

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS

INSTITUTO DE FÍSICA

**Sistemas Dinâmicos Excitáveis sob a
Ação de Ruídos não-Gaussianos**

José Ricardo Rodrigues Duarte

Alagoas - Brasil

Março - 2011

JOSÉ RICARDO RODRIGUES DUARTE

Sistemas Dinâmicos Excitáveis sob a Ação de Ruídos não-Gaussianos

Tese apresentada ao Instituto de Física da Universidade Federal de Alagoas, como parte dos requisitos do Programa de Pós-Graduação em Física, para obtenção do título de Doutor em Ciências.

Orientador: Prof^o. Dr. Marcelo Leite Lyra

Alagoas - Brasil

Março - 2011

Catlogação na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico

Bibliotecária Responsável: Helena Cristina Pimentel do Vale

D812s

Duarte, José Ricardo Rodrigues.

Sistemas dinâmicos excitáveis sob a ação de ruídos não-gaussianos / José Ricardo Rodrigues Duarte. – 2011.

104 f. : il. tabs., grafs.

Orientador: Marcelo Leite Lyra.

Tese (doutorado em Física da Matéria Condensada) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Física. Maceió, 2011.

Bibliografia: f. 82-93.

Apêndices: f. 94-104.

1. Dinâmica neural. 2. Motores brownianos. 3. Ressonância estocástica.
4. Ruído não-gaussiano. I. Título.

CDU: 535.337



Universidade Federal de Alagoas
Instituto de Física
Programa de Pós Graduação em Física

BR 104 km 14. Campus A.C. Simões
Cidade Universitária
Tabuleiro dos Martins
57072-970 Maceió - AL. Brasil
FONE : (82) 3214-1423/FAX 3214-1645

**PARECER DA BANCA EXAMINADORA DE DEFESA DE
TESE DE DOUTORADO**

**“Sistemas Dinâmicos Excitáveis sob a Ação de
Ruídos não-Gaussianos”**

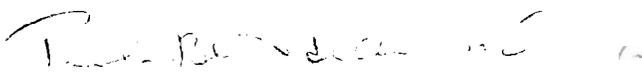
por

José Ricardo Rodrigues Duarte

A Banca Examinadora composta pelos professores Marcelo Leite Lyra (orientador), do Instituto de Física da Universidade Federal de Alagoas, Paulo Roberto de Araújo Campos, do Departamento de Física da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Viviane Moraes de Oliveira, do Departamento de Física da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rodrigo de Paula Almeida Lima, do Instituto de Física da Universidade Federal de Alagoas e Iram Marcelo Gléria do Instituto de Física da Universidade Federal de Alagoas consideram o candidato aprovado com grau “A”.

Maceió, 25 de março de 2011


Prof. Marcelo Leite Lyra


Prof. Paulo Roberto de Araújo Campos


Prof. Viviane Moraes de Oliveira


Prof. Rodrigo de Paula Almeida Lima


Prof. Iram Marcelo Gléria

Dedico este trabalho a meus pais,
Joaquim (*in memoriam*) e Edite,
pelos exemplos de perseverança,
coragem e dignidade diante de
todas as adversidades.

AGRADECIMENTOS

O ato de agradecer, em poucas linhas, às pessoas que contribuíram para a realização deste trabalho, dentro da dimensão que elas realmente merecem, não é uma tarefa fácil. Mesmo consciente do risco, não poderia deixar de expressar minha gratidão aos que encorajaram-me a desenvolver e concluir esta tese. De modo especial quero agradecer:

Ao Prof^o. Marcelo Lyra pela valiosíssima orientação, pela paciência e dedicação a este trabalho. Sua sabedoria e seu profissionalismo são minhas inspirações. Espero que a amizade e a colaboração permaneçam por muitos anos.

Aos Prof^{os}. Paulo Campos e Viviane Oliveira da UFRPE (Universidade Federal Rural de Pernambuco), Iram Gléria e Rodrigo Lima do IF-UFAL, pelos comentários e contribuições significativas, enquanto membros da banca examinadora, para a versão final da tese.

Aos Prof^{os}. Viswanathan Gandhi (Quântica I e Mecânica Estatística, além das inúmeras e ricas discussões!), Iram Gléria (Eletro I), Evandro Gouveia (Eletro II), Francisco Fidelis (Transições de Fases e Excitações Elementares) e Solange Bessa (Quântica II) pelas disciplinas ministradas. A todos os demais professores e servidores do IF-UFAL pelas atividades desempenhadas com dedicação.

Aos amigos da “Bat-Caverna” (nunca descobrimos quem era a “Mulher-Gato”), Marcelo Felisberto, Adriano Malta, Ildemir Ferreira e Adelino Lima. Meu especial agradecimento ao amigo Marcelo Felisberto pelo apoio nas horas difíceis. Aos demais amigos e amigas da Pós: Wagner da Silva, Socorro Seixas, Wandearley Dias, Elton Malta, Vinícius Manzoni, Agnaldo dos Santos, Jorge Rocha, Askery Canabarro, André Moura, Arlan Ferreira, Itamar Vidal, Caio Faustino, Cícero Rita, Nuccia Carla, Fábio Zanetti, Amadeu Bandeira, Ítalo Oliveira, Samuel Albuquerque e Willamys Silva. Obrigado a todos vocês pelo companheirismo no trabalho e pela acolhida neste Instituto.

Ao Prof^o. Pimentel do DF-UFPI (Departamento de Física da Universidade Federal do Piauí). Desde minha iniciação científica vejo seu empenho em motivar e qualificar a formação dos alunos visando o crescimento do DF-UFPI.

Aos Prof^s. Edney Chirol, Raimunda Carvalho, Cristiany Araújo e Alexandro Chagas do IFPI (Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Piauí) pelas sugestões para a redação final da tese.

À FAPEAL (Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Alagoas), à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela oportunidade e apoio financeiro para o desenvolvimento desta pesquisa. Ao IF-UFAL pela estrutura física e computational oferecidas aos estudantes.

Finalmente, um agradecimento especial à minha família. À minha esposa Regina pelo amor, companheirismo e compreensão em todos os momentos. Aos meus irmãos Rogério, Irene, Ioneide e à minha sobrinha Laysa pelo apoio, confiança e incentivo para seguir sempre em frente. A meus pais, Joaquim (que, por pouco, não dividiu esta felicidade comigo) e Edite, por proporcionarem aos filhos a melhor educação que podiam. Eles são meus exemplos de vida, de dignidade e perseverança. Obrigado também aos demais familiares e amigos no Piauí que contribuíram direta ou indiretamente para este trabalho.

Obrigado a todos!

Resumo

Sistemas físicos fora do equilíbrio termodinâmico apresentam excitabilidade e irreversibilidade. A excitabilidade é responsável pela grande sensibilidade desses sistemas a estímulos externos enquanto a irreversibilidade está associada à dissipação de energia. As flutuações térmicas, inevitáveis em qualquer sistema real, surgem devido à interação entre as inúmeras partículas do meio. Para tais sistemas uma das melhores abordagens é dada pela Mecânica Estatística de não-equilíbrio, uma vez que é praticamente impossível uma abordagem individualizada das equações de movimento. Muitos trabalhos na literatura atual utilizam uma modelagem estocástica gaussiana (sem correlação) para representar as flutuações. No entanto, há um número crescente de trabalhos que relatam a ocorrência de flutuações correlacionadas, principalmente em sistemas biológicos. Nesta tese nós investigamos a influência da distribuição estocástica não-gaussiana sobre as propriedades de dois modelos excitáveis representativos. No primeiro, estudamos a influência da distribuição sobre a dinâmica neural através do mecanismo de ressonância estocástica (RE). No segundo, abordamos o mecanismo do efeito catraca (EC) sobre o transporte direcionado de partículas. Nos dois sistemas utilizamos um ruído colorido não-gaussiano com distribuição tipo lei de potência obtido através de um processo multiplicativo aleatório (PMA). Esse processo permite o ajuste fino do expoente de decaimento assintótico da lei de potência. As condições de otimização são relatadas. Em particular, obtivemos que as condições de otimização para a ressonância e para o transporte direcionado em catracas brownianas são atingidas para um valor finito do expoente da distribuição estocástica que representa um caráter fortemente não-gaussiano. Como flutuações não-gaussianas ocorrem com muita frequência nos sistemas naturais, acreditamos que o caráter não-gaussiano pode otimizar a eficiência dos mecanismos estocásticos de transporte em micro e nanoescala.

Palavras-chave: Dinâmica Neural. Motores Brownianos. Ruído Não-Gaussiano.

Abstract

Physical systems far from thermodynamic equilibrium present excitability and irreversibility. The excitability is responsible for the great sensitivity of these systems to external stimuli while the irreversibility is associated with energy dissipation. The thermal fluctuations, inevitable in any real system, arise due to the interaction between many particles of the system. For such systems one of the best approaches is given by the non-equilibrium Statistical Mechanics, since it is virtually impossible an individualized approach of the motion equations. Many works in the current literature use a Gaussian stochastic modeling (without correlations) to represent the fluctuations. However, there is a growing number of studies reporting the occurrence of correlated fluctuations, mainly related to biological systems. In this thesis we investigate the influence of non-Gaussian stochastic distribution on the properties for two representative excitable models. In the first model we study the influence of distribution on the neural dynamics through the stochastic resonance (SR) mechanism. In the second model we approach the ratchet effect (RE) on directed transport of particles. In both systems we use a non-Gaussian power-law distributed noise obtained through a random multiplicative process (RMP). This process allows a fine tuning of the asymptotic power-law decay exponent. The optimization conditions are reported. In particular, we show that the optimization conditions for resonance and directed transport in Brownian ratchets are reached for a finite decay exponent of the stochastic distribution that represents a strong non-Gaussian character. As non-Gaussian fluctuations occur with great frequency in natural systems, we believe that the non-Gaussian character can optimize the efficiency on the stochastic transport mechanisms in micro and nanoscale.

Keywords: Neural Dynamics. Brownian Motors. Non-Gaussian Noise.

Sumário

1	Introdução Geral	10
1.1	Introdução	10
1.2	As Flutuações Térmicas e o Movimento Browniano	13
1.3	Motivação para a Pesquisa	15
1.4	Objetivos e Organização da Tese	18
2	Propriedades de Sistemas Dinâmicos Excitáveis e Alguns Mecanismos Estocásticos de Transporte	20
2.1	Sistemas Dinâmicos Excitáveis	20
2.2	Ressonância Estocástica	23
2.3	Dinâmica Neural	25
2.3.1	Geração de um Potencial de Ação	27
2.3.2	O Modelo Integra-e-Dispara com Vazamento	31
2.3.3	Caracterização da Ressonância Estocástica na Dinâmica Neural	34
2.4	Motores Brownianos	36
2.4.1	O Meio Biológico e as Flutuações Térmicas	37
2.4.2	Auto-Propulsão \times Difusão	38
2.4.3	Catracas Brownianas	40
3	Dinâmica Estocástica	46
3.1	Equações Diferenciais Estocásticas	46
3.2	O Ruído Branco e o Processo de Wiener	47

SUMÁRIO

3.2.1	Termo de Ruído Aditivo	51
3.2.2	Termo de Ruído Multiplicativo	52
3.3	Processo Multiplicativo Aleatório	54
3.4	Simulação Numérica	56
4	Sistemas Dinâmicos Excitáveis sob a Ação de Ruídos não-Gaussianos	58
4.1	Séries Temporais	58
4.2	Ressonância Estocástica Induzida por Distribuição Estocástica não-Gaussiana	61
4.2.1	O Potencial de Membrana	64
4.2.2	Distribuição dos Tempos de Primeira Passagem	65
4.2.3	Curvas de Ressonância	66
4.2.4	Intensidade Ótima de Ruído	67
4.3	Motor Browniano sob a Ação de um Ruído não-Gaussiano	69
4.3.1	O Potencial Tipo Catraca Liga-Desliga	69
4.3.2	Gradiente Característico	71
4.3.3	Evolução Temporal	72
4.3.4	Corrente Ótima Direcionada de Partículas	73
5	Considerações Finais	76
5.1	Relevância dos Resultados	79
5.2	Perspectivas e Trabalhos Futuros	80
	Referências	82
A	Apêndice: Algumas Definições Estatísticas	94
B	Apêndice: Solução Estacionária para a Equação de Fokker-Planck	99

Capítulo 1

Introdução Geral

1.1 Introdução

No início do século XX, mais precisamente no ano de 1905, a comunidade científica foi surpreendida com a publicação de cinco artigos escritos por um jovem, até então desconhecido, que causaram uma profunda mudança na forma como alguns dos problemas mais intrigantes da época eram abordados. A raiz desses problemas estava, essencialmente, na inadequação das leis de Newton quando aplicadas a partículas subatômicas ou a corpos com velocidades apreciáveis, quando comparadas à velocidade da luz. Foi então que Albert Einstein surgiu com seus trabalhos revolucionários. Em um desses trabalhos, e também em sua tese de doutorado, ele tratava do estudo dos movimentos de partículas microscópicas, como átomos e moléculas, e sua relação com as leis da termodinâmica [1]. A relação entre o mundo microscópico dos átomos e moléculas e o universo macroscópico regido tanto pelas variáveis termodinâmicas quanto pelas leis de Newton despertavam não só a atenção do próprio Einstein como a de parte da comunidade científica da época.

De uma forma geral, a Física estava alicerçada na mecânica de Newton, no eletromagnetismo de Maxwell e na termodinâmica de Clausius e, mais recentemente,

de Boltzmann. Um aspecto comum a todos estes contextos é o estudo da interação entre uma ou mais partículas e o meio que as cerca. Esse problema continua em aberto atualmente, dependendo do grau de liberdade, da natureza da interação e da quantidade de partículas envolvidas no sistema. De acordo com a Mecânica Estatística, um sistema macroscópico é constituído de muitas partículas, caracterizadas por micro-estados, interagindo constantemente entre si. Dessa forma seria impossível escrever as equações de movimento para todas as partículas, pois não teríamos condições de conhecer todos os micro-estados do sistema e apenas uma abordagem estatística seria possível.

