tal actividade neuronal são usualmente baseados ou em modelos iónicos realistas ou em modelos fenomenológicos.

Os modelos iónicos propostos para a célula individual são concebidos para reproduzir os mecanismos fisiológicos da membrana, com os parâmetros e funções resultantes dos dados experimentais. Estes modelos são normalmente constituídos por várias equações diferenciais não-lineares. A não-linearidade, conjugada com a elevada dimensão do espaço de fases, constitui um obstáculo significativo para o entendimento do comportamento dinâmico de tais sistemas [Ho Hu 52]. A complexidade das equações esconde mecanismos importantes.

Os modelos fenomenológicos são construídos com o propósito de apreender características qualitativas importantes do comportamento neuronal, com uma complexidade mínima do modelo.

Na sequência destas considerações são estudados modelos biofísicos para o comportamento “explosivo” em células excitáveis. Deste trabalho resultou a elaboração dos artigos [Du Si Ra C], [Du Si Ra D] e [Du Si Ra E].

4.1 Dois modelos biofísicos clássicos

Os modelos polinomiais que reproduzem as características qualitativas importantes da dinâmica das células “explosivas”, estão relacionados com os modelos iônicos como o modelo de FitzHugh-Nagumo está relacionado com as equações de Hodgkin-Huxley: são fenomenológicos por natureza e baseados no princípio de que o comportamento qualitativo subjacente a modelos biofísicos pode ser reproduzido por um modelo mais simples envolvendo apenas polinômios.

Com o propósito de isolar os aspectos essenciais da dinâmica “explosiva”, foram propostos sistemas que contêm apenas três variáveis dinâmicas. De facto, o estudo dos mecanismos e princípios dinâmicos subjacentes ao comportamento “explosivo” é difícil de empreender sem estudos numéricos de modelos de baixa dimensão.

Neste parágrafo, concentramos a nossa atenção na análise do comportamento dinâmico de dois modelos clássicos na literatura, que reproduzem comportamento “explosivo” caótico:

- a) o modelo iônico de Chay para as oscilações “explosivas” que caracterizam as células β , produtoras de insulina no pâncreas [Ch 85];
- b) o modelo fenomenológico de Hindmarsh-Rose [Hi Ro 84].

Estes modelos têm a forma de um sistema autónomo de três equações a três variáveis

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f_1(x, y, z) \\ \frac{dy}{dt} = f_2(x, y, z) \\ \frac{dz}{dt} = f_3(x, y, z) \end{cases} \quad (4.1)$$

Para chegar a um entendimento mais profundo destes sistemas, revela-se pertinente o estudo de aplicações no intervalo que incorporem as propriedades dinâmicas mais importantes dos atractores. Mais precisamente, veremos como o cálculo da entropia topológica de aplicações unimodais nos permite identificar diferentes estados de complexidade, com a variação de determinados parâmetros de controle.

Por razões de simplicidade e clareza, descrevemos brevemente alguns aspectos importantes da dinâmica referidos em trabalhos anteriores (para uma informação mais detalhada ver [Ch 85] e [Hi Ro 84]).

4.1.1 O modelo de Chay para as células pancreáticas β

Um dos primeiros modelos para o comportamento “explosivo” foi proposto por Atwater *et al.* [At 80]. A construção deste modelo baseou-se em dados experimentais extensivos e procurava incorporar os mecanismos celulares mais importantes que se pensava estarem na origem de tal comportamento complexo. Seguindo este trabalho experimental, Chay e Keizer desenvolveram um modelo matemático para o comportamento iónico e eléctrico das células β , responsáveis pela produção de insulina e localizadas nas ilhas de Langherhans do pâncreas [Ch 83]. Chay reduziu o modelo a três variáveis [Ch 85], no contexto do modelo geral (4.1), apresentado anteriormente. O modelo de Chay para as células β foi muito recentemente estudado usando métodos qualitativos para sistemas de equações diferenciais singularmente perturbados [Me 05].

Os eventos iónicos das membranas excitáveis podem ser representados pelo seguinte

sistema

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = g_I^* m_\infty^3 h_\infty (V_I - V) + g_{K,V}^* n^4 (V_K - V) + g_{K,C}^* \frac{C}{1+C} (V_K - V) + g_L^* (V_L - V) \\ \frac{dn}{dt} = (n_\infty - n)/\tau_n \\ \frac{dC}{dt} = \rho(m_\infty^3 h_\infty (V_C - V) - k_C C) \end{cases}$$

onde

$$\alpha_m = 0.1(25 + V)/(1 - \exp(-0.1V - 2.5))$$

$$\beta_m = 4 \exp(-(V + 50)/18)$$

$$m_\infty = \alpha_m / (\alpha_m + \beta_m)$$

$$\alpha_h = 0.07 \exp(-0.05V - 2.5)$$

$$\beta_h = 1/(1 + \exp(-0.1V - 2))$$

$$h_\infty = \alpha_h / (\alpha_h + \beta_h)$$

$$\alpha_n = 0.01(20 + V)/(1 - \exp(-0.1V - 2))$$

$$\beta_n = 0.125 \exp(-(V + 30)/80)$$

$$n_\infty = \alpha_n / (\alpha_n + \beta_n)$$

$$\tau_n = 1/((\alpha_n + \beta_n)230).$$

Uma membrana excitável contém, entre muitas outras estruturas, canais dependentes da voltagem que permitem a entrada na célula de iões Na^+ e iões Ca^{2+} , canais de K^+ dependentes da voltagem que permitem a saída de iões K^+ do meio intracelular e canais de K^+ dependentes do Ca^{2+} que são conhecidos como sendo activados pelos iões de cálcio intracelulares.

No modelo para a célula excitável distinguimos três variáveis dinâmicas:

- (1) o potencial da membrana, denotado por V , que corresponde à diferença de voltagens entre o interior e o exterior da membrana;

- (2) a variável n representa a probabilidade de abertura de um canal de K^+ dependente da voltagem;
- (3) a variável C é a concentração intracelular de iões Ca^{2+} .

As variáveis *rápidas* são V e n . A variável *lenta* é C , com ρ o parâmetro de escala temporal. Informações adicionais referentes ao significado fisiológico das variáveis podem ser encontradas nos artigos [At 80] e [Ch 85]. Os valores dos parâmetros usados nos estudos numéricos são: $V_K = -75 \text{ mV}$, $V_I = 100 \text{ mV}$, $V_L = -40 \text{ mV}$, $V_C = 100 \text{ mV}$, $g_{K,V}^* = 1700 \text{ s}^{-1}$, $g_I^* = 1800 \text{ s}^{-1}$, $g_L^* = 7 \text{ s}^{-1}$, $K_C = 3.3/18 \text{ mV}$, e $\rho = 0.27 \text{ mV}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Consideramos $g_{K,C}^*$ como o parâmetro de bifurcação.

Com o propósito de ilustrar a natureza caótica do modelo, é interessante exibir alguns resultados numéricos sobre o comportamento das variáveis dinâmicas, nomeadamente:

- a) a dinâmica dos potenciais da membrana, a qual revela a transição de um comportamento regular para um comportamento não-periódico;
- b) a variação temporal de C , que acompanha proximamente a dinâmica dos potenciais,
- c) aplicações no intervalo, as quais confirmam que a característica irregular dos potenciais de acção é, de facto, determinista por natureza.

Nas Figs. 4.1-4.10 são apresentados regimes típicos de comportamento oscilatório obtidos para diferentes valores de $g_{K,C}^*$ - a condutância máxima do canal de K^+ dependente do Ca^{2+} .

Note-se que quando $g_{K,C}^* = 10.0 \text{ s}^{-1}$ a célula dispara repetidamente potenciais de acção de um modo regular (Fig. 4.1); trata-se de uma actividade ou comportamento por

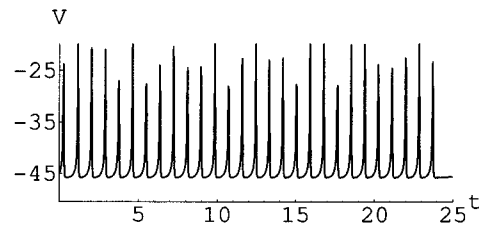


Figura 4.1: Sequência temporal de potenciais da membrana para $g_{K,C}^* = 10.0 \text{ s}^{-1}$.

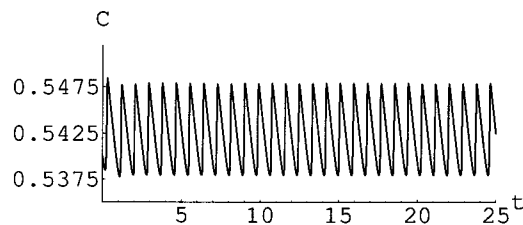


Figura 4.2: Sequência temporal de concentrações de cálcio para $g_{K,C}^* = 10.0 \text{ s}^{-1}$.

pontas (*spiking behavior*). Quando $g_{K,C}^* = 11.0 \text{ s}^{-1}$ a célula apresenta um comportamento “explosivo” (Fig. 4.5). Durante a fase activa, a concentração de Ca^{2+} cresce com os potenciais de acção individuais e nos intervalos de repouso essa concentração cai para o seu valor mínimo. Para valores intermédios de $g_{K,C}^*$, o modelo origina potenciais de acção caóticos e a concentração intracelular de cálcio também varia caoticamente. O estudo de aplicações unidimensionais, construídas a partir dos máximos relativos das concentrações de cálcio, é muito importante na caracterização do caos. As aplicações definidas por iteração consistem em pares (C_n, C_{n+1}) obtidos a partir dos máximos locais da solução numérica $C(t)$ (ver Fig. 4.6 e Fig. 4.11). De facto, é muito útil tratar o gráfico da Fig. 4.11, que tem a forma de uma curva logística, como uma função $C_{n+1} = f(C_n)$.

Agora parece-nos pertinente estudar o comportamento da entropia topológica e regimes

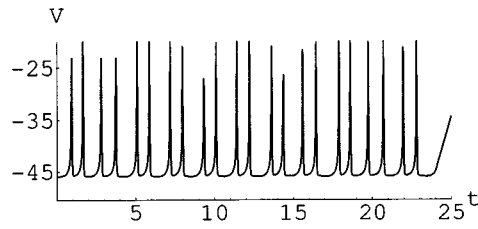


Figura 4.3: Sequência temporal de potenciais da membrana para $g_{K,C}^* = 10.8 \text{ s}^{-1}$.

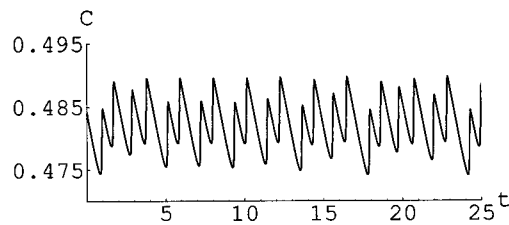


Figura 4.4: Sequência temporal de concentrações de cálcio para $g_{K,C}^* = 10.8 \text{ s}^{-1}$.

da dinâmica das aplicações unimodais construídas com a variação do parâmetro $g_{K,C}^*$.

No exemplo seguinte apresentamos o cálculo da entropia topológica para uma sequência de *kneading* realizada pela aplicação unimodal da Fig. 4.11.