Em relação à interação entre o sistema físico de interesse e o meio que o cerca, o problema surge quando impomos condições mais realísticas às interações. Essas interações de caráter mais realístico podem ter natureza térmica, eletromagnética ou ambas e são consideradas como flutuações do meio ou simplesmente o ruído produzido pelo mesmo. Essas flutuações (e a consequente dissipação de energia no meio) contribuem para a irreversibilidade observada nos sistemas naturais fora do equilíbrio termodinâmico. Para tais sistemas uma das melhores abordagens é dada pela Mecânica Estatística de não-equilíbrio [2]. O ruído e as flutuações do meio estão, inevitavelmente, presentes nesses sistemas naturais (como reações químicas, sistemas neurais, lasers, dinâmica climática, etc), pois é praticamente impossível isolar perfeitamente um sistema físico de seu meio (que, de acordo com alguns modelos utilizados pela Termodinâmica, pode ser considerado como um reservatório térmico constituído de um número muito grande de osciladores harmônicos). Mesmo a temperatura zero, quando as flutuações térmicas se anulam, há uma interação com reservatórios de temperatura zero, que são fontes de ruído quântico.

A importância do estudo de como as flutuações ou perturbações de um meio podem interferir na dinâmica de um determinado sistema físico ficou mais evidente a partir do trabalho original de Einstein sobre o movimento browniano. A partir desse ponto, houve um crescente interesse na investigação das propriedades de sistemas com flutuações e dos mecanismos de transporte desses sistemas. Benzi *et al* [3]

evidenciaram o papel das flutuações em sistemas dinâmicos sujeitos a forças periódicas e perturbações aleatórias, caracterizando o mecanismo que ficou conhecido como ressonância estocástica (RE) e, posteriormente, utilizaram esse mecanismo para investigar a dinâmica nas mudanças climáticas [4]. No modelo utilizado por Benzi *et al*, o clima global é representado como um potencial biestável, onde um dos mínimos representa a temperatura que identifica a era glacial. A modulação da excentricidade da órbita terrestre é representada por um sinal periódico fraco e as flutuações anuais da radiação solar são modeladas como um ruído branco gaussiano. No início da década de 90, Stocks *et al* [5, 6] descobriram uma forma de RE em sistemas monoestáveis, um oscilador sobreamortecido. Desde então verificou-se que alguns fenômenos estocásticos, como o de RE, estão geralmente relacionados a sistemas dinâmicos os quais, considerando uma determinada faixa de frequência, exibem um aumento na sensibilidade em relação a pequenas perturbações.

Em contraste aos sistemas biestáveis, os sistemas monoestáveis possuem somente um estado estável, que também é denominado estado de repouso, mas, por outro lado, possuem um limiar de disparo e um estado excitado. Após o cruzamento do limiar de disparo, o estado excitado decai, depois de um tempo relativamente longo (em comparação à taxa de relaxação de pequenas perturbações em torno do estado estável), ao estado de repouso. Como a dinâmica desses dois sistemas, monoestáveis com barreira de ativação e biestáveis, pode ser favorecida por propriedades estocásticas, podemos considerá-los como sistemas excitáveis por flutuações do meio. Muitos trabalhos recentes relatam a influência de RE, principalmente, em sistemas excitáveis biológicos, tais como redes de neurônios do cérebro de mamíferos [7], na transmissão e recepção de sinais por neurotransmissores [8], na área de processamento da visão no cérebro humano [9] e no comportamento de acasalamento entre algumas espécies de insetos [10].

Outros mecanismos estocásticos de transporte geralmente associados a sistemas excitáveis são os motores brownianos (MB) ou catracas brownianas (CB). Um motor browniano é um dispositivo que combina os efeitos do ruído térmico, de

assimetrias espaciais ou temporais do potencial que governa um determinado sistema físico com a taxa de fornecimento de energia a esse sistema para estimular um movimento direcionado de partículas [11, 12]. Por causa dessas condições, os motores brownianos operam fora do equilíbrio termodinâmico e alguns conceitos como a teoria da resposta linear, relações de flutuação-dissipação e balanço detalhado não podem ser aplicados. Muitos sistemas biológicos em níveis microscópicos podem utilizar as propriedades de transporte dos motores moleculares, por exemplo, para a sintetização de moléculas [13, 14]. Nesse nível, as forças de arrasto e o ruído térmico prevalecem sobre as forças inerciais que dominam nos sistemas macroscópicos ¹.

1.2 As Flutuações Térmicas e o Movimento Browniano

O movimento browniano recebeu este nome em homenagem a Robert Brown quando observou, na primeira metade do século XIX, que partículas de pólen dissolvidas em água desenvolviam um movimento incessante e errático. Esse mesmo movimento também foi observado em relação a partículas inorgânicas de cinza. Mostrou-se posteriormente que o movimento estava relacionado aos incessantes choques que as partículas de um determinado soluto sofriam devido à colisão com as moléculas do fluido solvente. Com isso, a teoria atômica começava a ganhar espaço entre as teorias de constituição da matéria em níveis microscópicos. No entanto, os energetistas (opositores da teoria atômica) defendiam que a termodinâmica macroscópica não deveria usar tais argumentos por considerá-los metafísicos e não passíveis de medição. No entanto, o trabalho sobre as leis que governam o movimento browni-

¹No capítulo seguinte serão tratados os principais mecanismos de locomoção de organismos na escala microscópica, assim como a competição entre forças inerciais e viscosas.

ano e sua confirmação experimental por Perrin *et al* [15] alguns anos depois foram decisivos para a aceitação da realidade de átomos e moléculas.

A teoria de Einstein do movimento browniano é baseada na semelhança entre o comportamento de soluções e suspensões diluídas, na relação entre o coeficiente de difusão e a viscosidade do meio e numa dedução probabilística da equação da difusão, antecipando-se às teorias modernas de cadeias markovianas. Através desse raciocínio probabilístico, Einstein obteve a expressão do percurso quadrático médio no movimento browniano [16],

$$\langle x^2 \rangle = 2Dt = \frac{RT}{3\pi N_A a \eta} t, \quad (1.1)$$

onde D é o coeficiente de difusão, R a constante universal dos gases, T a temperatura absoluta, a o raio das partículas em estudo (consideradas como esféricas) e η a viscosidade do fluido. Observamos, aqui, a dependência linear entre o percurso quadrático médio $\langle x^2 \rangle$ e o tempo t , uma marca registrada para o movimento. Dessa relação, podemos determinar o número de Avogadro N_A , desde que $\langle x^2 \rangle$ e t possam ser medidos e os valores de T , η e a sejam conhecidos. Uma equação diferencial para o movimento browniano foi escrita por Langevin [17] em 1908, recuperando a relação obtida por Einstein sobre o percurso quadrático médio de uma partícula com movimento browniano. A dinâmica de Langevin é considerada como a descrição mais simples do movimento na presença de flutuações estocásticas. Há um número crescente de aplicações contemporâneas, principalmente em relação ao funcionamento dos motores moleculares reponsáveis pelo metabolismo biológico [18], onde as flutuações são decisivas para a otimização da transmissão de sinais ou para o transporte efetivo de partículas.

1.3 Motivação para a Pesquisa

Como mencionado anteriormente, dentre os mecanismos estocásticos destacam-se dois fenômenos ou efeitos de suma importância: a ressonância estocástica e as catracas brownianas (ou motores brownianos). Combinando os processos assistidos por ruído com as diversas propriedades não lineares dos sistemas excitáveis, temos uma variedade de fenômenos interessantes que estão presentes em muitos dos sistemas naturais e que podem ser observados e medidos. Nossa motivação para a realização deste trabalho está no fato de que muitos desses fenômenos encontram aplicações práticas de interesse físico e biológico.

Como exemplo dessas aplicações podemos citar os trabalhos de Mori *et al* [9] e Matthias *et al* [19].

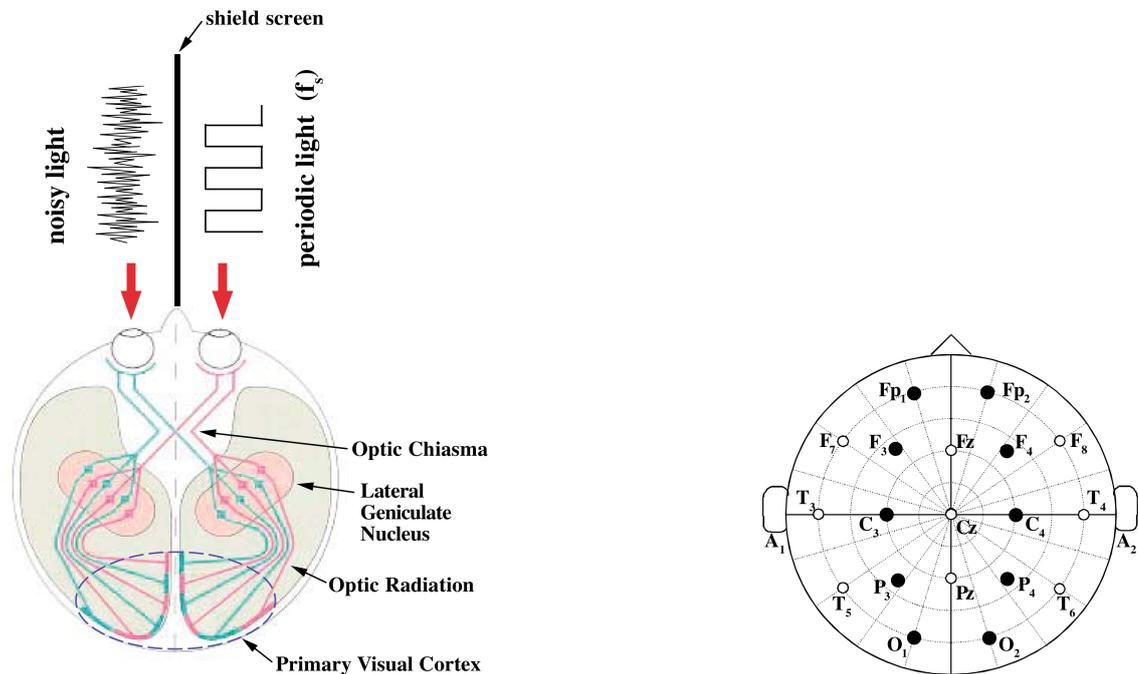


Figura 1.1: Esquema do procedimento experimental utilizado no trabalho de Mori e Kai. A figura da esquerda mostra o estímulo visual para os olhos esquerdo (um sinal ruidoso) e direito (um sinal periódico de onda quadrada). A figura da direita mostra um arranjo, que é padrão internacional, para medidas de ondas cerebrais. Figura retirada e adaptada da Referência [9].

Mori e Kai evidenciaram a ressonância estocástica na área de processamento das imagens do cérebro humano ao investigarem a resposta na percepção visual para 5 indivíduos independentemente (Figuras 1.1 e 1.2). No cérebro humano os estímulos visuais são igualmente divididos entre os hemisférios esquerdo e direito do Córtex Visual Primário (veja a Figura 1.1). Apesar da ligeira diferença na forma da curva para cada indivíduo (pois cada um detecta o estímulo de forma diferente), todos apresentaram uma curva de ressonância em relação à intensidade luminosa captada (veja a Figura 1.2).

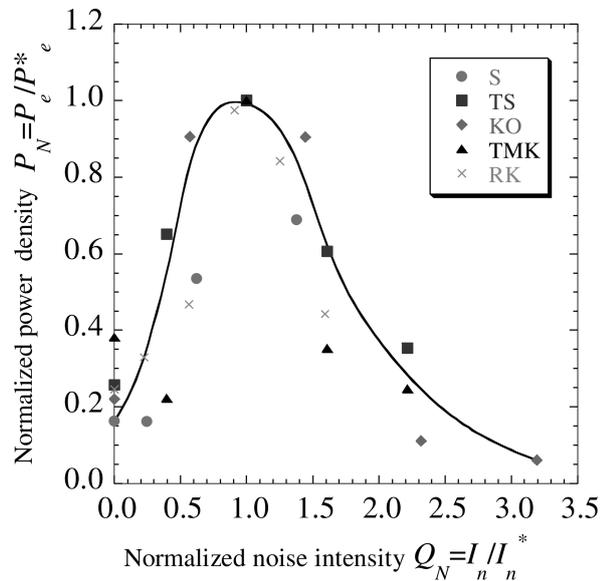


Figura 1.2: Evidência experimental do mecanismo de ressonância estocástica para a otimização da percepção visual humana. A figura mostra a curva característica da ressonância estocástica nas ondas “alpha” no ponto O_1 (no padrão mostrado no lado direito da Figura 1.1) para 5 pessoas. Figura retirada da Referência [9].

Dessa forma, os autores mostraram que existe uma intensidade ótima de ruído capaz de estimular com máxima eficiência a área cerebral do Córtex. Desde que se considere a existência de muitas fontes internas de ruído eletro-químico no cérebro humano, os autores sugeriram que, possivelmente, as altas funções cerebrais (como percepção e cognição) podem explorar o mecanismo de ressonância estocástica.

No trabalho de Matthias *et al*, os autores utilizaram uma matriz tridimensional com micro-poros (veja a Figura 1.3) para a separação de partículas através do efeito catraca. Os canais da matriz porosa são tubos cilíndricos cujos raios variam na direção do eixo principal. A catraca direcional, nesse aparato, consiste de um fluxo oscilante no qual as partículas estão suspensas, ao invés de um campo eletromagnético. A matriz é, então, submersa em um determinado fluido que contém um recipiente de cada lado dos poros da matriz (Figura 1.3-(a)). No começo do processo de separação, as partículas são uniformemente suspensas no fluido. A pressão de uma bomba (que não aparece na figura) induz um fluxo oscilante para frente e para trás através dos poros da matriz. Um movimento direcionado de partículas é induzido pelas assimetrias na geometria dos poros (Figuras 1.3-(b) e (c)), pelas oscilações da pressão aplicada e pelo movimento browniano no fluido (e consequentemente das partículas). Como a direção do movimento das partículas depende do tamanho delas, o processo pode ser usado para uma separação contínua e paralela em micro-escala.

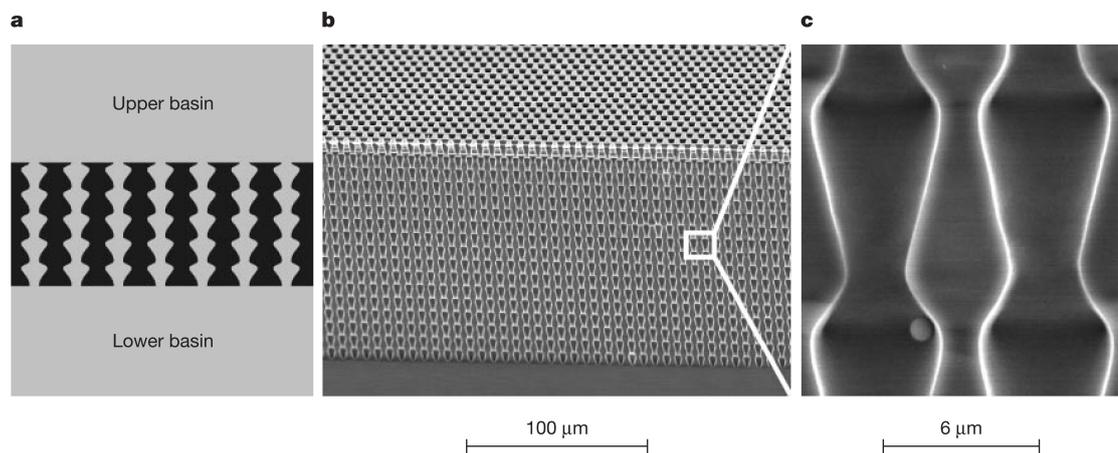


Figura 1.3: Visualização de uma aplicação para o efeito catraca. Em (a) é ilustrada a representação esquemática do aparato. Em (b) uma micrografia ilustra a estrutura tridimensional da matriz de poros e em (c) a micrografia ampliada para a geometria de dois poros. O comprimento de um poro é de $8.4 \mu\text{m}$, seu diâmetro mínimo é de $2.5 \mu\text{m}$ e seu diâmetro máximo é de $4.8 \mu\text{m}$. Figura retirada da Referência [19].

Como mencionado anteriormente, todos esses mecanismos e fenômenos apresentam características comuns, como propriedades de não equilíbrio e processos assistidos por ruído. Dessa forma, este trabalho é motivado pelo estudo da influência das propriedades estocásticas, como correlação e distribuição, sobre sistemas excitáveis por acreditarmos que tais mecanismos são de fundamental importância para as propriedades de transporte de partículas e otimização de sinais em sistemas naturais. Apesar da grande variedade de trabalhos que usam uma modelagem gaussiana para as fontes de ruído, acreditamos que as propriedades de reconhecimento de sinais e o transporte de partículas podem ser otimizadas quando a natureza estocástica das flutuações se distancia do caráter gaussiano.

1.4 Objetivos e Organização da Tese

Na maioria dos trabalhos citados acima a forma de distribuição do ruído era de natureza gaussiana e o ruído não apresentava correlação temporal (neste caso, é comumente chamado de *ruído branco*). A aproximação de ruído branco é apropriada para a modelagem de sistemas onde a escala de tempo que caracteriza a relaxação da auto-correlação do ruído é muito menor que a escala de tempo característica do sistema. O efeito do tempo de correlação finito do ruído em sistemas biestáveis foi investigado por Gammaitoni *et al* [20]. Nesse trabalho, os autores mostraram que o fenômeno de RE é apreciavelmente degradado na presença de ruídos correlacionados temporalmente devido à competição entre o tempo de correlação do ruído e o tempo médio de espera entre duas transições induzidas no sistema.

Mais recentemente observamos um aumento no interesse em estudos de sistemas submetidos a ruídos externos cuja distribuição é não-gaussiana, ou seja, que utilizam uma distribuição tipo lei de potência. O surgimento de algumas evidências experimentais de que tais distribuições ocorrem com razoável frequência, particular-

mente em sistemas biológicos excitáveis [21–23], motiva nosso interesse em relação ao estudo da influência dos processos estocásticos sobre a dinâmica intrínseca de muitos dos sistemas naturais.

Partindo destas e de outras observações pertinentes ao tema, realizaremos neste trabalho um estudo da influência de desvios do caráter gaussiano do ruído sobre fenômenos estocásticos e mecanismos de transporte, como a ressonância estocástica e os motores brownianos, em dois modelos para sistemas dinâmicos excitáveis através de simulações numéricas das equações diferenciais (estocásticas) que regem a dinâmica desses sistemas. Faremos ainda considerações sobre o expoente da lei de potência que governa a distribuição do ruído não-gaussiano e seus efeitos para a otimização da resposta do sistema quando submetido a flutuações dessa natureza.

Com estes objetivos em mente detalharemos, no capítulo seguinte, os mecanismos estocásticos de transporte e as principais propriedades dos sistemas dinâmicos excitáveis que julgamos importantes para a compreensão da tese. No Capítulo 3 faremos uma abordagem sobre as técnicas para resolução das equações diferenciais estocásticas e sobre a geração de um ruído com distribuição tipo lei de potência gerado via processo multiplicativo aleatório (PMA). No Capítulo 4 relataremos os resultados obtidos nas simulações numéricas, assim como as observações pertinentes a estes. No Capítulo 5 faremos um resumo e uma análise final dos resultados obtidos, considerando os principais aspectos observados nas simulações numéricas.

Capítulo 2

Propriedades de Sistemas Dinâmicos Excitáveis e Alguns Mecanismos Estocásticos de Transporte

2.1 Sistemas Dinâmicos Excitáveis

Sistemas que apresentam excitabilidade são comuns em uma grande escala de sistemas naturais. Os exemplos incluem lasers, reações químicas, sistemas neurais e dinâmica climática. Uma propriedade comum a todos esses sistemas excitáveis é a existência de um estado de “repouso”, um estado “excitado” e um estado “refratário” ou estado de “recuperação”. Podemos resumir o comportamento geral de sistemas desse tipo analisando cada etapa mostrada na Figura 2.1: (a) se o sistema não perturbado está no estado de repouso, pequenas perturbações podem somente resultar em respostas lineares de pequena amplitude do sistema. Isso equivale a dizer que se o estímulo é menor que o limiar de disparo do sistema (linha tracejada), a resposta é apenas um movimento de pequena amplitude em torno do estado estável do sistema (representado por um círculo cheio na coluna do meio). (b) Um estímulo que supere

o limiar leva a um ponto instável (círculo vazio na coluna do meio) e a excursões de grande amplitude da variável do sistema, ou seja, faz com que o sistema “dispare”¹. (c) Mesmo para um aumento na amplitude de entrada, não há uma mudança significativa na forma do disparo. (d) Dois estímulos supra-limiais, separados temporal ou espacialmente de acordo com determinadas características do sistema, resultam em dois disparos. (e) Se os dois estímulos supra-limiais estiverem muito próximos, o sistema não responde satisfatoriamente ao segundo estímulo por causa do efeito de recuperação do sistema.

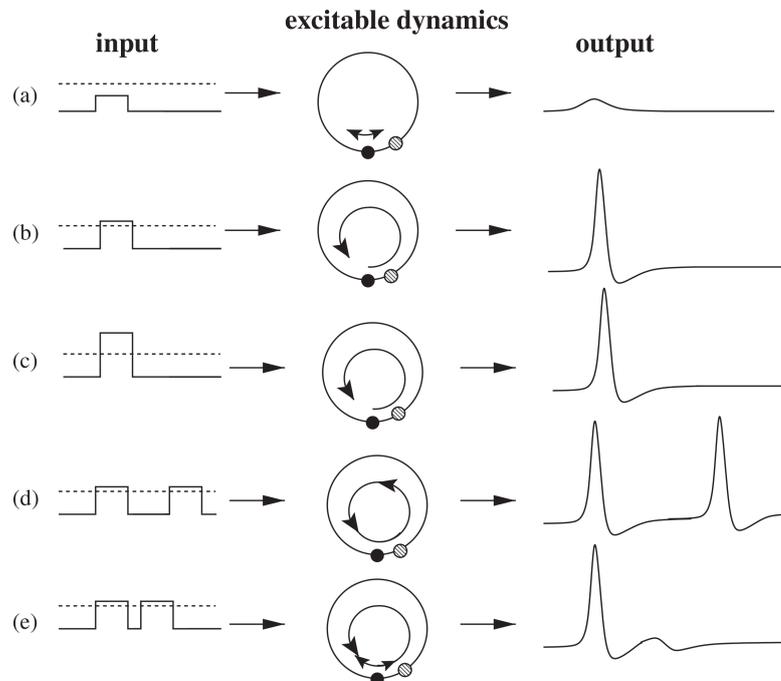


Figura 2.1: Características de um sistema excitável. A coluna da esquerda representa os estímulos de entrada. A coluna do meio representa a dinâmica excitável e a coluna da direita a resposta do sistema. Figura retirada da Referência [26].

Podemos perceber dessa análise que, para perturbações suficientemente fortes, o sistema pode deixar o estado de repouso, indo em direção aos estados excitado e

¹Para exemplificar, no caso da dinâmica neural, isso equivale a dizer que um neurônio, após acumular os estímulos do meio externo, transmitiu uma sinapse para os neurônios vizinhos.

refratário, antes de voltar novamente ao estado de repouso (como ilustram as Figuras 2.1-b e c). Normalmente, esta resposta é extremamente não-linear e acompanhada por uma grande excursão da variável do sistema através do espaço de fase, o que corresponde a um “disparo”. Após esse disparo, o sistema leva um certo tempo para se recuperar antes que qualquer outra excitação possa provocar um segundo disparo (Figuras 2.1-d e e).

Existem muitos trabalhos na literatura sobre sistemas excitáveis determinísticos, isto é, onde não se consideram as interações ruidosas com o meio. A excitabilidade em sistemas determinísticos é bem compreendida, especialmente em aplicações químicas e biológicas, onde existem bons artigos e livros publicados sobre o tema [24, 25]. A excitabilidade é um fenômeno dinâmico típico de sistemas fora do equilíbrio termodinâmico. Essas situações de não equilíbrio podem ser mantidas por vários meios, dependendo do sistema físico de interesse. No caso de lasers, por exemplo, a condição de não equilíbrio é mantida por um bombeamento de energia externa, no caso das reações químicas é o fluxo permanente de matéria e em neurônios a condição de não equilíbrio está associada a uma diferença de potencial através da membrana da célula, originada por um bombeamento de íons.

Não há um consenso na literatura atual sobre a classificação dos sistemas excitáveis [26] mas, de uma forma geral, podemos usar duas classificações: sistemas monoestáveis com barreira de ativação e sistemas multiestáveis. Nesse trabalho, nós utilizamos um modelo de dinâmica neural (o modelo integra-e-dispara com vazamento, que será abordado em detalhes na Seção 2.3.2) para representar um sistema monoestável com barreira de ativação e um modelo de catraca browniana unidimensional para representar um sistema biestável². Nas seções seguintes, nós detalhamos dois dos principais mecanismos de transporte em sistemas fora do equilíbrio - a ressonância estocástica e as catracas brownianas (ou motores brownianos) - assim como

²Aqui, o conceito de biestabilidade está associado aos dois sentidos possíveis para a corrente de partículas numa catraca browniana unidimensional que está sujeita a uma força externa periódica. Não trataremos neste trabalho de sistemas multiestáveis.

detalharemos as principais propriedades dos dois modelos usados para a observação desses mecanismos de transporte.

2.2 Ressonância Estocástica

Alguns dispositivos eletrônicos modernos de comunicação podem apresentar um desempenho insatisfatório quando expostos a fontes de ruídos durante o processo de transmissão dos dados. No entanto, sob certas circunstâncias, uma dose extra de ruído pode, até certo ponto, otimizar o desempenho desses dispositivos. Nesses tipos de dispositivos, o ruído é usado como uma fonte de energia para amplificar o sinal de saída. Esse fenômeno é conhecido atualmente como ressonância estocástica (RE). A ocorrência de RE, ou seja, a amplificação de respostas de meios não lineares a estímulos externos devido a presença de fontes de ruído, tem sido relatada em várias áreas do conhecimento humano [9, 27–32].

A seguir discutiremos as principais propriedades de um modelo genérico de RE: o modelo de uma biestabilidade periódica em um sistema de dois níveis³. O princípio básico que gera o fenômeno de ressonância estocástica é simples de ser explicado. Considere uma partícula muito pesada de massa m movendo-se em um meio de viscosidade Γ na presença de um potencial duplo simétrico $V(x)$ (veja a Figura 2.2). Essa partícula está sujeita a forças com características aleatórias que são, por exemplo, induzidas por um acoplamento térmico. A força estocástica causa transições entre os mínimos do potencial a uma taxa dada pela regra de Kramers [33, 34]:

$$r_K(D) = \frac{\omega_0 \omega_b}{2\pi\Gamma} e^{(-\frac{\Delta V}{D})}, \quad (2.1)$$

onde $\omega_0^2 = V''(x_m)/m$ é a frequência angular quadrática no mínimo do potencial em $\pm x_m$ e $\omega_b^2 = V''(x_b)/m$ a frequência angular quadrática no topo da barreira

³Usaremos este modelo por um motivo didático. Nosso foco, em relação ao mecanismo de RE, é direcionado a um modelo com um estado estável e uma barreira energética de ativação.

localizado em x_b . ΔV é a altura da barreira separando os dois mínimos. Desde que $D = \kappa_B T$, há uma relação entre a intensidade do ruído e o efeito térmico. Kramers usou o conceito de movimento browniano, junto com uma descrição via equação de Fokker-Planck para o estado estacionário, ao descrever o movimento de partículas em relação à transposição de barreiras como um modelo para reações químicas em soluções⁴.