Exemplo 9 Consideremos a aplicação da Fig. 4.11, onde $g_{K,C}^* = 11.0$. A órbita do ponto crítico define a sequência de *kneading* unimodal $\mathcal{K} = RLLLLRRRRRC$. Ordenando os sucessivos pontos da órbita obtemos:

$$x_2 < x_3 < x_4 < x_5 < x_0 < x_9 < x_7 < x_6 < x_8 < x_{10} < x_1.$$

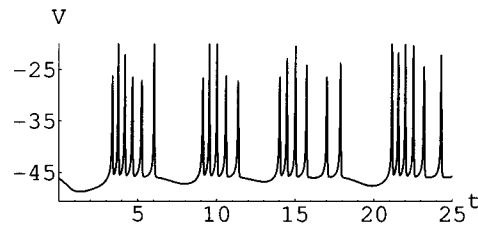


Figura 4.5: Sequência temporal de potenciais da membrana para $g_{K,C}^* = 11.0 \text{ s}^{-1}$.

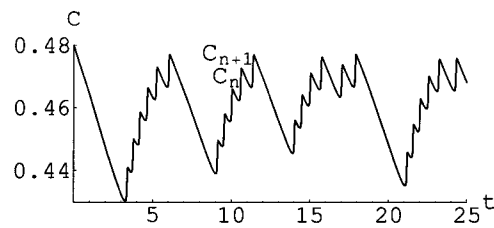


Figura 4.6: Sequência temporal de concentrações de cálcio para $g_{K,C}^* = 11.0 \text{ s}^{-1}$.

A matriz de transição correspondente é

$$\mathcal{M} = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

a qual tem o polinómio característico

$$p(\lambda) = \det(\mathcal{M} - \lambda I) = 1 - \lambda + \lambda^2 - \lambda^3 + \lambda^4 - \lambda^5 - \lambda^6 - \lambda^7 - \lambda^8 - \lambda^9 + \lambda^{10}.$$

O número de crescimento s (o raio espectral da matriz \mathcal{M}) é 1.95305.... Por conseguinte,

o valor da entropia topológica pode ser dado por

$$h_t = \log_2 s = 0.96573....$$

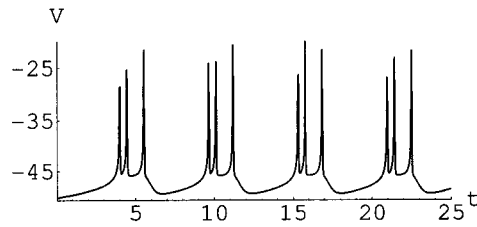


Figura 4.7: Sequência temporal de potenciais da membrana para $g_{K,C}^* = 15.0 \text{ s}^{-1}$.

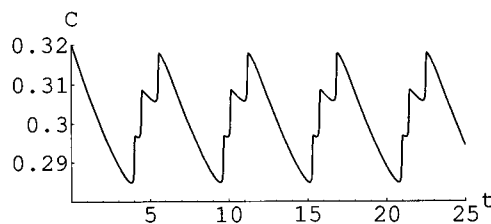


Figura 4.8: Sequência temporal de concentrações de cálcio para $g_{K,C}^* = 15.0 \text{ s}^{-1}$.

A Fig. 4.12 mostra o diagrama de bifurcação de C_n como uma função do parâmetro $g_{K,C}^*$. Este diagrama é caracterizado essencialmente pela ocorrência de janelas periódicas. O gráfico da Fig. 4.13 representa a variação da entropia topológica para $g_{K,C}^* \in [10.7, 15.3]$.

Salientamos que o modelo de Chay para células excitáveis exhibe caos endógeno (não-forçado) para valores intermédios de $g_{K,C}^*$. A entropia topológica permite quantificar a complexidade do sistema.

4.1.2 O modelo de Hindmarsh-Rose

Neste parágrafo, apresentamos um estudo de um modelo para o comportamento “explosivo” dos neurónios desenvolvido por Hindmarsh e Rose [Hi Ro 84]. As três equações a três incógnitas, x , y e z , constituem uma versão modificada do modelo de FitzHugh-Nagumo [Hi Ro 84]. O subsistema- xy descreve o potencial de acção. Hindmarsh e Rose

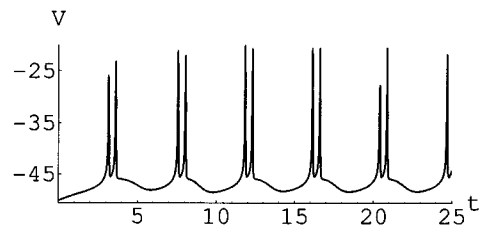


Figura 4.9: Sequência temporal de potenciais da membrana para $g_{K,C}^* = 15.2 \text{ s}^{-1}$.

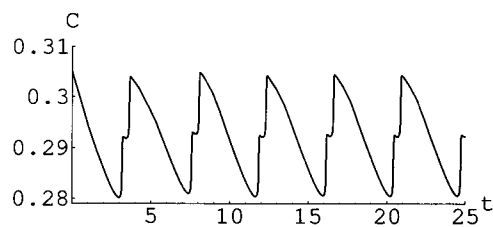


Figura 4.10: Sequência temporal de concentrações de cálcio para $g_{K,C}^* = 15.2 \text{ s}^{-1}$.

adicionaram uma corrente de adaptação z , governada por uma equação linear, que hiperpolariza gradualmente a célula e aproxima o potencial do valor de repouso. Com este procedimento, o modelo não dispara indefinidamente, mas apresenta comportamento “explosivo” caracterizado por uma actividade oscilatória rápida intercalada com períodos de repouso relativamente longos. Como estabelecido em [Hi Ro 84], o sistema autónomo resultante admite comportamento aperiódico. Consideramos este sistema no contexto do modelo geral (4.1).

O modelo de Hindmarsh-Rose com adaptação tem três variáveis x , y e z e três pontos

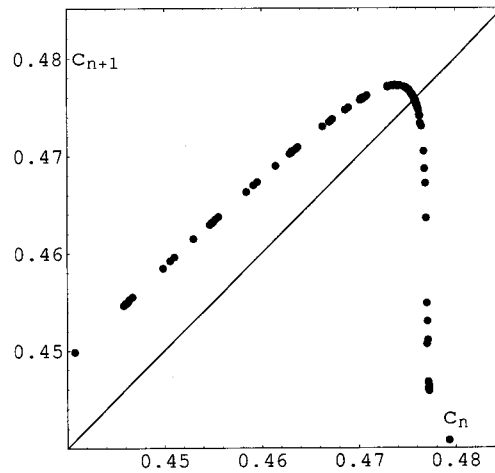


Figura 4.11: Aplicação construída a partir dos máximos relativos das concentrações de cálcio ($g_{K,C}^* = 11.0$).

de equilíbrio, satisfazendo as seguintes equações diferenciais polinomiais

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = y - ax^3 + bx^2 + I - z \\ \frac{dy}{dt} = c - dx^2 - y \\ \frac{dz}{dt} = r(s(x - x_1) - z) \end{cases} \quad (4.2)$$

Informações adicionais sobre o significado fisiológico das variáveis podem ser encontradas no artigo [Hi Ro 84]. Este modelo gera comportamento “explosivo” devido à presença da variável z , que regula a aplicação de uma corrente I numa escala de tempo mais lenta. Neste contexto, a terceira variável é a variável lenta e r o parâmetro da escala de tempo.

Neste modelo (x_1, y_1) são as coordenadas do ponto de equilíbrio mais à esquerda, do modelo sem adaptação (isto é, sem a variável z). Consequentemente, $(x_1, y_1, 0)$ é um ponto de equilíbrio do modelo com adaptação. Nas investigações numéricas iremos considerar

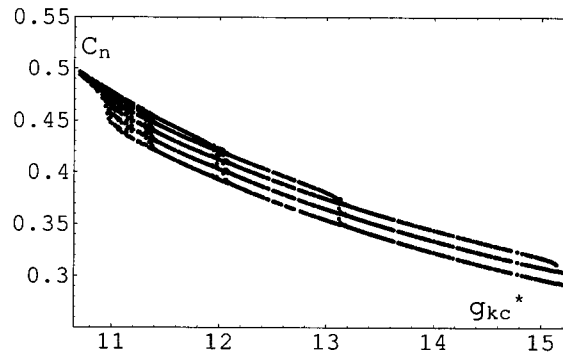


Figura 4.12: Diagrama de bifurcação de C_n como uma função do parâmetro $g_{K,C}^*$ ($g_{K,C}^* \in [10.7, 15.3]$).

$a = 1$, $b = 3$, $c = 1$ e $d = 5$, como em [Hi Ro 84]. Obtemos

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = y - x^3 + 3x^2 + I - z \\ \frac{dy}{dt} = 1 - 5x^2 - y \\ \frac{dz}{dt} = r(s(x - x_1) - z) \end{cases}, \quad (4.3)$$

onde $x_1 = -(1 + \sqrt{5})/2$ (a coordenada x do ponto de equilíbrio do subsistema- xy) e I é a corrente aplicada. A resposta deste modelo a uma pequena injeção de corrente despolarizante depende dos valores atribuídos aos parâmetros r e s .

Por integração numérica podemos construir gráficos que nos permitem visualizar o comportamento assintótico das trajectórias no espaço de fases. Depois de uma parte inicial transiente, uma estrutura emerge quando a solução $(x(t), y(t), z(t))$ é visualizada como uma trajectória no espaço tridimensional (Fig. 4.14).

Na Fig. 4.15 e na Fig. 4.16. são representadas projecções da trajectória tridimensional em dois planos distintos.

A Fig. 4.17 mostra o padrão de comportamento “explosivo” para um pulso de corrente $I = 3.25$.

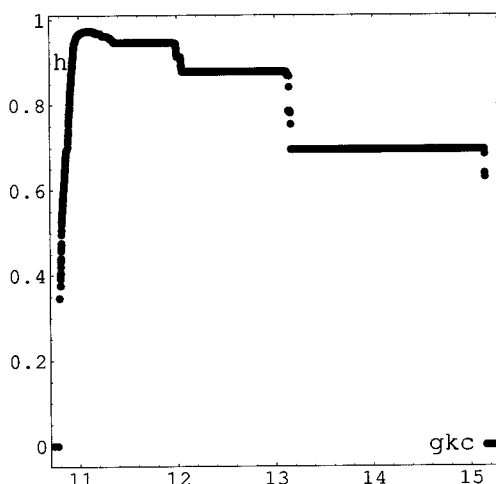


Figura 4.13: Variação da entropia topológica para $g_{K,C}^* \in [10.7, 15.3]$.

Com o propósito de compreender as características principais do fluxo tridimensional, podemos determinar uma aplicação de Poincaré considerando uma região do espaço de fases que corte transversalmente as trajetórias e cuja superfície tenha uma dimensão de menos uma unidade que o espaço de fases. Esta superfície designa-se por *secção de Poincaré* (por exemplo, se o espaço de fases for bidimensional a secção de Poincaré será uma linha). A função que regista o retorno a essa superfície nos cruzamentos subsequentes é a solução de uma equação às diferenças, e é usualmente designada por *aplicação de Poincaré*. Mais precisamente, consideremos $\frac{dx}{dt} = f(x)$ um sistema de dimensão n e S uma secção de Poincaré. A superfície S é transversal ao fluxo e tem dimensão $(n - 1)$. A aplicação de Poincaré é uma correspondência da superfície S em si própria, obtida seguindo as trajetórias a partir de uma intersecção com S até à seguinte. Se $x_n \in S$ denotar a n -ésima intersecção, então a aplicação de Poincaré P é definida por $x_{n+1} = P(x_n)$. No nosso caso, escolhemos a secção de Poincaré definida por $x = -0.85$ (ver corte na Fig. 4.15).