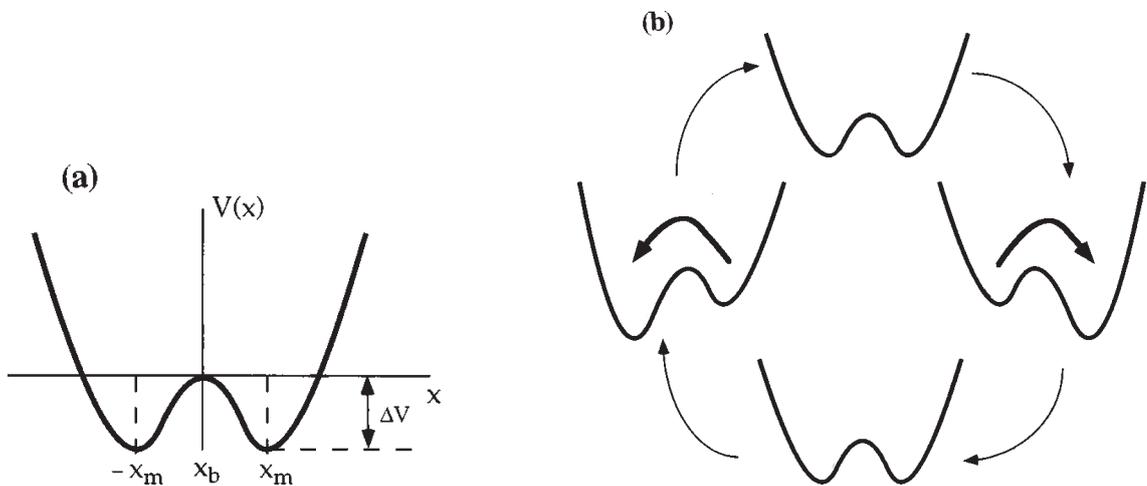


Figura 2.2: Fenômeno de ressonância estocástica na presença de um poço de duplo potencial simétrico. O potencial é mostrado em (a) e é dado por $V(x) = (1/4)bx^4 - (1/2)ax^2$. Os mínimos são localizados em $+x_m$ e $-x_m$, onde $x_m = (a/b)^{1/2}$. Os mínimos são separados por uma barreira de potencial de altura dada por $\Delta V = a^2/(4b)$. O topo da barreira está localizado em $x_b = 0$. Na presença de uma força periódica, o duplo potencial $V(x, t) = V(x) + A_0 \cos(\Omega t)$ é inclinado periodicamente, erguendo e baixando sucessivamente a barreira de potencial de um lado e de outro de uma maneira assimétrica. A variação cíclica é mostrada em (b). Figura retirada e modificada da Referência [27].

⁴No Apêndice B fazemos uma descrição mais detalhada sobre a solução estacionária para a equação de Fokker-Planck. Boas abordagens que também tratam do problema de Kramers, além do artigo original de 1940, podem ser encontradas em [2, 34, 35, 50].

Se aplicarmos um pequeno sinal periódico à partícula, o duplo potencial é inclinado assimetricamente de cima para baixo, de uma maneira também periódica, contribuindo para um aumento ou diminuição da barreira de potencial de acordo com a frequência do sinal periódico, como mostra a Figura 2.2. Devido a amplitude do sinal periódico ser pequena comparada à barreira de potencial, a partícula só pode saltar entre um mínimo e outro impulsionada pelo ruído. Entretanto, a frequência dos saltos pode ser sincronizada com a frequência do sinal periódico. Esta sincronização estatística só pode ocorrer quando a média temporal do tempo de salto entre os mínimos, $T_K(D) = 1/r_K$, for igual à metade do período do sinal periódico, $T_\Omega/2$. Esta escala de tempo marca a condição para a ressonância estocástica, isto é,

$$2T_K(D) = T_\Omega , \quad (2.2)$$

onde T_Ω e Ω são o período e a frequência do sinal periódico, respectivamente.

De uma forma geral, o fenômeno de RE, considerando um potencial biestável, manifesta-se pela sincronização da ativação dos saltos entre os mínimos do potencial em relação à frequência do sinal periódico aplicado [36]. Para um dado sinal periódico com período T_Ω , dado pela condição da Equação 2.2, existe uma certa intensidade de ruído D_{RE} que sincroniza o sistema.

2.3 Dinâmica Neural

O sistema nervoso é formado por um conjunto de células funcionais que permitem ao sistema fisiológico dos animais responder eficientemente aos estímulos externos do meio ambiente. Os neurônios são as principais células funcionais formadoras do sistema nervoso. Estima-se que existem em torno de 10^{11} neurônios no sistema nervoso do ser humano, além de um número ainda mais elevado de células de suporte, também chamadas de *células gliais* ou *neuroglias* [37].

Esse sistema tem a função de recolher as informações oriundas dos meios interno e externo e usá-las para coordenar o funcionamento do corpo. A estrutura do sistema nervoso é baseada na interconexão entre todos esses neurônios, que trabalham cooperativamente (Figura 2.3). Apesar da enorme rede de neurônios, cada um possui uma estrutura própria e complexa para o recolhimento, processamento e retransmissão dos sinais que são captados na rede. Essas interconexões são chamadas de circuitos neurais e suas conexões são análogas em vários aspectos aos circuitos elétricos. Todas as funções exercidas pelo sistema nervoso — coordenação dos movimentos, percepção, aprendizagem, memória e consciência — provém de processos físicos e químicos da atividade neural [38].

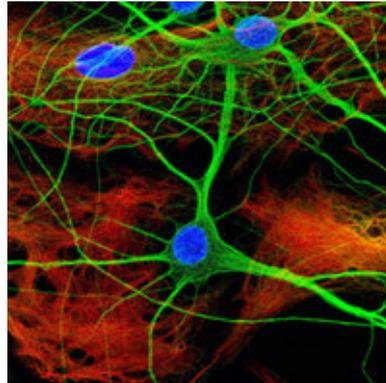


Figura 2.3: Esquema fisiológico de um neurônio. As principais partes são: o corpo celular (em destaque na cor azul), os dendritos (as partes mais ramificadas do corpo celular) e o axônio (a fibra mais alongada que conduz os pulsos de tensão, que são captados pelos dendritos e processados pelo corpo celular, em direção a outros neurônios. Figura retirada da Referência [40].

O neurônio pode ser dividido em três partes principais: os dendritos, o corpo celular e o axônio [39]. Os dendritos consistem de uma arborização altamente ramificada da membrana celular, cuja função é receber os estímulos enviados por outros neurônios e levá-los ao corpo celular. No corpo celular, situam-se o núcleo celular e as organelas citoplasmáticas, que realizam os processos metabólicos necessários para a sobrevivência da célula. O corpo celular também é responsável pelo processamento

da informação trazida pelos dendritos. O axônio é uma fibra alongada que conduz os pulsos de tensão gerados pelo corpo celular em direção a outras células.

Funcionalmente, os neurônios são classificados em neurônios sensoriais, interneurônios e neurônios motores. Os neurônios sensoriais são aqueles que transmitem as informações captadas de estímulos externos (como o som, a luz, a pressão e sinais químicos) aos interneurônios. Os interneurônios são aqueles que conectam outros neurônios dentro do sistema nervoso central e os neurônios motores são aqueles que conduzem sinais aos órgãos efetores, causando contração de músculos ou secreção de células glandulares [37–39].

2.3.1 Geração de um Potencial de Ação

Um neurônio é envolvido por uma espécie de membrana ou barreira superficial muito fina que controla a difusão de substâncias iônicas para dentro e para fora da célula. A membrana neural é formada basicamente por lipídeos e proteínas [39]. Os lipídeos estão arrançados em uma camada dupla na qual as proteínas estão imersas. Alguns íons de proteínas (Sódio e Potássio) atravessam a membrana de um lado para outro, formando canais ou poros. A membrana possui uma bomba de Sódio-Potássio que produz uma alta concentração de Sódio em seu exterior e uma baixa concentração no seu interior. Para o Potássio esta função se inverte; concentração elevada no interior e reduzida no exterior da membrana [37].

No estado de repouso, a membrana de um neurônio é permeável ao Potássio e praticamente impermeável às demais espécies iônicas. Nessa situação de repouso, a concentração de Potássio é cerca de 20 vezes maior no interior da célula e a concentração de íons Na^+ é cerca de 10 vezes maior no fluido extracelular. Como a membrana é permeável ao Potássio nos dois sentidos, as concentrações interna e externa poderiam se equilibrar por difusão. Mas isso não ocorre em virtude de uma

força de natureza elétrica, cujo potencial V é obtido através da equação deduzida em 1889 por W.H. Nernst [41]. A equação de Nernst estabelece que o potencial V é dado por:

$$V = -\frac{\kappa_B T}{e} \ln\left(\frac{C_i}{C_e}\right) \simeq (-27 \text{ mV}) \ln\left(\frac{C_i}{C_e}\right), \quad (2.3)$$

sendo $\kappa_B \simeq 1,38 \cdot 10^{-23} \text{ J/K}$ a constante de Boltzmann; T a temperatura absoluta do meio ($\simeq 310 \text{ K}$); $e \simeq 1,6 \cdot 10^{-19} \text{ C}$ a carga do elétron; C_i a concentração interna do íon e C_e sua concentração externa. Para o Potássio e o Sódio tem-se [41]:

$$V_{K^+} \simeq (-27 \text{ mV}) \ln(20) \simeq -80 \text{ mV}, \quad (2.4)$$

$$V_{Na^+} \simeq (-27 \text{ mV}) \ln\left(\frac{1}{10}\right) \simeq +60 \text{ mV}. \quad (2.5)$$

Há, portanto, uma diferença de potencial V_m (denominada de potencial de membrana) cujo valor está em torno de -75 mV , devido à alta concentração de Potássio no interior da célula quando esta se encontra no estado de repouso, admitindo um valor nulo como referência para o meio externo. Isso ocorre porque a parte interna da membrana está negativamente carregada e a parte externa, positivamente carregada, assim como acontece com as placas de um capacitor.

Para um neurônio em repouso, portanto, as forças geradas pelo campo elétrico e pela pressão osmótica estão em equilíbrio, de modo que o número de íons K^+ que entram na célula, por unidade de tempo, é igual ao número de íons que saem. Devido à impermeabilidade às demais espécies iônicas, o potencial de membrana que se mede é um valor próximo do potencial do K^+ .

Entretanto, quando um neurônio é excitado por um estímulo de qualquer natureza (químico, térmico, elétrico ou mecânico), os canais de Na^+ abrem-se rapidamente [39]. Quando os canais de Na^+ se abrem, íons Na^+ fluem para dentro do neurônio, aumentando localmente o potencial de membrana (processo chamado de despolarização). Ou seja, o potencial passa a ter um valor positivo, aproximando-se do potencial de equilíbrio do Na^+ .

Os canais de K^+ abrem-se mais ainda, em resposta ao estímulo, só que de uma forma mais lenta. Isso permite que íons K^+ saiam da célula, o que diminui

o potencial de membrana (processo chamado de repolarização). Após o pico, as permeabilidades aos íons K^+ e Na^+ tendem a seus valores originais e a polarização inicial é restaurada.

Nesse caso, o potencial de membrana muda, localmente, em resposta à abertura dos canais. Esse pulso, chamado de *potencial de ação* (PA), propaga-se ao longo do axônio. A Figura 2.4 mostra a mudança no potencial de membrana durante a geração de um potencial de ação.

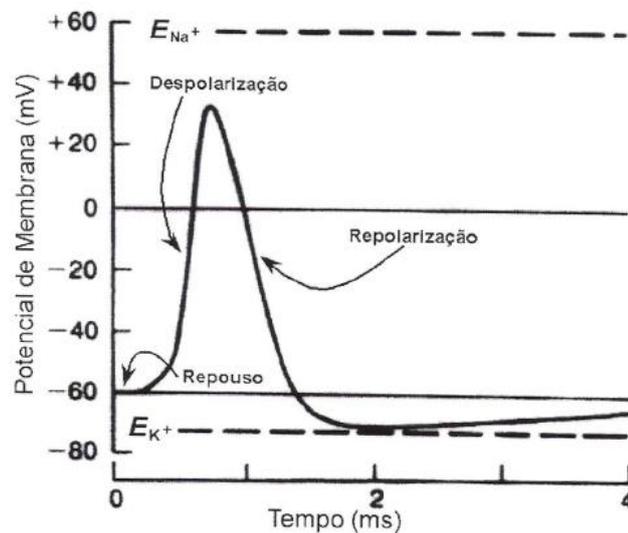


Figura 2.4: Variação do potencial de membrana durante a geração de um potencial de ação. Figura retirada da Referência [39].

A principal causa da geração de um potencial de ação é o aumento localizado na facilidade com que os íons Na^+ entram passivamente na célula, se comparada à facilidade com que os íons K^+ deixam passivamente essa célula. Após o potencial de ação, os íons Na^+ são removidos por transporte ativo, ou seja, através de um processo que envolve custo energético. Os outros íons presentes no interior e no exterior do neurônio, como o Cl^- , não têm suas concentrações modificadas significativamente pelo potencial de ação.

A intensidade dos estímulos recebidos via dendritos deve superar um certo valor limite, chamado de limiar de polarização, para que o neurônio possa gerar um potencial de ação. A geração de um potencial de ação tem um caráter “tudo ou nada”: se o limiar não é atingido, então não há potencial de ação, caso contrário, há potencial de ação⁵.