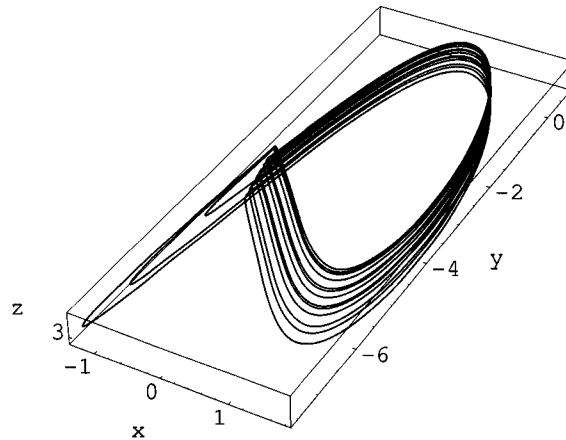


Figura 4.14: Solução visualizada como uma trajectória no espaço tridimensional ($I = 3.25$, $r = 0.005$ e $s = 4.0$).

Desprezando a parte transiente, registamos as sucessivas intersecções da trajectória com a superfície, as quais são especificadas por duas coordenadas (y_n, z_n) . O gráfico da Fig. 4.18, que tem a forma de uma aplicação unimodal, representa a evolução da coordenada z_n e é constituído pelos pontos (z_n, z_{n+1}) , obtidos a partir das sucessivas segundas coordenadas dos pontos definidos pela aplicação de Poincaré.

Nos diagramas de bifurcação das Figs. 4.19-4.21 são representadas as iteradas assintóticas de z_n como função de cada um dos parâmetros I , r e s .

Vejamos agora qual o comportamento da entropia topológica das aplicações no intervalo. Os gráficos das Figs. 4.22-4.24 representam a variação da entropia topológica com cada um dos parâmetros.

Notamos que o modelo de Hindmarsh-Rose exhibe comportamento caótico para deter-

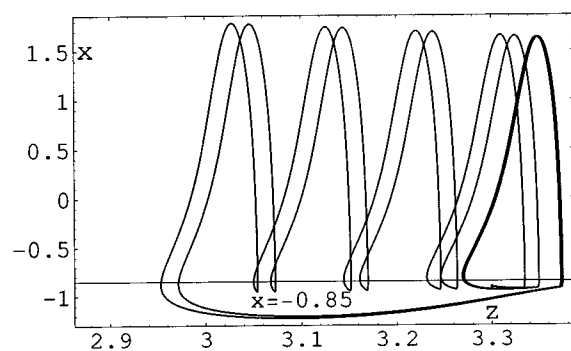


Figura 4.15: Projecção da trajetória tridimensional no plano zx ($I = 3.25$, $r = 0.005$ e $s = 4.0$).

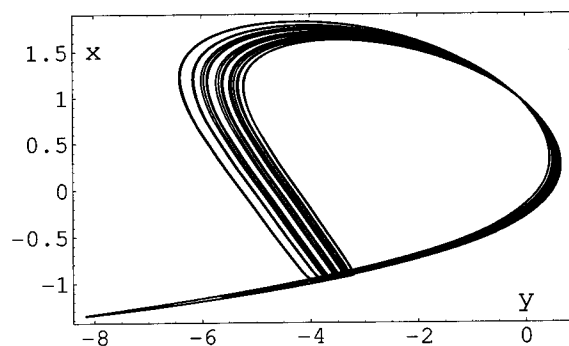


Figura 4.16: Projecção da trajetória tridimensional no plano yx ($I = 3.25$, $r = 0.005$ e $s = 4.0$).

minados valores dos parâmetros.

Até este momento, estudámos neste capítulo a dinâmica caótica de dois modelos clássicos de comportamento "explosivo" em tecido excitável - o modelo de Chay e o modelo de Hindmarsh-Rose. O estudo de aplicações no intervalo representativas das principais características dinâmicas de tais sistemas proporcionou uma análise da variação da entropia

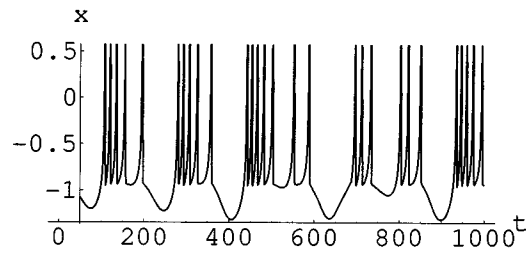


Figura 4.17: Sequência temporal de potenciais da membrana para $I = 3.25$, $r = 0.005$ e $s = 4.0$ (padrão de disparo irregular).

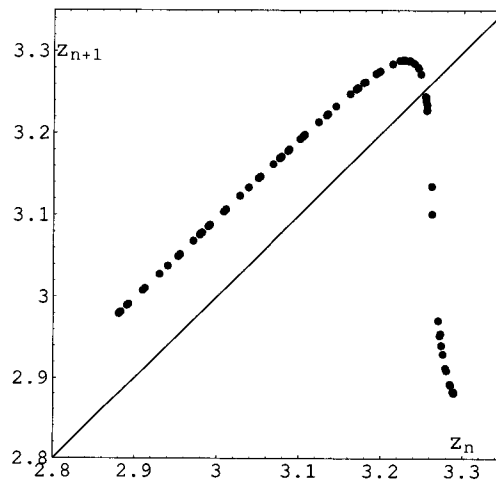


Figura 4.18: Aplicação obtida por iteração para $I = 3.25$, $r = 0.005$ e $s = 4.0$.

topológica com os parâmetros.

Os dois modelos biofísicos exibem entropia topológica positiva, o que significa que, sob certas condições, o comportamento “explosivo” de células excitáveis tem uma natureza caótica. A importância do comportamento caótico nos sistemas fisiológicos tem suscitado a reflexão de diversos autores. Oportunamente, teceremos considerações sobre este assunto.

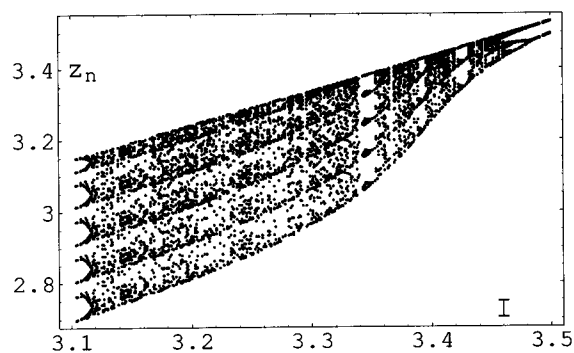


Figura 4.19: Diagrama de bifurcação de z_n como uma função de I , com $r = 0.005$ e $s = 4.0$.

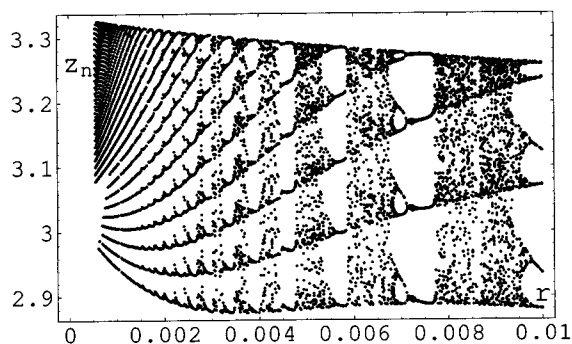


Figura 4.20: Diagrama de bifurcação de z_n como uma função de r , com $I = 3.25$ e $s = 4.0$.

4.2 Modelo discreto bidimensional

Recentemente, foi proposto um tipo especial de modelos fenomenológicos baseados numa aplicação de baixa dimensão.

Existem apenas algumas aplicações com a capacidade de reproduzir os aspectos essenciais do comportamento “explosivo” (ver, por exemplo, [Ca 01], [La Lo 02], [Ru 01] e [Ru 02]). Estes modelos são construídos com o propósito de proporcionarem um entendimento mais profundo da estrutura matemática subjacente às oscilações.

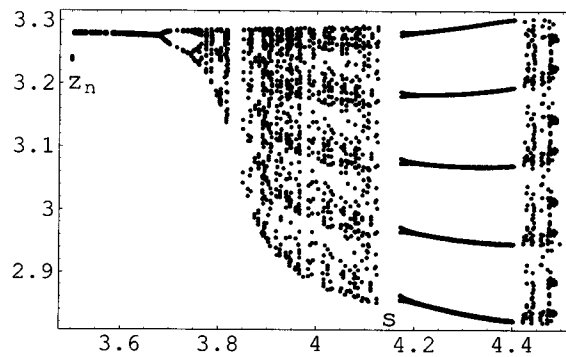


Figura 4.21: Diagrama de bifurcação de z_n como uma função de s , com $I = 3.25$ e $r = 0.005$.

O estudo que se segue constitui uma contribuição para uma descrição detalhada da dinâmica de uma aplicação bidimensional para o comportamento “explosivo” introduzida em [Ru 01].

Um grupo de células com comportamento “explosivo” e propriedades individuais distintas pode ser modelado usando aplicações da forma

$$\begin{cases} x_{n+1,i} = \frac{\alpha_i}{1+x_{n,i}^2} + y_{n,i} + \frac{\epsilon}{N} \sum_{j=1}^N x_{n,j} \\ y_{n+1,i} = y_{n,i} - \sigma_i x_{n,i} - \beta_i \end{cases}, \quad (4.4)$$

onde $x_{n,i}$ é a variável dinâmica *rápida* e $y_{n,i}$ é a variável dinâmica *lenta* da i -ésima célula. O parâmetro ϵ é a força do acoplamento global e N é o número total de células. A variável x reproduz a dinâmica do potencial da membrana e y é a variável de recuperação. A evolução lenta de $y_{n,i}$ é resultado do baixo valor dos parâmetros β_i e σ_i , os quais são da ordem de 10^{-3} . Por outras palavras, a evolução temporal de $y_{n,i}$ é muito mais lenta que a evolução temporal de $x_{n,i}$. Os valores de α_i são seleccionados no intervalo $[1.5, 8.0]$. Notamos que o mecanismo para o comportamento “explosivo” aqui apresentado é semelhante ao considerado no modelo de Hindmarsh-Rose para o neurónio biológico,

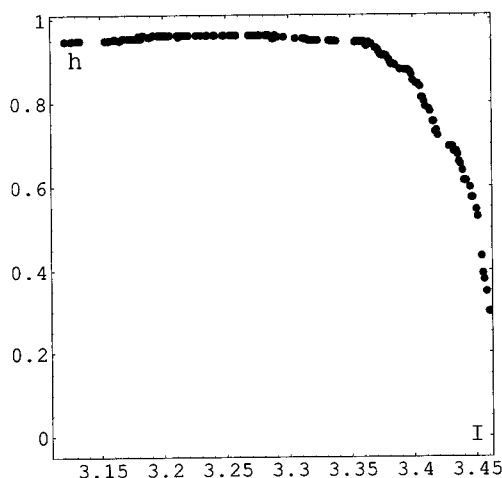


Figura 4.22: Variação da entropia topológica para $I = [3.12, 3.462]$, $r = 0.005$ e $s = 4.0$.

onde o papel do parâmetro α é desempenhado por uma corrente de hiperpolarização I [Hi Ro 84]. As células são acopladas entre si através do chamado *campo médio* (*mean field*).

De acordo com o estabelecido em [Ru 01] e atendendo a que $y_{n,i}$ varia muito lentamente, a evolução temporal de $x_{n,i}$ pode ser considerada independentemente de $y_{n,i}$, assumindo que $\gamma = y_{n,i}$ é um parâmetro de controle. Conseqüentemente, o estudo da dinâmica da variável rápida de cada célula individual ou em acoplamento pode ser realizado mediante a análise da família de aplicações dependentes de três parâmetros

$$x_{n+1,i} = F_{\alpha,\gamma,\epsilon}(x_{n,i}) = \frac{\alpha_i}{1 + x_{n,i}^2} + \gamma_i + \frac{\epsilon}{N} \sum_{j=1}^N x_{n,j}. \quad (4.5)$$

Este procedimento foi primeiramente introduzido por Rinzel [Ri 85] com o propósito de estudar modelos contínuos para o comportamento “explosivo” e é utilizado frequentemente na análise do comportamento de células individuais e acopladas.