Analisando essas características, podemos dizer que o processo de codificação e transmissão da informação neural segue uma determinada lógica: (i) eventos provocam a chegada de correntes aos dendritos de um determinado neurônio; (ii) a soma das correntes dendríticas que chegam a esse neurônio deve superar o limiar de excitabilidade do corpo celular, a fim de que ocorra a geração de um potencial de ação; (iii) esse potencial é conduzido ao longo do axônio, podendo ser transmitido para o dendrito de um próximo neurônio. Nessa transmissão, porém, deve-se superar um intervalo físico, chamado de sinapse.

A terminação do axônio é chamada de botão pré-sináptico. Nesse botão, existem vesículas que se deslocam até a superfície, com a chegada de um potencial de ação, e liberam neurotransmissores que interagem com a membrana pós-sináptica do outro neurônio. Dois neurônios estão fisicamente separados por uma fenda sináptica da ordem de poucas centenas de Angstroms.

Em relação à função desempenhada pelos neurotransmissores, podemos considerar duas ações: excitatória (pode levar o neurônio pós-sináptico a disparar) ou inibitória (dificulta o disparo, ao elevar o limiar de polarização). Outra característica interessante dos impulsos nas sinapses é que os mesmos só se propagam em uma única direção.

Até aqui nos detivemos em uma descrição da fisiologia do neurônio. Baseados em descrições como estas, vários pesquisadores tentam modelar o funcionamento de neurônios sob certas circunstâncias. Obviamente, esses modelos devem reproduzir uma boa parte das características reais dos mesmos. Mas nem sempre isso é uma tarefa fácil, em virtude do grande número de variáveis a serem levadas em consi-

⁵Observe aqui a excitabilidade do sistema, como descrito na Seção 2.1.

deração, como descrevemos anteriormente. Porém, existem modelos que, apesar de omitirem alguns aspectos fisiológicos, reproduzem as principais características da funcionalidade dos neurônios. Exporemos, na seção seguinte, o modelo que utilizamos para observar o mecanismo de RE em um sistema monoestável. Trata-se do modelo integra-e-dispara com vazamento, muito utilizado em estudos computacionais de neurofisiologia.

2.3.2 O Modelo Integra-e-Dispara com Vazamento

Em 1907, Lapicque [42] construiu um modelo do potencial de membrana em termos de um circuito elétrico consistindo de um resistor e um capacitor em paralelo, representando a resistência e a capacitância da membrana. Neste modelo, o capacitor é carregado até que se atinja um certo valor limite, depois descarrega e um potencial de ação é gerado. Imediatamente após a geração do potencial de ação, o potencial de membrana vai a zero. Este modelo determinístico simples permitiu a Lapicque calcular a taxa de disparo de um neurônio que foi ligado a um eletrodo estimulado por uma voltagem fixa. Uma das chaves para a compreensão do comportamento neural que este modelo apresentou foi a separação, em escala temporal, entre a integração de sinais sub-limiáres (relativamente lenta) e a geração (muito rápida) de picos de potencial. Esta aproximação mostrou-se muito útil porque as mudanças rápidas da voltagem durante a geração de um potencial de ação possuem uma forma mais ou menos fixa. Uma versão estocástica para o modelo foi proposta por Stein [43,44] e um número grande de outros autores investigaram as propriedades do modelo usando equações diferenciais estocásticas e técnicas numéricas [45,46].

Um dos modelos mais simples que resume as principais características da dinâmica neural para estudos teóricos é o modelo integra-e-dispara com vazamento⁶

⁶O termo “vazamento” está associado à taxa de decaimento γ do sinal de entrada processado no modelo.

(ou *LIF*, abreviatura para o termo em inglês *Leaky Integrate-and-Fire*). Este modelo é comumente utilizado em estudos computacionais na neurobiologia teórica [47–49].

O modelo LIF é um modelo unidimensional com realimentação e a voltagem através da membrana é determinada por uma corrente de base de forma que:

$$C \frac{dX}{dt} = -X/R_{vaz} + I(t) , \quad (2.6)$$

onde C é a capacitância da membrana celular e R_{vaz} é a resistência de vazamento. Para a corrente de entrada $I(t)$, ou sinal de entrada, é usualmente utilizada uma superposição de um ruído branco gaussiano e um sinal periódico. No modelo, o ruído vem ou de flutuações intrínsecas ou da superposição de muitas sinapses externas. O processo de ativação nesse modelo é implementado por uma regra de acumula-e-dispara: (i) toda vez que o nível de limiar é atingido, um sinal é “disparado” para o(s) neurônio(s) vizinho(s), (ii) a partir daí a voltagem retorna a um valor fixo X_{fixo} e, (iii) após um período refratário absoluto (período no qual o neurônio não dispara, mesmo recebendo muitos estímulos intensos) τ_{abs} , o sistema evolui novamente de acordo com a Equação 2.6 até que se atinja novamente o limiar de disparo e, assim, o ciclo possa repetir-se mais uma vez. Usando a variável adimensional $x = (X - X_{fixo})/(X_{limiar} - X_{fixo})$ e medindo o tempo em unidades da constante temporal de membrana $\tau_{mem} = R_{vaz}C$, nós podemos reescrever a Equação 2.6 da seguinte maneira:

$$\frac{dx}{dt} = -\gamma x + \mu + A \cos(\omega t) + \xi(t) , \quad (2.7)$$

onde x é o sinal de saída ou potencial de membrana, γ é uma taxa de decaimento do sinal de entrada (positiva), μ é um termo constante denominado de corrente de base ou “*drift*”, $A \cos(\omega t)$ é o sinal periódico de amplitude A e frequência angular ω , $\xi(t)$ o ruído branco gaussiano de intensidade D_ξ (que foi substituído, neste trabalho, pelo ruído colorido não-gaussiano $v(t)$ de intensidade D_v resultante de um processo multiplicativo aleatório - PMA - que será descrito no Capítulo 3). Com essas transformações, o valor de limiar é assumido como $x_T = 1$, o de restauração é de $x_R = 0$ e o período refratário absoluto é dado por $\tau_{abs} = \tau_{ABS}/\tau_{mem}$.

Na saída do neurônio temos uma sucessão de pulsos, $\sigma(t)$, que representam os potenciais de ação:

$$\sigma(t) = \sum_{t_i} \sigma(t - t_i) . \quad (2.8)$$

O parâmetro μ determina o valor de restauração da voltagem, ou seja, o valor “estacionário” (de equilíbrio) para o qual o sistema evolui caso eliminemos os estímulos externos (sinal periódico e ruído). Para o caso em que $\mu < 1$ o modelo LIF apresenta excitabilidade, disparando somente com ajuda do sinal periódico ou do termo de ruído.

O comportamento geral do modelo LIF é mostrado na Figura 2.5, onde a trajetória da voltagem e o pulso gerado são mostrados.

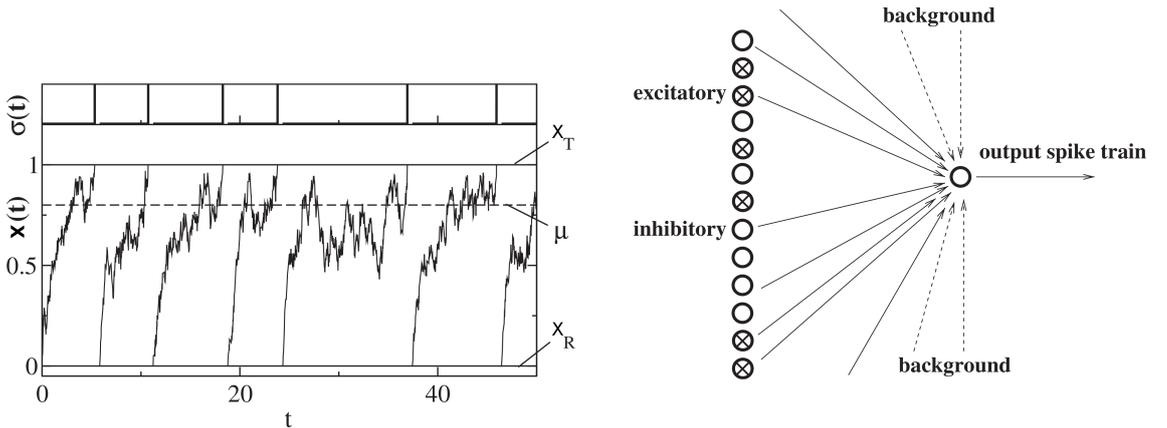


Figura 2.5: Trajetória da variável $x(t)$ no modelo integra-e-dispara com vazamento e uma sucessão de potenciais de ação para $\mu = 0.8$, $D = 0.015$ e $\tau = 0.5$. Figura retirada e modificada da Referência [26].

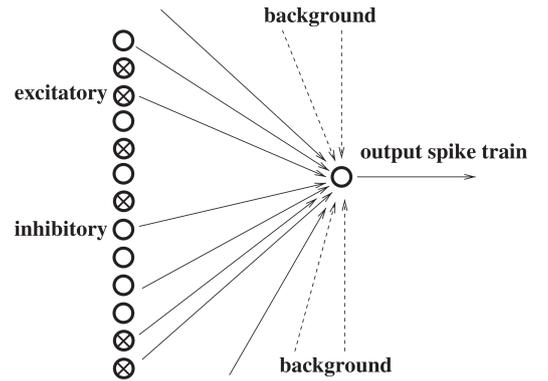


Figura 2.6: O sinal de entrada em um neurônio LIF é gerado por ruídos de fundo e por uma população de neurônios excitatórios e inibitórios disparando a uma taxa dependente do tempo $s(t) = s_0 + \epsilon \cos(\omega t)$. Figura retirada da Referência [26].

Para $\mu < 1$ o modelo exhibe três escalas de tempo com dependências no ruído distintas. Uma escala de tempo é a passagem da voltagem de restauração para a voltagem de ativação do sistema, onde há um período refratário absoluto, uma vez que cruzamentos pelo limiar são bastante improváveis nesse período. A segunda escala de tempo é determinada pelo escape de ruído gerado pelo nível de ativação

do limiar (o tempo de ativação), que exibe uma forte dependência em relação à intensidade do ruído. Finalmente, o terceiro tempo é dado pelo período refratário absoluto; por definição, ele não depende da intensidade do ruído. Na Equação 2.7, como já mencionado, o padrão do sinal de entrada e do ruído é devido a uma série de pulsos vindos de todos os outros neurônios (veja a Figura 2.6).

Podemos estender as características de um modelo simples como este em relação a muitos aspectos da dinâmica neural com a inclusão de processos estocásticos. Há um número crescente de trabalhos na literatura que exploram o caráter gaussiano desta distribuição [50–52] e seu efeito sobre dinâmicas neurais. Adotaremos, no entanto, a abordagem estocástica do modelo integra-e-dispara neste trabalho com a intenção de verificarmos o efeito da distribuição não-gaussiana do ruído sobre as propriedades de resposta do sistema a estímulos externos. No Capítulo 4 relatamos os resultados obtidos nas simulações digitais para a dinâmica no modelo LIF com o termo de ruído gaussiano $\xi(t)$, na Equação 2.7, substituído pelo ruído colorido não-gaussiano $v(t)$. Por enquanto, discutiremos como foi realizada a caracterização do fenômeno de RE no modelo LIF.

2.3.3 Caracterização da Ressonância Estocástica na Dinâmica Neural

Na seção anterior discutimos os principais aspectos da ocorrência de RE num modelo de dinâmica neural. Faremos a seguir uma discussão sobre alguns observáveis utilizados com maior frequência para caracterizar esse fenômeno. Devemos destacar que o uso desses observáveis para a caracterização depende da relevância física, da técnica empregada ou, ainda, da facilidade experimental com que são medidos. No trabalho seminal de Benzi *et al* [3], a RE foi quantificada pela intensidade dos picos no espectro de potência (ou SNR, abreviatura para o termo em inglês *Signal-*

to-Noise Ratio). Observações sobre espectros de potência são relevantes, tanto do ponto de vista experimental quanto teórico, uma vez que o espectro de potência tem um significado intuitivo imediato e pode ser medido diretamente. A medição desse espectro de potência pode ser realizada através da transformada de Fourier da série temporal gerada da variável estocástica de interesse. Se o fenômeno de ressonância estiver ocorrendo o espectro revelará a frequência na qual ocorrem os picos de ganho do sistema. Ainda de posse do espectro de potência podemos saber se a frequência na qual ocorrem os picos tem alguma relação com a frequência do sinal periódico aplicado ao sistema, caso esse sinal esteja presente no modelo. Em aplicações neurofisiológicas, no entanto, outros observáveis são mais convenientes. Nestes casos utiliza-se como observável a distribuição dos tempos entre dois disparos sucessivos de um neurônio ou o tempo gasto para cruzar a barreira de potencial energético (chamado de tempo de primeira passagem) gerada pela distribuição de íons no meio intra e extracelular [21, 53, 54]. O tempo de primeira passagem representa, em outras palavras, o intervalo de tempo transcorrido desde que o neurônio começou a receber os sinais captados nos dendritos até a retransmissão dessas informações aos neurônios vizinhos.

Neste trabalho utilizamos a abordagem da distribuição dos tempos de primeira passagem, ao invés da análise direta do espectro de potência, quando analisamos a influência da distribuição estocástica sobre o mecanismo de RE para o modelo de sistema monoestável escolhido para nosso estudo (o modelo de dinâmica neural descrito acima). A forma desta distribuição é importante porque nos mostra, por exemplo, se os tempos de primeira passagem coincidem com múltiplos ou submúltiplos do período do sinal periódico que aplicamos ao modelo de dinâmica neural. Quando ocorrer essa sincronização, devemos observar uma otimização dos disparos no modelo, caracterizando, dessa forma, o fenômeno de RE. Ainda de posse das distribuições desses tempos, podemos encontrar as curvas de ressonância e assim determinar se existe um valor ótimo de ruído capaz de estimular os disparos no neurônio. Podemos, ainda, determinar se existe um expoente ótimo para a lei

de potência que governa a distribuição de probabilidades do ruído não-gaussiano empregado nas simulações numéricas (no capítulo seguinte detalharemos o processo pelo qual geramos esse tipo de ruído).

2.4 Motores Brownianos

Um dos grandes desafios no campo da nanotecnologia atual é a modelagem e a construção de motores microscópicos que possam utilizar a energia consumida para estimular um movimento direcionado de partículas em meios onde as flutuações térmicas são consideráveis. De acordo com Astumian *et al* [12], para termos uma idéia da magnitude dessas flutuações em micro ou até em nanoescala, consideramos que a potência química disponível para um motor molecular típico, que consome de 100 a 1000 moléculas de Adenosina Trifosfato (ATP) por segundo, é da ordem de 10^{-16} a $10^{-17}W$. Em comparação, um motor molecular que se move através da água troca com seu meio em torno de $10^{-21}J$ (uma energia térmica $\kappa_B T$ a temperatura ambiente) em um tempo de relaxação térmica da ordem de $10^{-13}s$. Portanto, a molécula experimenta uma potência térmica ruidosa da ordem de $10^{-8}W$, sendo continuamente usada para a difusão da molécula. Essa potência, que de acordo com a segunda lei da termodinâmica não pode ser usada para realizar trabalho útil, é cerca de 8 a 9 ordens de magnitude maior que a potência disponível para estimular um movimento direcionado de partículas nesse meio.

Podemos perceber a dificuldade, nessa escala, em estabelecer um movimento direcionado de partículas. No entanto, os motores moleculares são capazes de realizar esta tarefa e até mesmo com um certo grau de precisão. Nas seções seguintes, detalharemos o mecanismo pelo qual algumas proteínas movem-se em ambientes com ruído de natureza térmica, onde o ruído pode assistir um movimento direcionado de partículas através da superação de barreiras de potencial.

2.4.1 O Meio Biológico e as Flutuações Térmicas

O meio do qual as partículas microscópicas fazem parte está sujeito a forças viscosas de grande intensidade, quando comparadas às forças inerciais, de tal forma que o termo inercial $m\dot{v}$ pode ser seguramente ignorado nas equações de movimento. O movimento de uma bactéria, por exemplo, governado por essas forças viscosas é muito diferente de movimentos governados por termos inerciais que conhecemos de nossa experiência diária. Para exemplificar podemos considerar o movimento de alguns tipos de moluscos, que possuem uma espécie de concha articulada, onde o movimento é realizado abrindo-se lentamente a concha e a fechando rapidamente. Durante o fechamento rápido das conchas, essas espécies expõem água e desenvolvem momento, permitindo a eles deslizarem para frente devido à inércia. Esses moluscos possuem um comprimento típico a de cerca de um centímetro e conseguem a propulsão de seu próprio corpo a uma velocidade de vários cm/s , ou seja, várias vezes seu comprimento por segundo. Portanto, o número de Reynolds (um parâmetro adimensional que compara os efeitos de forças inerciais e viscosas) $R = av\rho/\eta$ é em torno de 100, onde ρ é a densidade do fluido (para a água a densidade é $1 g/cm^3$) e η é sua viscosidade (para a água, em torno de $10^{-2}g/(cm \cdot s)$).

Para organismos cerca de milhares de vezes menores que essas espécies, que também podem se mover a uma velocidade de várias vezes seu tamanho por segundo, o número de Reynolds é muito menor que 1. Nesse caso, a distância deslizada é desprezível. A razão matemática é que o movimento a baixo número de Reynolds é governado pela equação de Navier-Stokes sem o termo de inércia, $-\nabla\rho + \eta\nabla^2v = 0$. Como o tempo não está explícito na equação, a trajetória depende somente da sequência das configurações e não de quão rápido ou quão lento qualquer parte do movimento é executada. Portanto, qualquer sequência de movimentos, que retornam à origem para completar um ciclo (e este é o único tipo de sequência para um sistema com apenas um grau de liberdade), não resultará num movimento líquido efetivo.

Com comprimentos típicos da ordem de $10^{-5}m$ e velocidades típicas em torno de $10^{-5}m/s$, as bactérias vivem em um regime no qual o número de Reynolds é muito baixo, em torno de 10^{-4} . Portanto, esses organismos devem utilizar um meio diferente para sua locomoção. Nosso objetivo aqui não é investigar como esses organismos se movem, mas sim examinar mecanismos genéricos pelos quais a locomoção a baixo número de Reynolds (quando as forças viscosas prevalecem sobre as inerciais) é possível, enfatizando a influência da distribuição estocástica sobre os mecanismos de transporte como RE e os motores brownianos no regime de escalas comparáveis ao tamanho das moléculas.

2.4.2 Auto-Propulsão \times Difusão

Eduard Purcell, em seu artigo intitulado *Life at Low Reynolds Number* [55], descreve vários mecanismos de locomoção, todos dos quais estão relacionados ao movimento induzido por mudanças de configurações cíclicas nas quais, ao contrário do mecanismo do molusco citado anteriormente, a sequência das configurações em uma metade dos ciclos não implica voltar à origem da sequência das configurações na outra metade dos ciclos. Para ilustrar dois dos mecanismos distintos propostos por Purcell, vejamos a Figura 2.7.

Os dois mecanismos possuem simetrias bastante diferentes. Em relação ao mecanismo de saca-rolha, para baixas frequências de rotação, a bactéria se move a uma distância fixa para cada rotação completa do mecanismo em torno de seu eixo. Nesse caso a velocidade será proporcional à frequência. Se o sentido de rotação do saca-rolha for invertido, o movimento da bactéria também se inverte. Se a rotação for suficientemente lenta, o mecanismo produzirá movimento praticamente sem dissipação de energia, sendo considerado como um mecanismo adiabático. Por outro lado, o sistema de remo flexível baseia-se na relaxação interna da curvatura do

remo, de tal forma que, para baixas frequências, a amplitude da curvatura do remo é proporcional à frequência e, portanto, a velocidade será proporcional ao quadrado da frequência. Como nesse caso a relaxação e a dissipação estão presentes, o remo flexível é considerado como um mecanismo não-adiabático.

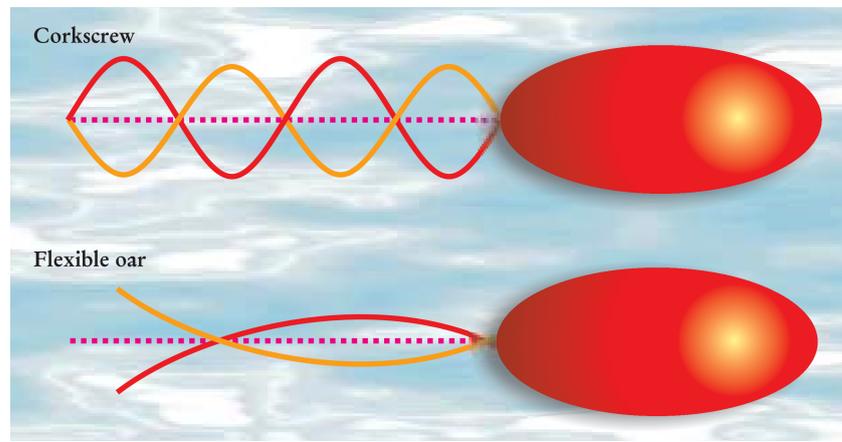


Figura 2.7: Alguns mecanismos de auto-propulsão para baixos números de Reynolds. Na figura do topo, a bactéria é propelida por uma espécie de “saca-rolhas” (do termo em inglês *corkscrew*) girante. A baixas frequências, a velocidade resultante é proporcional à frequência. Na ilustração de baixo, a auto-propulsão da bactéria acontece através do movimento ondulatorio para cima e para baixo de seu flagelo, um mecanismo conhecido como “remo flexível” (do termo em inglês *flexible oar*). Por causa da flexibilidade desse flagelo, ele adquire uma curvatura cuja concavidade depende da direção de seu movimento - concavidade para baixo enquanto o flagelo está se movendo para cima, concavidade para cima enquanto o flagelo se move para baixo. O grau de curvatura depende da frequência com a qual o flagelo oscila para cima e para baixo. Portanto, a velocidade que a bactéria adquire através do mecanismo do remo flexível é proporcional ao quadrado da frequência. Figura retirada da Referência [12].

Os dois mecanismos mencionados mostram como é possível a auto-propulsão a baixo número de Reynolds. No entanto, quando as partículas têm comprimentos característicos das dimensões moleculares (10^{-8} m ou menos), a difusão causada pelo ruído térmico (movimento browniano) competirá com o movimento auto-propelido. Isso acontece porque o tempo para um corpo de comprimento a se mover a uma

velocidade de auto-propulsão v é $t_{ap} = \frac{a}{v}$, enquanto que o tempo para a difusão nessa mesma distância será $t_{dif} \sim \frac{a^2}{D}$. O coeficiente de difusão D é dado em termos do tamanho da partícula a , da viscosidade da solução η e da energia térmica $k_B T$ através da relação de Einstein-Stokes ($D = \frac{k_B T}{6\pi\eta a}$). Então, de acordo com a relação de competição,

$$t_{ap} = \frac{a}{v} \text{ versus } t_{dif} \sim \frac{a^2}{D}, \quad (2.9)$$

à temperatura ambiente e em um meio onde a viscosidade é em torno da viscosidade da água, a bactéria precisará de mais tempo para a difusão num comprimento do tamanho de seu corpo a do que propelir-se à mesma distância a . Para partículas muito menores que tais bactérias, no entanto, um comprimento de corpo é alcançado muito mais rápido por difusão. Para os motores moleculares, diferentemente dessas bactérias, o movimento difusivo oprime o movimento direcionado de auto-propulsão.

2.4.3 Catracas Brownianas

Provavelmente o primeiro modelo de uma catraca browniana tenha sido o dispositivo idealizado por Richard Feynman em seu *Lectures on Physics* [56]. Feynman imaginou um engenhoso dispositivo microscópico baseado em uma catraca conectada por meio de um eixo a uma hélice. A catraca e a hélice estariam separadas em duas regiões perfeitamente isoladas que continham gases a uma mesma temperatura ($T_1 = T_2$ na Figura 2.8).

Em virtude do choque das microscópicas moléculas do gás sobre a hélice, poderíamos simplesmente acoplar uma lingueta à catraca (de forma que a lingueta só permitesse o movimento da catraca em um sentido) e teríamos, assim, construído um dispositivo aparentemente capaz de realizar algum trabalho útil (como levantar um objeto, por exemplo). No entanto, de acordo com o princípio de Carnot, o calor não pode ser convertido em trabalho útil através de um processo cíclico em um

sistema no equilíbrio termodinâmico. Feynman teria idealizado uma máquina que contrariasse a segunda lei da termodinâmica?

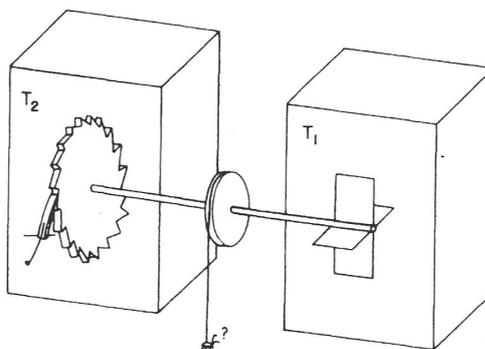


Figura 2.8: Esquema do dispositivo de catraca e lingueta idealizado por Feynman. Figura retirada da Referência [56].

Após uma análise mais detalhada do sistema⁷, concluiu-se que não. Nesse nível microscópico todas as peças do “motor” (incluindo catraca, lingueta, hélice, etc) estariam sujeitas às flutuações térmicas do meio. Isso quer dizer que, estatisticamente, o número de vezes em que a lingueta está levantada e a catraca possa girar livremente é igual ao número de vezes em que a lingueta está abaixada e que temos energia disponível para girá-la no sentido oposto. Assim teríamos um equilíbrio e a catraca, em média, não desenvolve nenhum movimento unidirecional. Seria possível até observar grandes oscilações para um lado e para outro, mas não um movimento direcionado da catraca. Dessa forma, o princípio de Carnot não é violado. A única maneira, segundo Feynman, de conseguirmos um movimento direcionado da catraca nesse nível seria desequilibrar termicamente o sistema, tornando $T_1 > T_2$. Dessa forma surgiu a concepção de um motor browniano e também a inspiração para os motores moleculares.

Os modelos atuais de motores brownianos não têm um aspecto físico parecido com o motor imaginado por Feynman, pois manter gradientes térmicos a pequenas

⁷Para maiores detalhes veja a Referência [56].

distâncias é praticamente impossível. Na literatura atual, encontramos modelos que utilizam desde flutuações externas [57, 58] a reação químicas fora do equilíbrio [59]. Assim, o movimento browniano pode ser induzido a fim de se obter transporte direcionado de partículas em sistemas que apresentam quebra de simetria espacial, mesmo que o sistema seja isotérmico. O modelo proposto por Magnasco [57] é um dos modelos mais utilizados hoje em dia. Em seu modelo, Magnasco representou a catraca por meio de um potencial periódico e assimétrico $V(x)$ do tipo *dente-de-serra* (Figura 2.9).