O acoplamento entre células influencia a dinâmica rápida de cada célula pela adição

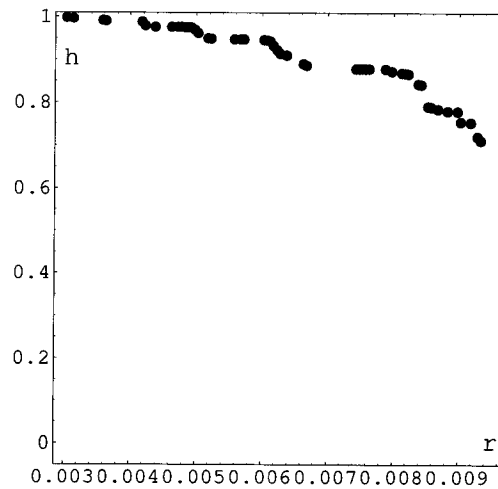


Figura 4.23: Variação da entropia topológica para $I = 3.25$, $r = [0.0029, 0.00965]$ e $s = 4.0$.

do valor $\frac{\epsilon}{N} \sum_{j=1}^N x_{n,j}$ ao parâmetro γ_i .

Seguidamente, estudaremos a dinâmica de uma célula individual e o seu comportamento quando acoplada com uma célula idêntica.

4.2.1 Comportamento de uma célula individual ($\epsilon = 0$)

O comportamento de cada célula individual pode ser descrito pelo sistema (4.4) com $\epsilon = 0$, isto é,

$$\begin{cases} x_{n+1} = \frac{\alpha}{1+x_n^2} + y_n \\ y_{n+1} = y_n - \sigma x_n - \beta \end{cases} \quad (4.6)$$

Dependendo do valor do parâmetro α , cada célula individual apresenta dois regimes diferentes de comportamento qualitativo, nomeadamente oscilações contínuas ou comportamento por pontas (*spiking behavior*) e comportamento “explosivo” (*bursting behavior*). As Figs.4.25-4.28 exibem o comportamento temporal da variável x do sistema (4.6) para diferentes valores de α . Como ilustram estas figuras, a duração média da actividade os-

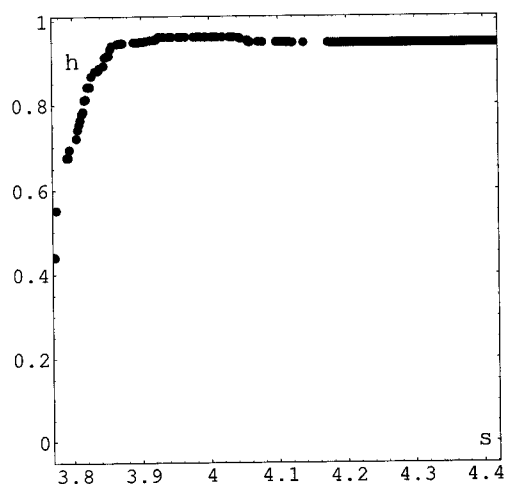


Figura 4.24: Variação da entropia topológica para $I = 3.25$, $r = 0.005$ e $s = [3.77, 4.422]$.

cilatória rápida, que intercala os períodos de relativa quietude, é muito sensível ao valor de α .

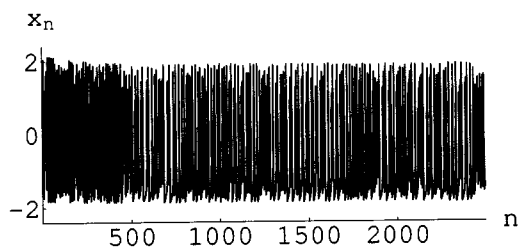


Figura 4.25: Comportamento da variável x com o tempo para $\alpha = 4.8$, com $\sigma = \beta = 0.001$.

As propriedades da dinâmica da variável x para uma célula singular, podem ser descritas pela família de aplicações unimodais

$$G_{\alpha,\gamma}(x_n) = \frac{\alpha}{1 + x_n^2} + \gamma,$$

a qual é obtida fazendo $\epsilon = 0$ em (4.5). Esta família de aplicações é representada na Fig.

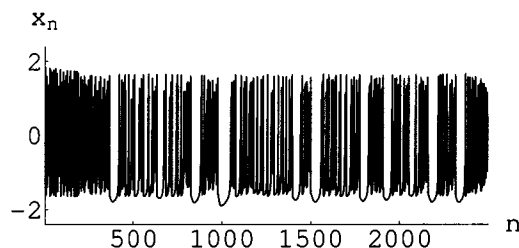


Figura 4.26: Comportamento da variável x com o tempo para $\alpha = 4.5$, com $\sigma = \beta = 0.001$.

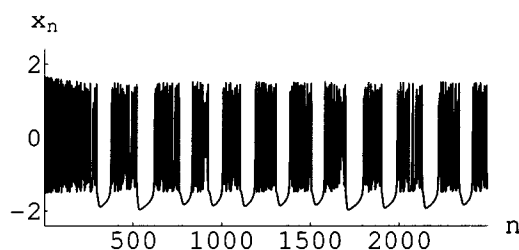


Figura 4.27: Comportamento da variável x com o tempo para $\alpha = 4.3$, com $\sigma = \beta = 0.001$.

4.29.

O estudo da variação da entropia topológica, com os parâmetros α e γ , reveste-se de grande importância.

Os diagramas de bifurcação das Figs.4.30 e 4.31 encerram informações importantes sobre o comportamento qualitativo das aplicações em estudo.

Estes gráficos sugerem a existência de uma inversão na ordem usual do caos (por exemplo, repare-se nas bifurcações de duplicação do período invertidas). Estas observações permitem uma melhor compreensão das Figs.4.32 e 4.33 que representam os resultados da variação da entropia topológica com cada um dos parâmetros α e γ .

Em todas as situações, a entropia topológica, $h_t(G_{\alpha,\gamma})$, tem um valor máximo absoluto. Este comportamento é determinado pela ordem das sequências simbólicas associadas às

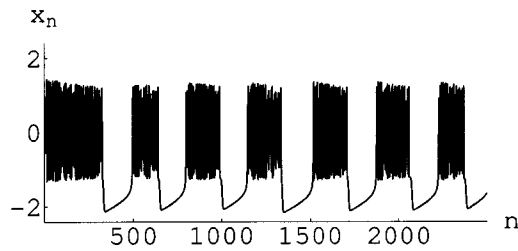


Figura 4.28: Comportamento da variável x com o tempo para $\alpha = 4.1$, com $\sigma = \beta = 0.001$.

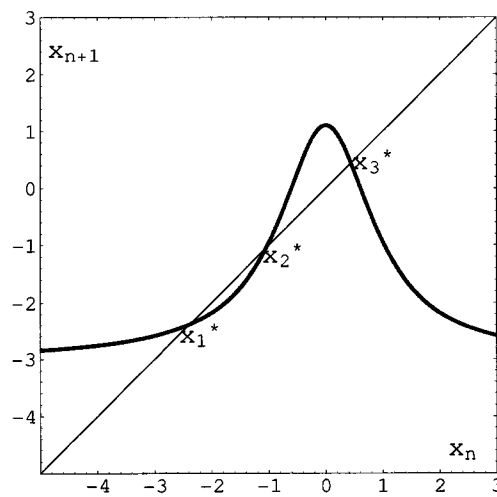


Figura 4.29: Gráfico da aplicação $G_{\alpha, \gamma}$ para $\alpha = 4.1$ e $\gamma = -3.0$. Para estes valores dos parâmetros x_1^* , x_2^* e x_3^* são pontos fixos.

sucessivas órbitas do ponto crítico $c = 0$.

Consideremos a região do espaço dos parâmetros interessante para o nosso estudo

$$\Omega_\epsilon = \{(\alpha, \gamma) \in \mathbb{R}^2 : -4.4 < \gamma < 0.0 \text{ e } 1.5 < \alpha < 8.0\}.$$

As curvas isentrópicas (os níveis de entropia topológica) dadas por

$$\mathcal{C}_{RL^\infty} = \{(\alpha, \gamma) \in \Omega : G_{\alpha, \gamma}(0) = x_1, G_{\alpha, \gamma}(x_1) = x_2, G_{\alpha, \gamma}(x_2) = x_2\}$$

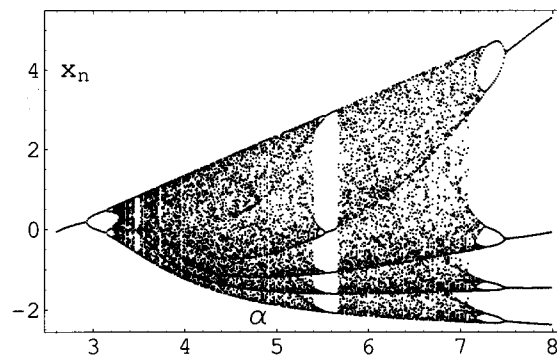


Figura 4.30: Diagrama de bifurcação de x_n como uma função de α , com $\gamma = -2.65$.

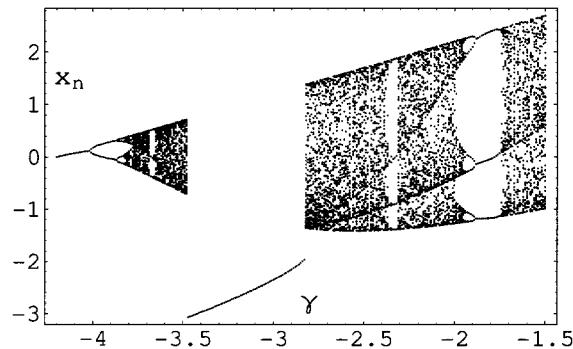


Figura 4.31: Diagrama de bifurcação de x_n como uma função de γ , com $\alpha = 4.2$.

e

$$\mathcal{C}_k = \{(\alpha, \gamma) \in \Omega : G_{\alpha, \gamma}^k(0) = 0\},$$

são representadas na Fig. 4.34, para pequenos períodos n ($n \leq 5$).

A cada curva corresponde uma entropia constante. Recordemos que quando temos o itinerário RL^∞ do ponto crítico, a dinâmica das iteradas é um *shift* completo de dois símbolos e a entropia topológica é igual a 1. Atendendo às considerações anteriores, estabelecemos o seguinte resultado.

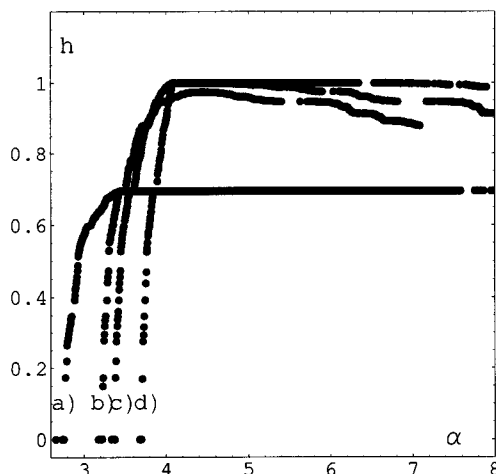


Figura 4.32: Variação da entropia topológica com α para diferentes valores de γ : a) $\gamma = -1.85$, b) $\gamma = -2.65$, c) $\gamma = -2.85$, d) $\gamma = -3.25$.