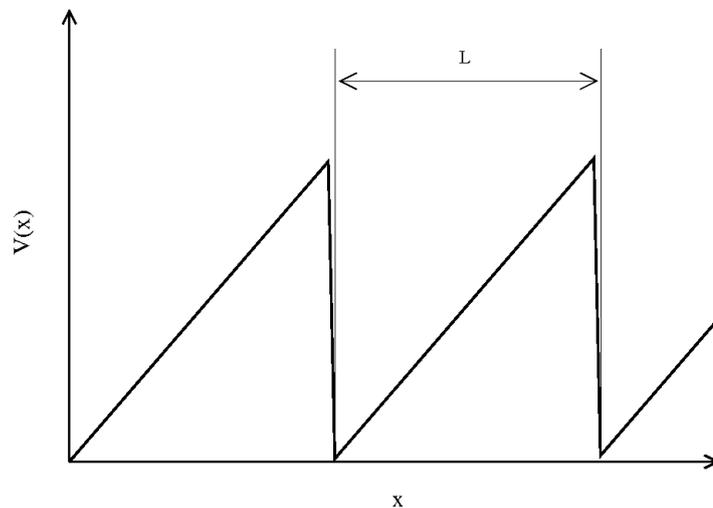


Figura 2.9: Potencial assimétrico e com período L , tipo *dente-de-serra*, proposto por Magnasco. A quebra de simetria espacial é essencial para o efeito catraca.

O modelo de Magnasco leva em consideração forças de origem determinística e estocástica, sendo que a dinâmica do modelo pode ser descrita pela equação

$$\alpha \dot{x} = f(x) + F(t) + \xi(t) , \quad (2.10)$$

onde α é uma constante de amortecimento (com unidades de massa/tempo), x é a variável que representa a posição da partícula, $f(x)$ é a força devido o potencial periódico $V(x)$ ($f \equiv -\partial V(x)/\partial x$), $F(t)$ é uma força externa dependente do tempo que pode ser de origem determinística ou estocástica e $\xi(t)$ é o ruído térmico gaussiano

com as seguintes propriedades:

$$\langle \xi(t) \rangle = 0 \quad , \quad \langle \xi(t)\xi(t') \rangle = 2\alpha k_B T \delta(t - t') . \quad (2.11)$$

Em seu trabalho, Magnasco mostrou que o movimento direcionado das partículas poderia ser obtido sob duas condições: pela quebra da simetria espacial, através do potencial $V(x)$, e pela quebra do equilíbrio térmico, onde a força $F(t)$ desempenha esta função.

Desde o modelo proposto por Magnasco, surgiram muitos outros na literatura que usam, basicamente, os mesmos princípios mais que podem apresentar algumas variações [60–64]. Um dos modelos mais utilizados na literatura atual é chamado de *catraca liga-desliga* ou, do inglês, *on-off ratchet* [65–67]. Nesse modelo a amplitude do potencial $V(x)$ é variável no tempo e a força $F(t)$ não é levada em consideração⁸. Existem ainda outros modelos que usam essencialmente o efeito *catraca liga-desliga*, mas com modulações temporais periódicas na temperatura [61, 68]. Em todos esses modelos a violação da simetria espacial e o ruído térmico são essenciais para a obtenção da corrente líquida de partículas, mas existem outros modelos na literatura, que são incomuns, que excluem o ruído térmico $\xi(t)$ e incluem o termo de inércia $m\ddot{x}$ na equação de Langevin utilizada por Magnasco (Equação 2.10). Nesse caso, tais modelos são chamados de *catracas determinísticas*⁹.

Podemos resumir o efeito *catraca* utilizando um modelo com potencial do tipo liga-desliga como ilustrado na Figura 2.10. Quando o potencial $V(x)$ está ligado as partículas são aprisionadas na base desse potencial. Quando o potencial está desligado, as partículas podem ir para a direita ou esquerda dependendo da intensidade e do sinal de uma possível força externa F_{ext} , mas elas sofrem difusão com igual probabilidade para a esquerda e para a direita, pois a distribuição de probabilidade de cada partícula é simétrica independentemente da assimetria do potencial $V(x)$. Após algum tempo, o potencial é novamente ligado e a partícula terá

⁸Este foi o modelo utilizado neste trabalho.

⁹Nesse trabalho, não abordaremos esses modelos.

maior probabilidade, em virtude da assimetria do potencial, de ficar aprisionada na base do potencial que fica a sua esquerda que a sua direita, em relação ao ponto de partida. Se esse processo continuar, a assimetria do potencial combinada à difusão das partículas produzirá uma corrente líquida de partículas para a esquerda (como ilustrado na Figura 2.10), mesmo na presença de uma possível força externa F_{ext} (como $F(t)$). Esse mecanismo funciona mesmo se, assim como acontece no efeito de uma reação química, o potencial é ligado e desligado de uma forma aleatória.

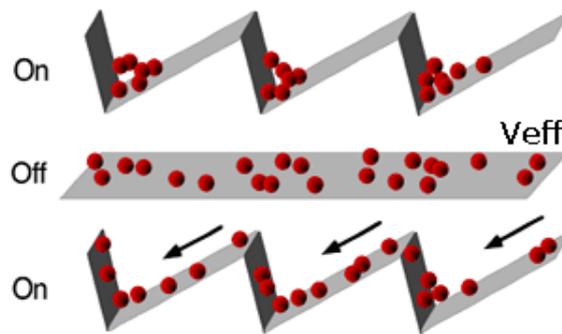


Figura 2.10: Ilustração do *efeito catraca* utilizando um potencial do tipo *liga-desliga*. Partículas brownianas estão presas em um potencial periódico e assimétrico $V(x)$ (tipo dente-de-serra ou catraca) que pode ser ligado e desligado. A difusão aleatória quando o potencial está desligado é convertida em um movimento líquido de partículas para a esquerda quando a catraca é sistematicamente ligada e desligada. Considerando a presença de uma possível força externa F_{ext} , o potencial efetivo ao qual as partículas ficam submetidas é dado por $V_{eff} = V(x) - xF_{ext}$. Figura retirada e modificada da Referência [69].

As pesquisas recentes indicam que este é o mecanismo utilizado pelos motores moleculares para o transporte de várias proteínas intracelulares responsáveis pela hidrólise, considerada como aleatória, de moléculas de Adenosina Trifosfato (ATP), essenciais para o balanço energético das células [12–14, 70, 71]. Outros trabalhos abordam aspectos também relevantes como a dependência da corrente com a forma assimétrica do potencial e com o espectro de potência do ruído térmico. Um aspecto recorrente nos trabalhos atuais diz respeito à “eficiência” dos motores

brownianos. Uma vez que os dispositivos operam fora do equilíbrio, a definição de eficiência desses motores precisa ser revista [72–74]. Nesse sentido, Suzuki e Munakata [75] propuseram uma relação que considera um balanço energético baseado em médias dos termos que compõem a equação de Langevin sem a aproximação de superamortecimento

$$\eta_{rec} = \frac{F_{ext}\langle v \rangle + \gamma\langle v \rangle^2}{P_{in}}, \quad (2.12)$$

onde η_{rec} é uma "eficiência de retificação", o numerador é a soma da taxa com a qual o motor realiza trabalho contra uma força externa mais a potência necessária para o movimento a uma velocidade média $\langle v \rangle$ contra a força de arrasto $\gamma\langle v \rangle$ através de um meio viscoso. O denominador é a potência média fornecida que pode ser escrita como

$$P_{in} = \frac{1}{\tau} \int_0^\tau \frac{dV}{dx} dx, \quad (2.13)$$

para longo tempo τ . Outros modelos combinam expressões para a velocidade de não equilíbrio com distribuições de coordenadas no equilíbrio [76, 77]. Alguns trabalhos que tratam da dinâmica de transferência de energia e dissipação entre as partículas e o meio utilizam modelos que consideram o meio como um reservatório térmico com um número finito N de osciladores harmônicos quânticos [78]. Um meio descrito dessa forma é dito *modulado*. Ainda em relação à abordagem quântica em nanoescala, são comuns as investigações de eventos tipo *tunelamento* [79, 80].

Nesse capítulo nós analisamos as propriedades gerais de sistemas dinâmicos excitáveis (ou fora do equilíbrio), assim como os mecanismos de transporte mais comuns nesses sistemas. No capítulo seguinte nós abordamos a técnica (chamada de PMA) para a geração de um ruído colorido e não-gaussiano com distribuição tipo lei de potência. A idéia é aplicarmos esta distribuição estocástica para investigarmos como a dinâmica desses sistemas é afetada e quais as consequências para os processos de reconhecimento de sinais sub-limiais neurais e para o transporte direcionado de partículas por motores brownianos.

Capítulo 3

Dinâmica Estocástica

3.1 Equações Diferenciais Estocásticas

As equações diferenciais apresentadas nesta tese apresentam um termo que resulta de processos estocásticos. Por esse motivo, recebem a denominação de equações diferenciais estocásticas (EDE's). A fim de resolvermos tais equações, devemos utilizar métodos diferentes daqueles usados no cálculo de equações diferenciais ordinárias comuns, pois os termos de ruído impõem regras que diferem do cálculo infinitesimal usual em relação à diferenciação e integração.

Processos estocásticos são aqueles cuja classe de variáveis envolvidas no processo dependem explicitamente do tempo de forma aleatória. A ocorrência de tais processos na natureza é muito comum devido à presença inevitável do ruído em sistemas físicos cujas partes interagem entre si. Em reações químicas, por exemplo, o ruído resulta de efeitos de tamanho finito e heterogeneidades, enquanto que em mudanças na dinâmica climática o ruído se origina de flutuações anuais da radiação solar [3, 4, 81]. Em neurotransmissores, por exemplo, o ruído vem de muitas fontes diferentes, tais como da comutação aleatória entre canais iônicos e das entradas sinápticas vindas de muitos outros neurônios. Em virtude da importância do estudo

desses processos para a compreensão de muitos sistemas dinâmicos (que em muitos casos são sistemas biológicos) excitáveis, nós discutiremos a seguir os processos estocásticos, como o ruído branco e o processo de Wiener [82], assim como os métodos utilizados para a resolução das equações que envolvem termos estocásticos.

3.2 O Ruído Branco e o Processo de Wiener

O ruído branco é um dos principais processos estocásticos (PE) encontrados na natureza. A intensidade espectral de um processo estocástico é a transformada de Fourier da função de auto correlação. A transformada de Fourier da delta de Dirac é uma constante, ou seja, todas as frequências estão presentes com a mesma intensidade em uma fonte ruidosa considerada como branca, como a luz branca. O tempo de correlação do ruído branco é zero. Na verdade, na natureza não existe ruído rigorosamente branco, pois todo PE tem um tempo de correlação finito. Mas existem, entretanto, circunstâncias em que o tempo de correlação de um determinado PE é tão curto que poderemos tratá-lo como ruído branco, de acordo com a escala de tempo de interesse.

De forma a caracterizarmos melhor o ruído branco $\eta(t)$, vamos relacioná-lo ao processo de Wiener $\chi(t)$ através da seguinte definição [82]:

$$\chi(t) = \int_0^t \eta(t') dt'. \quad (3.1)$$

De acordo com as propriedades e a definição do processo de Wiener, o incremento usado no processo, $\Delta\chi = \chi(t + \Delta t) - \chi(t)$, possui uma largura na distribuição dada por

$$\sigma_{\Delta\chi} = \sqrt{\Delta t}. \quad (3.2)$$

Nesse caso, o processo de Wiener possui características incomuns que o diferem dos demais processos encontrados na natureza. Uma das principais é que $\chi(t)$

não possui derivada, pois se tentarmos derivá-lo de maneira usual, teremos:

$$\frac{d\chi}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta\chi(\Delta t)}{\Delta t} \propto \frac{\sqrt{\Delta t}}{\Delta t} \rightarrow \infty. \quad (3.3)$$

Com uma análise rápida podemos constatar que a derivada de $\chi(t)$ não é $\eta(t)$, o que parece uma contradição. No entanto, a Equação 3.1 é a definição comumente usada em virtude de sua importância física no contexto dos processos estocásticos.

Dessa forma, um processo estocástico, $\chi(t)$, não é uma função, no sentido usual, e o que se entende pela derivada

$$\frac{d\chi(t)}{dt} \quad (3.4)$$

é que $d\chi(t)/dt$ representa o processo estocástico cujas realizações são as derivadas das realizações do PE $\chi(t)$.

Uma das principais classes de equações que envolve dinâmica estocástica é a equação de Langevin. A equação de Langevin mais simples é a que descreve o movimento de uma partícula em um fluido sujeita a uma força viscosa proporcional a sua velocidade e a uma força de caráter aleatório devido ao impacto da partícula com as moléculas do fluido. Para exemplificarmos, vamos considerar um movimento unidimensional ao longo de um eixo preferencial x . Nesse caso, podemos escrever a equação de Langevin da seguinte maneira:

$$\frac{dv}{dt} = U'(v) + \frac{1}{m}\eta(t), \quad (3.5)$$

onde $\eta(t)$ é a força aleatória que possui as propriedades dadas por

$$\langle \eta(t) \rangle = 0 \quad , \quad \langle \eta(t)\eta(t') \rangle = 2D_\eta\delta(t-t'). \quad (3.6)$$

Aqui consideramos que os impactos são totalmente independentes e, em média, a força devido aos choques com as moléculas é nula. v é a velocidade da partícula no fluido e $U'(v) = -\nabla U$, onde $U(v)$ é um potencial viscoso dado por

$$U(v) = \frac{\Gamma}{2m}v^2, \quad (3.7)$$

com constante de viscosidade Γ/m . Podemos obter uma solução para esta equação de Langevin da seguinte maneira: começamos escrevendo $v(t)$ como [84, 85]:

$$v(t) = u(t)e^{-\frac{\Gamma t}{m}}, \quad (3.8)$$

onde $u(t)$ é uma função a ser definida. Substituindo-a na Equação 3.5 temos

$$\frac{du}{dt} = \frac{1}{m} e^{\frac{\Gamma t}{m}} \eta(t), \quad (3.9)$$

cuja solução, para as condições iniciais $v(t=0) = v_0$ e $u(t=0) = u_0$, é dada por

$$u(t) = u_0 + \frac{1}{m} \int_0^t e^{\frac{\Gamma t'}{m}} \eta(t') dt'. \quad (3.10)$$

Temos, portanto

$$v(t) = v_0 e^{-\frac{\Gamma t}{m}} + \frac{1}{m} e^{-\frac{\Gamma t}{m}} \int_0^t e^{\frac{\Gamma t'}{m}} \eta(t') dt'. \quad (3.11)$$