Teorema 4 *Sejam $G_{\alpha,\gamma}$ a família de aplicações unimodais dependentes de dois parâmetros definida por*

$$x_{n+1} = G_{\alpha,\gamma}(x_n) = \frac{\alpha}{1+x_n^2} + \gamma$$

e

$$\Omega_\epsilon = \{(\alpha, \gamma) \in \mathbb{R}^2 : 1.5 < \alpha < 8.0, -4.4 < \gamma < 0.0\}$$

uma região do espaço dos parâmetros. Então,

- a) Na subregião $C_{RL^\infty} \cup A$ (ver Fig. 4.34) a entropia topológica, $h_t(G_{\alpha,\gamma})$, é igual a 1.
- b) Para $\gamma = \gamma^*$ fixo, a entropia topológica $h_t(G_{\alpha,\gamma^*})$ tem um valor máximo absoluto como uma função de α , com $1.5 < \alpha < 8.0$. Do mesmo modo, para $\alpha = \alpha^*$ fixo, a entropia topológica $h_t(G_{\alpha^*,\gamma})$ tem um valor máximo absoluto como uma função de γ , com $-4.4 < \gamma < 0.0$ (ver Fig. 4.34).

Demonstração a) A entropia topológica, $h_t(G_{\alpha,\gamma})$, é igual a 1 para $(\gamma, \alpha) \in C_{RL^\infty}$

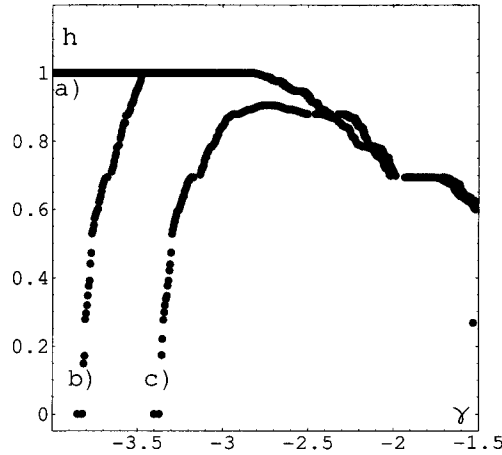


Figura 4.33: Variação da entropia topológica com γ para diferentes valores de α : a) $\alpha = 4.6$, b) $\alpha = 4.2$, c) $\alpha = 3.8$.

porque a sequência RL^∞ corresponde ao shift completo. Na subregião A a segunda iterada de $c = 0$ é maior do que o ponto fixo x_1^* e menor do que o ponto fixo x_2^* (ver Fig. 4.29).

Por conseguinte, o ponto crítico $c = 0$ tem também a órbita simbólica RL^∞ .

b) Este resultado é uma consequência da geometria e da ordem das curvas isentrópicas C_k e C_{RL^∞} no espaço bidimensional dos parâmetros $\gamma\alpha$.

A evolução do valor máximo absoluto da entropia topológica, h_{\max} , é representada na Fig. 4.35 e na Fig. 4.36.

No gráfico de $h_{\max}(\alpha)$ (Fig. 4.35), temos $\gamma \in [-4.4, 0.0]$. Mais precisamente, para cada valor de $\alpha \in [3.2, 8.0]$, calculamos o valor máximo da entropia topológica quando $\gamma \in [-4.4, 0.0]$.

No gráfico de $h_{\max}(\gamma)$ (Fig. 4.36), temos $\alpha \in [1.5, 8.0]$. Mais precisamente, para cada valor de $\gamma \in [-3.25, -1.65]$, calculamos o valor máximo da entropia topológica quando

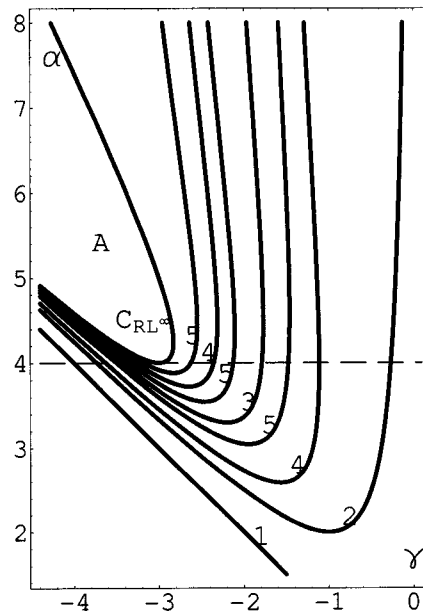


Figura 4.34: Curvas no espaço dos parâmetros correspondentes a órbitas periódicas do ponto crítico ($n \leq 5$) para $\epsilon = 0$. Sobre cada linha é indicado o respectivo período.

$\alpha \in [1.5, 8.0]$.

Neste estudo da célula individual, salientamos a caracterização da entropia topológica e a introdução da ordem da dinâmica no espaço dos parâmetros.

De facto, a família de aplicações $G_{\alpha,\gamma}$ exhibe entropia topológica positiva, o que denuncia a natureza eminentemente caótica da dinâmica rápida da célula individual.

4.2.2 Comportamento de uma célula acoplada ($\epsilon > 0$)

As células excitáveis raramente actuam isoladamente, mas antes como membros de uma população. A actividade global é influenciada pelas propriedades intrínsecas das células individuais e pela natureza do acoplamento.

Neste parágrafo, centraremos a nossa atenção no estudo de fenómenos que emergem

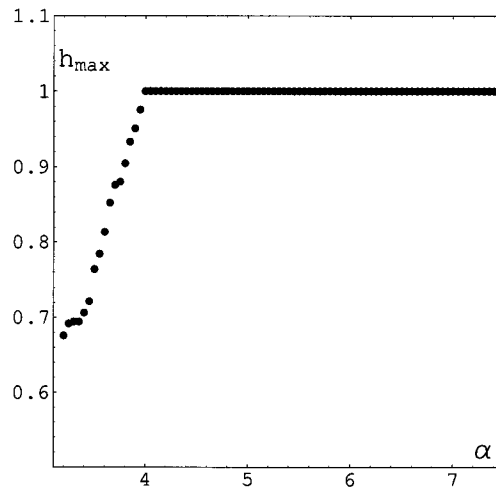


Figura 4.35: Gráfico de $h_{\max}(\alpha)$.

quando duas células idênticas são acopladas através do campo médio. Informações adicionais sobre o acoplamento de células idênticas, com comportamento “explosivo”, podem ser encontradas em [Sh Ri 91] e [Sh Ri 92].

Os resultados obtidos para sistemas correspondentes a duas células são muito significativos para a análise do efeito do acoplamento. Esta importância é justificada pelo facto de tais resultados continuarem válidos quando se considera um maior número de células (ver [DeV 03] e [Ab 96]).

Num sistema de duas células, o comportamento de cada célula acoplada pode ser representado pelo sistema (4.4) com $N = 2$, $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha$, $\sigma_1 = \sigma_2 = \sigma$ e $\beta_1 = \beta_2 = \beta$.

$$\begin{cases} x_{n+1,i} = \frac{\alpha}{1+x_{n,i}^2} + y_{n,i} + \frac{\epsilon}{2} \sum_{j=1}^2 x_{n,j} \\ y_{n+1,i} = y_{n,i} - \sigma x_{n,i} - \beta \end{cases}, \quad i = 1, 2, \quad (4.7)$$

A Fig. 4.37 representa o comportamento temporal da variável x do sistema (4.7) quando se considera o acoplamento de duas células idênticas com as características apre-

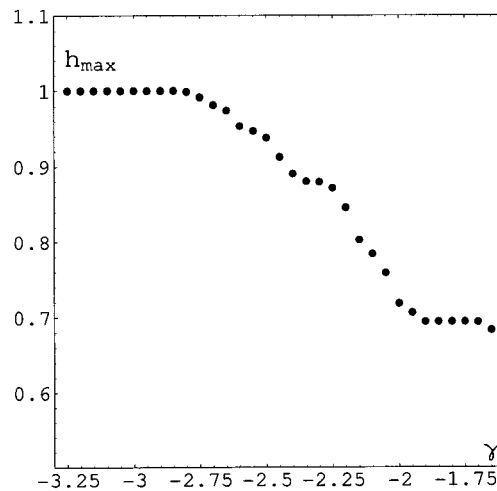


Figura 4.36: Gráfico de $h_{\max}(\gamma)$.

sentadas na Fig. 4.28 ($\alpha = 4.1$ e $\sigma = \beta = 0.001$) e uma força de acoplamento $\epsilon = 0.2$.

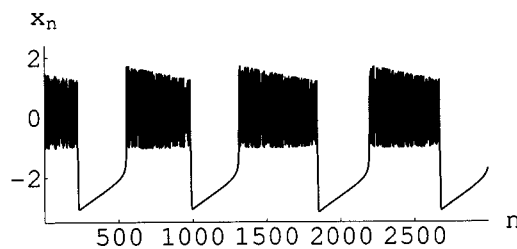


Figura 4.37: Variação de x com o tempo obtida por iteração do sistema (4.7) para $\alpha = 4.1$, com $\sigma = \beta = 0.001$ e $\epsilon = 0.2$.

A forma da solução $x_{n,2}$ é idêntica à forma exibida na Fig. 4.37 para $x_{n,1}$ e os grupos de actividade oscilatória rápida são sincronizados. As fases activas e de quietude são consideravelmente mais longas quando as células estão acopladas. O crescimento da amplitude das oscilações “explosivas” é uma característica de menor relevo, mas fácil de observar.

As considerações feitas em [Ru 01] e [DeV 01] e o facto de que $y_{n,1} \approx y_{n,2}$, justificam

o estudo do subsistema correspondente à variável x

$$\begin{cases} x_{n+1,1} = \frac{\alpha}{1+x_{n,1}^2} + \gamma + \frac{\epsilon}{2}(x_{n,1} + x_{n,2}) \\ x_{n+1,2} = \frac{\alpha}{1+x_{n,2}^2} + \gamma + \frac{\epsilon}{2}(x_{n,1} + x_{n,2}) \end{cases}. \quad (4.8)$$

Cada uma destas equações resulta da família de aplicações (4.5) fazendo $N = 2$, $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha$ e $\gamma_1 = \gamma_2 = \gamma$. Quando para ambas as células são consideradas condições iniciais satisfazendo a igualdade $|x_{0,1}| = |x_{0,2}|$, a evolução de x em cada célula pode ser descrita pela família de aplicações unidimensionais

$$x_{n+1} = G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(x_n) = \frac{\alpha}{1+x_n^2} + \gamma + \epsilon x_n. \quad (4.9)$$

Neste contexto, algumas propriedades interessantes, e de certo modo inesperadas, do acoplamento, podem ser reveladas através do estudo da entropia topológica e do segundo invariante r .

Consideremos de novo a região no espaço dos parâmetros

$$\Omega_\epsilon = \{(\alpha, \gamma) \in \mathbb{R}^2 : 1.5 < \alpha < 8.0, \quad -4.4 < \gamma < 0.0\}.$$

Quando $\epsilon = 0$ em (4.9) obtemos a aplicação unimodal

$$G_{\alpha,\gamma,0}(x_n) = \frac{\alpha}{1+x_n^2} + \gamma,$$

anteriormente utilizada para descrever propriedades da célula individual. No entanto, com a introdução do parâmetro de acoplamento ϵ , existe uma subregião de Ω_ϵ , denotada por Ω_ϵ^* , onde $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}$ é uma aplicação bimodal. No nosso estudo consideramos

$$\Omega_\epsilon^* = \{(\gamma, \alpha) \in \Omega_\epsilon : G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(c_1) > c_2 \text{ e } G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(c_1)) < G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(c_1) \text{ e } \\ G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(c_2) < c_1 \text{ e } G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(c_2)) > G_{\alpha,\gamma,\epsilon}(c_2)\}.$$

As regiões Ω_ϵ e Ω_ϵ^* são apresentadas na Fig. 4.38. A Fig. 4.39 mostra o gráfico de uma aplicação da família $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}$, com $(\gamma, \alpha) \in \Omega_\epsilon^*$. Os valores do parâmetro de acoplamento ϵ são seleccionados no intervalo $[0.0, 0.45]$.

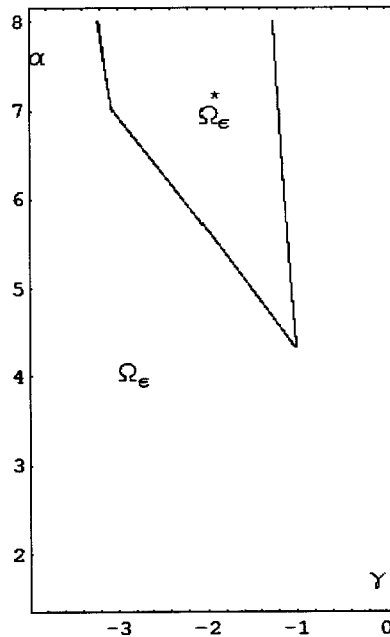


Figura 4.38: Representação das regiões Ω_ϵ e Ω_ϵ^* , com $\epsilon = 0.2$.

Neste momento parece-nos pertinente estudar a entropia topológica e exibir situações da variação deste invariante numérico com os parâmetros α e γ para diferentes valores do parâmetro de acoplamento.

O seguinte exemplo ilustra o cálculo da entropia topológica para uma sequência de *kneading* realizada pela aplicação bimodal da Fig. 4.39.

Exemplo 10 Consideremos a aplicação da Fig. 4.39. As órbitas dos pontos críticos c_1 e c_2 definem o par de *kneading* bimodal $\mathcal{K} = (RLLLLLA, LLLLLLA)$. Ordenando os

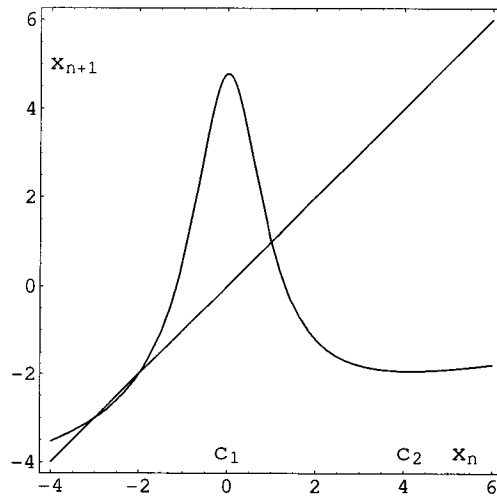


Figura 4.39: Aplicação $G_{\alpha, \gamma, \epsilon}$ para $\alpha = 7.981$, $\gamma = -3.206$ e $\epsilon = 0.2$. Os pontos críticos são $c_1 = 0.0125337\dots$ e $c_2 = 4.14618\dots$

sucessivos pontos das órbitas obtemos:

$$y_1 < x_2 = y_2 < x_3 = y_3 < x_4 = y_4 < x_5 = y_5 \\ < x_6 = y_6 < x_7 = y_7 < c_1 = x_8 = y_8 < c_2 < x_1.$$

A matriz de transição correspondente é

$$\mathcal{M}(G_{\alpha, \gamma, \epsilon}) = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix},$$

à qual corresponde o polinómio característico

$$p(\lambda) = \det(\mathcal{M}(G_{\alpha, \gamma, \epsilon}) - \lambda I) = \lambda(2 - \lambda)(1 + \lambda)(1 + \lambda^2)(1 + \lambda^4).$$

O número de crescimento $s(G_{\alpha,\gamma,\epsilon})$ (o raio espectral da matriz $\mathcal{M}(G_{\alpha,\gamma,\epsilon})$) é 2. Portanto, o valor da entropia topológica pode ser dado por

$$h_t(G_{\alpha,\gamma,\epsilon}) = \log_e s(G_{\alpha,\gamma,\epsilon}) = 0.693147\dots$$

Os diagramas das Figs. 4.40 e 4.41 representam as iteradas assintóticas de x_n como função de cada parâmetro α e γ para $\epsilon = 0.2$.

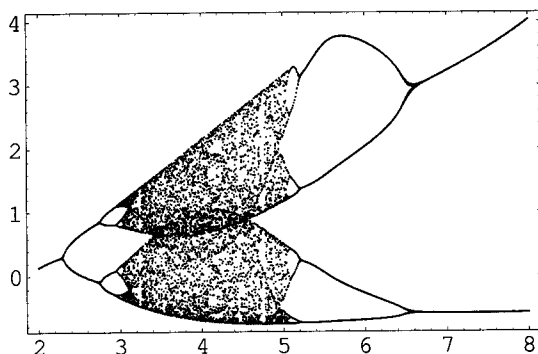


Figura 4.40: Diagrama de bifurcação de x_n como uma função de α , com $\gamma = -1.85$ e $\epsilon = 0.2$.

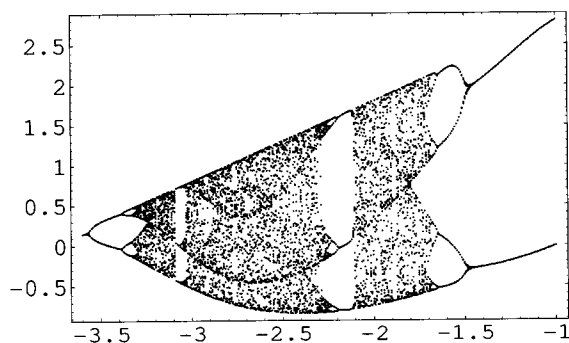


Figura 4.41: Diagrama de bifurcação de x_n como uma função de γ , com $\alpha = 3.8$ e $\epsilon = 0.2$.

Depois da análise destes diagramas, são previsíveis alguns resultados sobre a quan-

tificação da complexidade.

As Figs. 4.42 e 4.43 representam diversas situações da variação da entropia topológica com cada um dos parâmetros α e γ , para diferentes valores de ϵ . Em todas as situações, a entropia topológica $h_t(G_{\alpha,\gamma,\epsilon})$ tem um valor máximo absoluto.

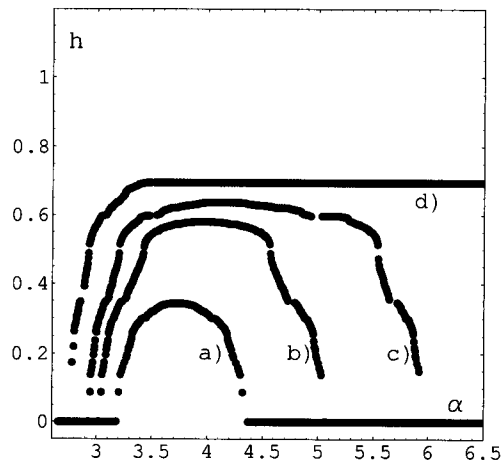


Figura 4.42: Variação da entropia topológica com α , para $\gamma = -1.85$ e diferentes valores de ϵ : a) $\epsilon = 0.25$, b) $\epsilon = 0.2$, c) $\epsilon = 0.15$, d) $\epsilon = 0$.

Estes resultados numéricos sugerem que o parâmetro de acoplamento ϵ desempenha um papel crucial na modificação dos valores da entropia topológica da família de aplicações (4.9). Este estudo revela que os valores da entropia tendem a decrescer quando o parâmetro de acoplamento aumenta.

Consideremos agora duas células individuais com a mesma entropia topológica

$$h_t(G_{\alpha^*,\gamma^*,\epsilon}) = \log_e s(G_{\alpha^*,\gamma^*,\epsilon}) = \log_e\left(\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right) = 0.481212\dots,$$

com α^* e γ^* valores fixos dos parâmetros. O efeito da força de acoplamento ϵ neste par de células idênticas com comportamento “explosivo” é mostrado graficamente na Fig. 4.44 e

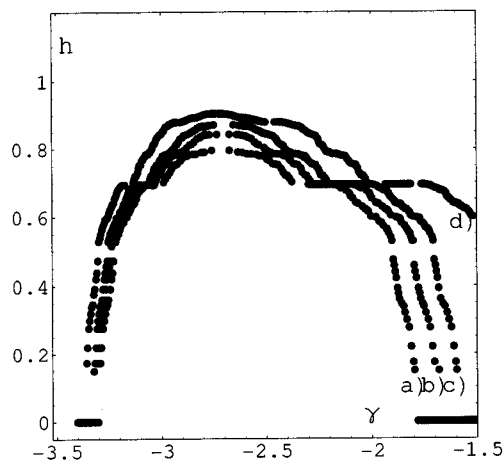


Figura 4.43: Variação da entropia topológica com γ , para $\alpha = 3.8$ e diferentes valores de ϵ : a) $\epsilon = 0.25$, b) $\epsilon = 0.2$, c) $\epsilon = 0.15$, d) $\epsilon = 0$.

na Fig. 4.45. Teoricamente, o acoplamento pode converter células caóticas em células não caóticas.

De facto, as simulações numéricas revelam que a entropia é sensível às variações do parâmetro de acoplamento ϵ . Esta ideia é confirmada pela caracterização de algumas curvas isentrópicas (níveis de entropia topológica) na região Ω_ϵ , para pequenos períodos n ($n \leq 5$) e diferentes valores de ϵ (ver Figs.4.34, 4.46 e 4.47).

As curvas isentrópicas podem adquirir formas e posições distintas na região Ω_ϵ , com a variação do parâmetro de acoplamento. Tal como no caso da célula individual, no subconjunto $A \cup C_{RL^\infty}$ de Ω_ϵ (ver Figs. 4.34, 4.46), a entropia topológica é igual a 1. Notamos a influência do parâmetro ϵ no alargamento da região não caótica de Ω_ϵ .

Como sabemos, as situações de dinâmica isentrópica podem suscitar questões interessantes.

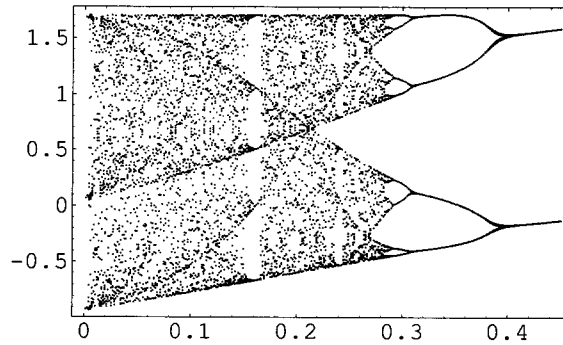


Figura 4.44: Diagrama de bifurcação de x_n como uma função de ϵ , com $\alpha = 3.55$ e $\gamma = -1.85$.

Seguindo o procedimento adotado no estudo do modelo do capítulo três deste trabalho (secção 3.2), denotemos por Λ_2 o subconjunto de Ω_ϵ ao qual correspondem as aplicações da família $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}$ com número de crescimento $s = 2$. Ou seja, Λ_2 é o conjunto de nível de entropia para $h_t(G_{\alpha,\gamma,\epsilon}) = \log_e 2$.

Seja $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}$ uma aplicação com invariante de *kneading* $\mathcal{K} = (P, Q)$. Como estabelecido em [Ma Se SR 03], as seguintes condições são equivalentes

- (i) $(\gamma, \alpha) \in \Lambda_2$,
- (ii) $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}^2(c_1) = G_{\alpha,\gamma,\epsilon}^2(c_2)$,
- (iii) $\sigma(P) = \sigma(Q)$.

Portanto, as aplicações da família $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}$ satisfazendo a condição $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}^2(c_1) = G_{\alpha,\gamma,\epsilon}^2(c_2)$ têm entropia topológica $\log_e 2$. A curva Λ_2 é exibida na Fig. 4.48.

O estudo das aplicações isentrópicas surge intimamente ligado à caracterização do parâmetro r .

O exemplo seguinte constitui mais uma aplicação das fórmulas apresentadas na secção 3.2 do terceiro capítulo, ao cálculo do invariante r , para aplicações $G_{\alpha,\gamma,\epsilon}$ com $(\gamma, \alpha) \in \Lambda_2$.

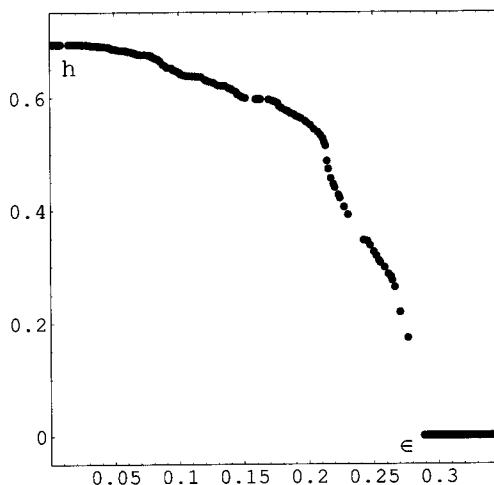


Figura 4.45: Entropia topológica como função do parâmetro de acoplamento ϵ , quando duas células com a mesma entropia topológica são acopladas. A entropia das células individuais é dada por $h_{top}(G_{\alpha^*, \gamma^*, \epsilon}) = \log_e((1 + \sqrt{5})/2) = 0.481212\dots$, com $\alpha^* = 3.55$ e $\gamma^* = -1.85$.

Exemplo 11 Consideremos a aplicação da Fig. 4.39 e o correspondente par de kneading $\mathcal{K} = (RLLLLLLA, LLLLLLLA)$. Mostrámos anteriormente que $s = 2$ e temos $|S| = n + 1 = 8$. O par de kneading determina $\zeta(S, T) = 2^6$ e $\xi(S, T) = 2^6$. Por conseguinte,

$$e = \frac{4\xi(S, T)}{4\zeta(S, T) - 1} = \frac{4 \times 2^6}{4 \times 2^6 - 1}$$

e

$$r = e - \frac{3}{2} = -0.4960784314\dots$$

Neste caso, $G_{\alpha, \gamma, \epsilon}$ é caracterizada por

$$s = 2 \quad e \quad r = -0.4960784314\dots$$

As Figs.4.49 e 4.50 mostram a variação do invariante topológico r com cada um dos parâmetros α e γ , para $(\gamma, \alpha) \in \Lambda_2$.

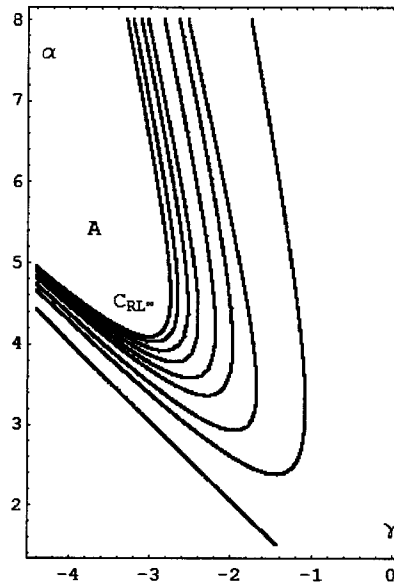


Figura 4.46: Curvas no espaço dos parâmetros correspondentes a órbitas periódicas do ponto crítico ($n \leq 5$) para $\epsilon = 0.25$. Os períodos seguem a ordem ilustrada na Fig.4.34.

Este apontamento constitui uma contribuição para o estudo pormenorizado da dinâmica da família de aplicações (4.9), que é usada na análise do acoplamento de células excitáveis idênticas.

Os estudos numéricos apresentados sugerem que o parâmetro de acoplamento ϵ tem um efeito significativo na variação da entropia topológica. Valores crescentes do parâmetro ϵ provocam uma diminuição da região do espaço dos parâmetros correspondente a uma entropia topológica positiva (à qual está associado comportamento caótico). O parâmetro protagoniza determinadas alterações da dinâmica da célula acoplada que justificam a introdução do segundo invariante r . Ainda não dispomos de elementos que nos permitam concluir sobre o possível significado fisiológico desta grandeza.

Fisiologicamente, sabe-se que o comportamento de neurónios acoplados pode ser muito

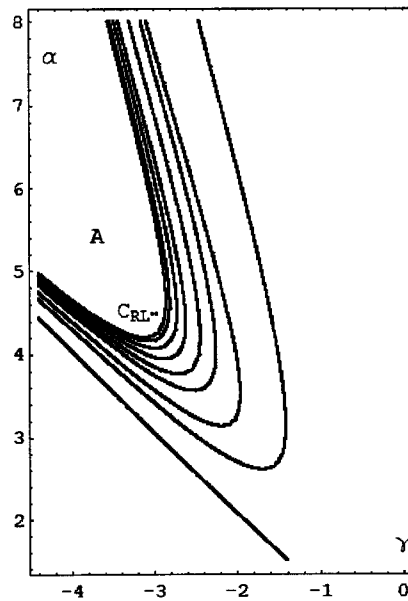


Figura 4.47: Curvas no espaço dos parâmetros correspondentes a órbitas periódicas do ponto crítico ($n \leq 5$) para $\epsilon = 0.4$. Os períodos seguem a ordem ilustrada na Fig.4.34.

mais organizado do que a sua actividade individual. Os resultados da análise dos modelos matemáticos confirmam este princípio.

Na verdade, um dos aspectos centrais no estudo de células acopladas consiste em compreender como é possível que células individuais com uma dinâmica altamente complexa conduzam, após o acoplamento, a um comportamento dinâmico mais simples, e muitas vezes melhor organizado.

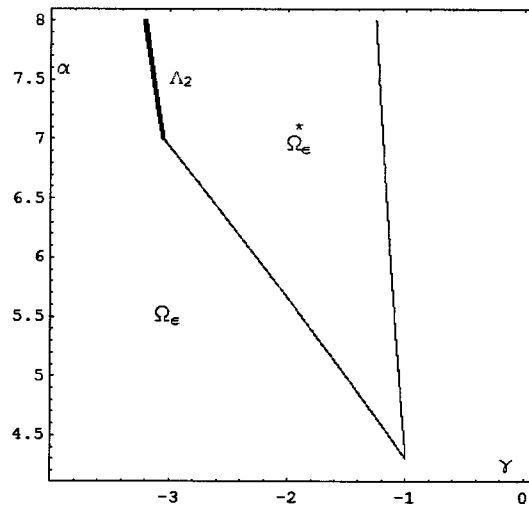


Figura 4.48: Curva isentrópica Λ_2 no espaço dos parâmetros.

Considerações finais

Como referimos anteriormente, é reconhecida a importância de métodos e técnicas matemáticas no estudo de sistemas fisiológicos que exibem uma dinâmica complexa. Recorrendo a elementos da teoria dos sistemas dinâmicos, torna-se possível caracterizar e quantificar a complexidade das estruturas. A análise detalhada de determinadas aplicações no intervalo surgiu como um contexto adequado para a descrição de interessantes propriedades qualitativas da dinâmica de modelos, que representam a actividade eléctrica de células excitáveis. De entre tais propriedades destaca-se o comportamento caótico que, com o estudo dos invariantes topológicos, se apresenta com um carácter estruturado.

Perante a evidência da existência de caos, somos convidados a reflectir sobre o seu papel em neurofisiologia, em particular nos sistemas neuronais. Por que razão a evolução seleccionou o caos como uma característica aparentemente típica dos sistemas neuronais?

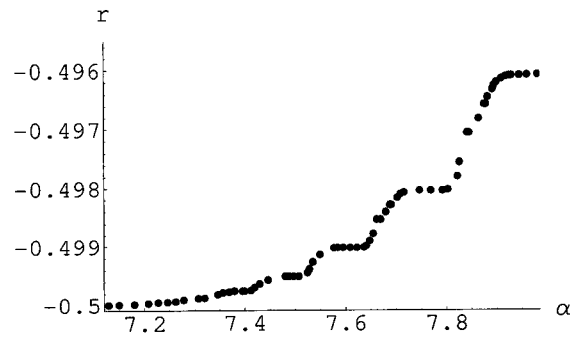


Figura 4.49: Variação do invariante topológico r com α , para $(\gamma, \alpha) \in \Lambda_2$.

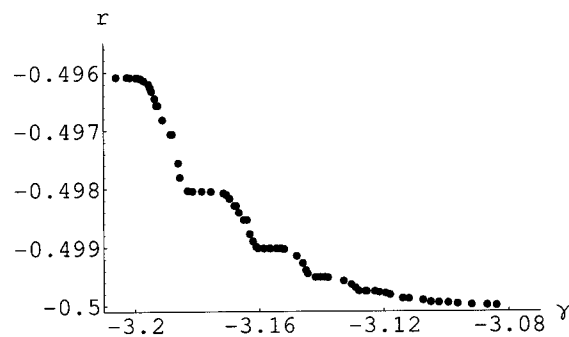


Figura 4.50: Variação do invariante topológico r com γ , para $(\gamma, \alpha) \in \Lambda_2$.

Que realizações podem ser alcançadas com esta escolha? Ou, de outro modo, o que não pode ser atingido com a escolha do comportamento regular? Estas perguntas delicadas, de inegável pertinência, são objecto da reflexão recente de vários pensadores [Ra Ab 98]. Um dos aspectos centrais de tal reflexão consiste em compreender como o caos é aplicado pelos sistemas neuronais para atingir objectivos funcionais verdadeiramente importantes. Este tipo de questões distingue-se claramente de uma abordagem clássica, preocupada em conhecer onde reside a origem do caos na estrutura do neurónio. As interrogações apresentadas ultrapassam as questões puramente técnicas e talvez não tenham uma resposta

definitiva.

O comportamento caótico de um sistema é caracterizado pela exploração aperiódica de vastas regiões do espaço de fases do sistema, o que pode promover princípios seguros de adaptabilidade a um meio em constante alteração. Este comportamento distingue-se das oscilações regulares, rigidamente confinadas a uma região particular do espaço de fases.

A possibilidade de assumir uma grande diversidade de estados no espaço de fases pode conferir ao sistema uma riqueza que lhe permite responder prontamente aos estímulos do ambiente que o envolve, protagonizando transições entre diferentes padrões de comportamento.

Determinadas características dos sistemas neuronais são particularmente difíceis de compreender sem a consideração da natureza caótica dos neurónios. O facto dos neurónios caóticos poderem sincronizar, criar e transmitir informação sugere que o comportamento caótico desempenha um papel crucial na evolução e permite uma actividade colectiva na realização de um fim comum.

Os assuntos tratados ao longo deste trabalho são particularmente interessantes e encerram aspectos que ainda não foram objecto de qualquer análise. Por exemplo, seria importante apresentar uma caracterização detalhada das dinâmicas caóticas associadas a sistemas bidimensionais. Por conseguinte, a investigação aqui desenvolvida não se esgota nestas linhas e constitui uma motivação entusiasmada para a realização de novos estudos.

Bibliografia

- [Ab 96] Abarbanel, H, Huerta, R., Rabinovich, M., Rulkov, N., Rovat, P., e Selverston, A., *Synchronized action of synaptically coupled chaotic model neurons*. Neural Computation, 8, (1996), 1567-602
- [Ad Ko McA 65] Adler, R., Konheim, A. e McAndrew, M., *Topological entropy*, Trans. Am. Math. Soc. 114 (1965), 309-319.
- [Al La SR 96] Almeida, P., Lampreia, J. P. e Sousa Ramos, J. , *Topological invariants for bimodal maps*, Iteration theory (Batschuns, 1992), World Sci. Publishing, River Edge, NJ, (1996), 1-8.
- [At 80] Atwater, I., Dawson. C. M., Scott, A., Eddlestone, G. and Rojas, E., *Oscillatory behavior in electrical activity from pancreatic β -cell*, J. of Horm. Metabol. Res. 10, (1980), 100-107.
- [Ba Sp Tr 94] Balmforth, N., Spiegel, E. e Tresser, C., *The topological entropy of one-dimensional maps: approximation and bounds*, Phys. Rev. Lett. 80, (1994), 80-83.
- [Be 83] Bélair, J. e Glass, L., *Self similarity in periodically forced oscillators*. Physics Letters 96A, (1983), 113-116.

- [Bo Fr 76] Bowen, R. e Franks, J., *The periodic points of maps of the disk and the interval*, Topology 15, (1976), 337-342.
- [Ca 01] Cazelles, B., Courbage, M. e Rabinovich, M., *Anti-phase regularization of coupled chaotic maps modelling bursting neurons*, Europhys. Lett. 56, (2001), 504-509.
- [Ch 83] Chay, T. R., Keizer, J., *Minimal model for membrane oscillations in the pancreatic β -cell*, Biophysical Journal 42, (1983), 181-190.
- [Ch 85] Chay, T. R., *Chaos in a three-variable model of an excitable cell*, Phys. D 16, (1985), 233-242.
- [Co Ec 80] Collet, P. e Eckmann, J., *Iterated maps on the interval as dynamical Systems*, Progress on Physics, Vol. I, Birkhäuser-Boston, Boston, (1980).
- [De 86] Devaney, R., *An introduction to chaotic dynamical systems*, Benjamin Cummings Publishing Co. Inc. (1986).
- [DeV 01] De Vries, G., *Bursting as an emergent phenomenon in coupled chaotic maps*, Phys. Rev. E. 64, (2001), 051914.
- [DeV 03] De Vries, G., *The effect of coupling, noise, and heterogeneity on bursting oscillations*, Can. Appl. Math. Q., 11, (2003), 29-50.
- [Du 01] Duarte, J., *Soluções Harmónicas e Caos no Sistema de Fitzhugh-Nagumo Submetido a um Estímulo Periódico*, Tese de Mestrado, IST, (2001).

- [Du Ra 03] Duarte, J. e Sousa Ramos, J., *Topological entropy as a measure of chaos in forced excitable systems*, Int. J. Pure Appl. Math. 4 no. 2, (2003), 165–180.
- [Du Ra 05] Duarte, J. e Sousa Ramos, J. , *Topological invariants in forced piecewise-linear FitzHugh-Nagumo-like systems*, Chaos, Solitons and Fractals 23, (2005), 1553-1565.
- [Du Si Ra A] Duarte, J., Silva, L. e Sousa Ramos, J., *Types of bifurcations of FitzHugh-Nagumo maps*, aceite para publicação e a aparecer em Nonlinear Dynamics (Springer).
- [Du Si Ra B] Duarte, J., Silva, L. e Sousa Ramos, J., *Low-dimensional dynamics of cardiac arrhythmias*, submetido (2004).
- [Du Si Ra C] Duarte, J., Silva, L. e Sousa Ramos, J., *Computation of the topological entropy in chaotic biophysical bursting models for excitable cells*, aceite para publicação e a aparecer em Discrete Dynamics in Nature and Society.
- [Du Si Ra D] Duarte, J., Silva, L. e Sousa Ramos, J., *Symbolic dynamics in the study of bursting electrical activity*, Difference Equations and Discrete Dynamical Systems, Proc. of 9th Int. Conference (University of Southern California), Los Angeles (USA), August 2 - 7, 2004, 336pp. (World Scientific, October 2005).

- [Du Si Ra E] Duarte, J., Silva, L. e Sousa Ramos, J., *The influence of coupling on chaotic maps modelling bursting cells*, Chaos, Solitons and Fractals 28, (2006), 1314-1326.
- [G1 82A] Glass, L. e Perez, R., *Fine structure of phase locking*, Phys. Rev. Lett. 48, (1982), 1772-1775.
- [G1 83] Glass, L., Guevara, M. R., Shrier, A. e Perez, R., *Bifurcation and chaos in a periodically stimulated cardiac oscillator*, Physica 7D, (1983), 89-101.
- [G1 84A] Glass, L., Guevara, M. R., Bélair, J., e Shrier, A., *Global bifurcations of a periodically forced biological oscillator*, Phys. Rev. A 29, (1984), 1348-1357.
- [Gu 77] Guckenheimer, J., *On the bifurcations of maps of the interval*, Invent. Math. 39, (1977), 165-178 .
- [Gu Ho 83] Guckenheimer, J. e Holmes, P., *Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector fields*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, (1983).
- [Gu 81] Guevara, M. R., Glass, L., e Shrier, A., *Phase locking, period doubling bifurcations and irregular dynamics in periodically stimulated cardiac cells*, Science 214, (1981), 1350-1353.

- [Hi Ro 84] Hindmarsh J. L. and Rose R. M., *A model of neuronal bursting using three coupled 1st order differential equations*, Proc. R. Soc. London B221, (1984), 87-102.
- [Ho Hu 52] Hodgkin, A. L. and Huxley, A. F., *A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in a nerve*, Journal of Physiology 117, (1952), 500-544.
- [Ho Iz 97] Hoppensteadt, F. C. and Izhikevich, E.M., *Weakly Connected Neural Networks*, Springer-Verlag, New York, (1997).
- [Iz 00] Izhikevich E. M., *Neural excitability, spiking and bursting*, International Journal of Bifurcation and Chaos 10, (2000), 1171-1266.
- [Iz 02] Izhikevich E. M., *Resonance and selective communication via bursts in neurons having subthreshold oscillations*, BioSystems 67, (2002), 95-102.
- [Iz 03] Izhikevich E. M., Desai N., Walcott E. and Hoppensteadt F. C., *Bursts as a unit of neural information: selective communication via resonance*, Trends in Neurosci. 26, (2003), 161-167.
- [Jo Wu 97] Johnston, D. and Wu, S., *Foundations of Cellular Neurophysiology*, MIT Press, Cambridge, Ma and London, (1997).
- [Ke Sn 98] Keener, J. and Sneyd, J., *Mathematical Physiology*, Springer, New York, Berlin, Heidelberg, (1998).
- [La Lo 02] Laing C. R. and Longtin A., *A two variable model of somaticdendritic interactions in a bursting neuron*, Bull. Math. Biol. 64, (2002), 829-860.

- [La SR 93] Lampreia, J. P. e Sousa Ramos, J., *Trimodal Maps*, International Journal of Bifurcation and Chaos, Vol.3, No.6 (1993). 1607-1617.
- [La SR 97] Lampreia, J. P. e Sousa Ramos, J., *Symbolic dynamics of bimodal maps*, Portugal. Math. 54, (1997), 1-18.
- [Li 97] Lisman J. E., *Bursts as a unit of neuronal information: making unreliable synapses reliable*, Trends in Neurosci. 20, (1997), 28-43.
- [Ma 76] May, R., *Simple mathematical models with very complicated dynamics*, Nature 261, (1976), 459-467.
- [Ma GI 77] Mackey, M. C., e Glass, L., *Oscillation and chaos in physiological control systems*, Science 197, (1977), 287-289.
- [Ma Se SR 03] Martins, N., Severino, R. e Sousa Ramos, J., *Isentropic real cubic maps*. Dynamical systems and functional equations (Murcia, 2000). Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg. 13 no. 7, (2003), 1701-1709.
- [Me 05] Medvedev, G. S., *Reduction of a model of an excitable cell to a one-dimensional map*, preprint.
- [Me St 93] Melo, W. e Strien, S., *One dymensional dynamics*, Springer (2003).
- [Mi Th 88] Milnor, J. e Thurston, W., *On iterated maps on the interval*, in: J. C. Alexander (ed.) Proceedings Univ. Maryland 1986-1987. Lect. Notes in Math. 1342, Springer Verlag, Berlin, New York, (1988), 465-563.
- [Mi Sz 80] Misiurewicz, M. e Szlenk, W., *Entropy of piecewise monotone mappings*, Studia Math. 67, (1980), 45-63.

- [Ot Wa 94] Othmer, H. G. e Watanabe, M., *Resonance in excitable systems under step function forcing. I Harmonic solutions*, Adv. in Math. and Sci. Applics. 4, (1994), 399-441.
- [Ot Wa Xi 96] Othmer, H. G., Watanabe e Xie, M., *Resonance in excitable systems under step function forcing. II. Subharmonic solutions and persistence*, Physica D 98, (1996), 75-110.
- [Ot Xi 99] Othmer, H. G. e Xie, M., *Subharmonic resonance and chaos in forced excitable systems*, J. Math. Biol. 39, (1999), 139-171.
- [Pa Me 78] Palis, J. e Melo, W., *Introdução aos sistemas dinâmicos*, Projecto Euclides, IMPA, (1978).
- [Pe 82] Perez, R. e Glass, L., *Bistability, period doubling bifurcations and chaos in a periodically forced oscillator*, Physics Letters 90A, (1982), 441-443.
- [Ra Ab 98] Rabinovich, M. I. and Abarbanel, H. D. I., *The role of chaos in neural systems*, Neuroscience 87, 1 (1998), 5-14.
- [Ra Se 04] Ramos, M., Correia Ramos, C., Severino, R. e Sousa Ramos, J., *Topological invariants of a chaotic pendulum*, Int. J. Pure Appl. Math. 10, no. 2, (2004), 209-226.
- [Ri 85] Rinzel, J., *Ordinary and partial differential equations*, Lect. Notes Math. 1151, Springer-Verlag (1985), 304-316.
- [Ro 71] Rothschild, J., *On the computation of the topological entropy*, Tese de Doutorado, CUNY, 1971.

- [Ro Ge Gi 00] Rocsoreanu, C., Georgescu, A. e Giurgiteanu, N., *The FitzHugh-Nagumo model Bifurcation and dynamics*, Kluwer Academic Publishers, (2000).
- [Ru 01] Rulkov N. F., *Regularization of synchronized chaotic bursts*, Phys. Rev. Lett. 86, (2001), 183-186.
- [Ru 02] Rulkov N. F., *Modeling of spiking-bursting neuronal behavior using two-dimensional map*, Phys. Rev. E. 65, (2002), 041922.
- [Se 00] Severino, R. *Invariantes Algébricos em Sistemas Dinâmicos Discretos*. Tese de doutoramento IST (2000).
- [Sh Ri 91] Sherman, A., and Rinzel, J., *Model for synchronization of pancreatic β -cells by gap-junctions*, Biophys. J. 59, (1991), 547-559.
- [Sh Ri 92] Sherman, A., and Rinzel, J., *Rhythmogenic effects of weak electronic coupling in neural models*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89, (1992), 2471-2474.
- [Sh 64] Sharkovsky, A., *Coexistence of cycles of a continuous map of a line into itself*, Ukr. Math. Z. 16, (1964), 61-71.
- [Si 78] Singer, D., *Stable orbits and bifurcations of maps of the interval*, SIAM J. Appl. Math. 35, (1978), 260-267.
- [SR 82] Sousa Ramos, J., *Problemas da contagem e enumeração das dinâmicas na ordem do caos*, 1º Encontro Internacional de Álgebra e Aplicações, Coimbra, resumo Linear Algebra and Applications, (1982).

- [Wi 80] Winfree, A. T.; *The geometry of biological time*, Springer-Verlag, New York 1980.