Em seguida, podemos usar as propriedades dadas na Equação 3.6 do ruído $\eta(t)$ para determinarmos a média e a variância da velocidade:

$$\langle v \rangle = v_0 e^{-\frac{\Gamma t}{m}}. \quad (3.12)$$

Dessa forma temos,

$$(v - \langle v \rangle)^2 = e^{-\frac{2\Gamma t}{m}} \frac{1}{m^2} \int_0^t \int_0^{t'} \eta(t') \eta(t'') e^{\frac{\Gamma(t'+t'')}{m}} dt' dt'', \quad (3.13)$$

$$\Rightarrow \langle (v - \langle v \rangle)^2 \rangle = e^{-\frac{2\Gamma t}{m}} \frac{1}{m^2} \int_0^t \int_0^{t'} \langle \eta(t') \eta(t'') \rangle e^{\frac{\Gamma(t'+t'')}{m}} dt' dt'' \quad (3.14)$$

$$\Rightarrow \langle v^2 \rangle - \langle v \rangle^2 = \frac{D}{\Gamma m} (1 - e^{-\frac{2\Gamma t}{m}}), \quad (3.15)$$

$$\Rightarrow \langle v^2 \rangle = \frac{D}{\Gamma m} (1 - e^{-\frac{2\Gamma t}{m}}) + v_0^2 e^{-\frac{2\Gamma t}{m}}. \quad (3.16)$$

Podemos observar que, para tempos longos $\langle v(t \rightarrow \infty) \rangle = 0$, isto é, no estado estacionário, a velocidade quadrática média torna-se

$$\langle v^2 \rangle = \frac{D}{\Gamma m}. \quad (3.17)$$

A partir de agora, podemos integrar a velocidade em relação ao tempo e obtermos o deslocamento, observando a condição inicial $x(t=0) = x_0$,

$$x(t) = x_0 + v_0 \frac{m}{\Gamma} (1 - e^{-\frac{\Gamma t}{m}}) + \frac{1}{\Gamma m} \int_0^t \eta(t') (1 - e^{-\frac{\Gamma(t-t')}{m}}) dt'. \quad (3.18)$$

Utilizando novamente as relações na Equação 3.6 podemos calcular o deslocamento médio e o deslocamento quadrático médio

$$\langle x \rangle = x_0 + v_0 \frac{m}{\Gamma} (1 - e^{-\frac{\Gamma t}{m}}), \quad (3.19)$$

$$\langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 = \frac{2m^2 D}{\Gamma^2} \left[t - \frac{2m}{\Gamma} (1 - e^{-\frac{\Gamma t}{m}}) + \frac{2m}{\Gamma} (1 - e^{-\frac{2\Gamma t}{m}}) \right]. \quad (3.20)$$

Para o estado estacionário ($t \rightarrow \infty$) podemos ver que o primeiro termo é dominante, de forma que podemos escrever

$$\langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 = \frac{2m^2 D t}{\Gamma^2}, \quad (3.21)$$

onde nós notamos que o desvio quadrático médio cresce linearmente com o tempo, o que reflete uma das características do movimento browniano, concordando com a relação obtida inicialmente por Einstein (Equação 1.1).

A generalização para a Equação 3.5 é dada por

$$\frac{dv}{dt} = A(v(t), t) + B(v(t), t) \eta(t), \quad (3.22)$$

onde v é a variável estocástica de interesse, $B(v(t), t)$ é uma função conhecida, $\eta(t)$ é o ruído branco e $A(v(t), t) = U'(v(t), t) = -\nabla U$ sendo $U(v(t), t)$ um potencial que caracteriza o sistema físico. Esta equação descreve o movimento superamortecido unidimensional de uma partícula, uma vez que o termo inercial foi desconsiderado. O termo B pode ser constante, como no exemplo acima, ou ser uma função de v . Quando B é constante, dizemos que o termo de ruído na Equação 3.22 é aditivo e quando $B = B(v(t), t)$ dizemos que o termo é de ruído multiplicativo.

3.2.1 Termo de Ruído Aditivo

Colocando a Equação 3.22 na forma diferencial, vamos integrá-la de t a $t + \Delta t$ e depois tomaremos o limite $\Delta t \rightarrow dt$:

$$\int_t^{t+\Delta t} dv(t') = \int_t^{t+\Delta t} A(v(t'), t') dt' + B \int_t^{t+\Delta t} \eta(t') dt', \quad (3.23)$$

ou seja,

$$dv(t) = A(v(t), t) dt + Bd\chi(t), \quad (3.24)$$

onde usamos a definição do processo de Wiener, Equação 3.1, e desprezamos termos com ordem maior que $dt^{(1)}$.

Ao tentarmos resolver numericamente esta equação, devemos dar atenção especial ao termo $Bd\chi(t)$, que não aparece nos algoritmos de integração de equações diferenciais ordinárias (ou seja, que não possuem termo estocástico). Devemos lembrar que o incremento de Wiener, $d\chi(t)$, é um PE gaussiano, de largura $\sigma = \sqrt{dt}$. Por isso, a cada passo de integração temos que sortear $d\chi(t)$ e normalizar o resultado apropriadamente. Escolhendo um número aleatório R_G , com distribuição gaussiana, centrada em $R_G = 0$ e de largura 1, o último termo da Equação 3.24 pode ser escrito como

$$Bd\chi(t) = \sqrt{dt}BR_G. \quad (3.25)$$

Nesse ponto, ao utilizarmos uma linguagem de programação e um algoritmo apropriado (como o de Euler) para a resolução numérica desta equação, teremos¹:

$$d\chi = \text{sqr}(dt) * RG(1, n). \quad (3.26)$$

onde $RG(1, n) = R_G$ e o j -ésimo passo de integração será, então,

$$v(j+1) = v(j) + A(v(j), j) * dt + B * d\chi(j). \quad (3.27)$$

¹Aqui, utilizamos Fortran90. $\text{sqr}(dt) = \sqrt{dt}$ e $RG(1, n)$ é um vetor utilizado para representar e armazenar valores de R_G .

3.2.2 Termo de Ruído Multiplicativo

Como já mencionamos, a forma mais geral para a equação diferencial estocástica na Equação 3.22 é obtida se permitirmos que A e B dependam de v e possam também ter dependência explícita em t :

$$\frac{dv}{dt} = A(v(t), t) + B(v(t), t)\eta(t), \quad (3.28)$$

Quando B depende de v a Equação 3.22 é denominada equação diferencial estocástica com ruído multiplicativo. Colocando-a na forma diferencial temos:

$$\Delta v(t) = \int_t^{t+\Delta t} A(v(t'), t') dt' + \int_t^{t+\Delta t} B(v(t'), t') \eta(t') dt'. \quad (3.29)$$

Observando agora que a primeira integral na Equação 3.29 pode ser tratada da mesma forma como tratamos o termo análogo da Equação 3.23, ou seja, no limite $\Delta t \rightarrow dt$ nós o substituímos por $A(v(t), t) dt$. Para a segunda integral, no entanto, devemos lembrar que, de acordo com a Equação 3.2 (que define a largura da distribuição para o processo de Wiener), $\Delta\chi(t) \propto \sqrt{\Delta t}$. Então Δv também pode conter termo $O(\sqrt{\Delta t})$ e o erro que se comete substituindo a integral por $B(v(t), t)\Delta\chi(t)$ pode ser igual ou maior do que $O(\Delta t)$. Por isso, as equações diferenciais estocásticas que envolvem ruído multiplicativo devem ser tratadas por um cálculo diferente. Existem alguns métodos, como os cálculos de Ito e o de Stratonovich [82], utilizados para esse fim. A seguir, exporemos, resumidamente, as regras gerais para o cálculo de Ito por ser o método utilizado neste trabalho para a resolução das EDE's.

O Cálculo de Ito

O cálculo de Ito é baseado em relações diferenciais que visam a resolução de EDE's onde o erro que envolve o termo de ruído multiplicativo é minimizado a cada

passo de integração. As relações diferenciais são definidas por:

$$\begin{aligned}(d\chi(t))^2 &= dt \\ d\chi(t)dt &= 0 \\ (d\chi(t))^m &= 0, \text{ para } m > 2.\end{aligned}\tag{3.30}$$

Considerando novamente a equação de Langevin na forma integrada, Equação 3.29, e a fim de minimizarmos o erro em substituir $B(v(t'), t')$ por $B(v(t), t)$, podemos utilizar a seguinte substituição [82]:

$$B(v(t'), t') \Rightarrow B\left(\frac{v(t) + v(t + \Delta t)}{2}, t\right),\tag{3.31}$$

ou seja, tomamos como argumento de B a média entre os valores de v no início e no fim do intervalo de integração, o que certamente corresponde a uma aproximação melhor para a integral. Neste caso

$$\Delta v(t) = A(v(t), t)\Delta t + B\left(v(t) + \frac{1}{2}\Delta v(t), t\right)\Delta\chi(t),\tag{3.32}$$

pois

$$v(t + \Delta t) = v(t) + \Delta v(t)\tag{3.33}$$

e

$$\int_t^{t+\Delta t} \eta(t')dt' = \Delta\chi(t).\tag{3.34}$$

Iterando a Equação 3.32 em Δv , expandindo B em série de Taylor, tomando o limite infinitesimal, $\Delta t \rightarrow dt$, $\Delta v \rightarrow dv$, $\Delta\chi \rightarrow d\chi$ e desprezando termos de ordem maior que $dt^{(1)}$, ficamos com

$$\begin{aligned}dv(t) &= A(v(t), t)dt + B(v(t), t)d\chi(t) + \\ &+ \frac{1}{2}\frac{\partial B}{\partial v}B(v(t), t)(d\chi(t))^2,\end{aligned}\tag{3.35}$$

ou seja,

$$dv(t) = A^{(W)}(v(t), t)dt + B(v(t), t)d\chi(t), \quad (3.36)$$

com a definição:

$$A^{(W)}(v(t), t) = A(v(t), t) + \frac{1}{2} \frac{\partial B}{\partial v} B(v(t), t). \quad (3.37)$$

Dessa forma a Equação 3.36 passa a contemplar o termo de ruído multiplicativo. Com isso podemos utilizar novamente o algoritmo de Euler para a discretização e integração de todos os termos da Equação 3.36. A seguir detalharemos o processo para a geração do ruído não Gaussiano, que utiliza a prescrição de Ito descrita acima, de interesse nesse trabalho e sua implementação digital.

3.3 Processo Multiplicativo Aleatório

Descreveremos a seguir o método, chamado de Processo Multiplicativo Aleatório (PMA), utilizado para a geração do ruído não Gaussiano a partir do ruído branco Gaussiano. O processo é descrito pela equação de Langevin [83]:

$$\frac{dv}{dt} = \lambda(t)v(t) + \eta(t), \quad (3.38)$$

onde $v(t)$ é a variável estocástica final desejada, $\lambda(t)$ um ruído multiplicativo e $\eta(t)$ um ruído aditivo. Ambos, $\lambda(t)$ e $\eta(t)$, são assumidos como descorrelacionados (ruído branco) e Gaussianos, com média e variância dadas por

$$\langle \lambda(t) \rangle = \lambda \quad , \quad \langle (\lambda(t) - \lambda)(\lambda(t') - \lambda) \rangle = 2D_\lambda \delta(t - t') \quad (3.39)$$

e

$$\langle \eta(t) \rangle = 0 \quad , \quad \langle \eta(t)\eta(t') \rangle = 2D_\eta \delta(t - t'). \quad (3.40)$$

A equação de Fokker-Planck satisfeita pela função distribuição de probabilidades $P(v, t)$ de $v(t)$ é dada por [83–85]

$$\frac{\partial}{\partial t}P(v, t) = -\frac{\partial}{\partial v} \left[(\lambda + D_\lambda)vP(v, t) - \frac{\partial}{\partial v}[(D_\lambda v^2 + D_\eta)P(v, t)] \right], \quad (3.41)$$

e possui uma solução estacionária do tipo²

$$P(v) \propto \left[1 + \left(\frac{v}{s} \right)^2 \right]^{-(\beta+1)/2}, \quad (3.42)$$

onde $s = \sqrt{D_\eta/D_\lambda}$ e $\beta = -\lambda/D_\lambda$. A intensidade do ruído gerado é dada por $2D_v = \langle v^2 \rangle = D_\eta/[D_\lambda(\alpha - 3/2)]$. Assumimos aqui uma condição de ruído aditivo de pequena intensidade ($D_\eta \ll D_\lambda$), o que implica em $s \ll 1$ com o sinal estocástico possuindo uma distribuição assintótica tipo lei de potência $P(v/s \ll 1) \propto (v/s)^{-2\alpha}$. O expoente característico na lei de potência $\alpha = (\beta + 1)/2$ é, portanto, determinado somente por características estatísticas do ruído multiplicativo.

No processo de geração do ruído multiplicativo com as características apresentadas acima utilizaremos uma média negativa para o ruído multiplicativo ($\lambda < 0$), desta forma será possível o ajuste contínuo da distribuição do sinal estocástico gerado na saída, variando desde um sinal gaussiano ($\alpha \rightarrow \infty$) até um sinal com decaimento assintótico tipo lei de potência.

A abordagem do ruído gaussiano é bastante utilizada devido a suas propriedades estatísticas, que simplificam os cálculos analíticos, e por se tratar de uma distribuição bastante frequente na natureza, uma vez que o teorema do limite central prevê que esta distribuição é bastante comum a uma grande classe de variáveis estocásticas.

Problemas envolvendo ruídos não-gaussianos envolvem técnicas mais elaboradas, utilizando simulações analógicas [86–88] ou digitais [85, 89] para a resolução das equações diferenciais estocásticas que envolvem processos dessa natureza. Neste trabalho utilizaremos um ruído não-gaussiano (gerado através do processo

²Para maiores detalhes veja o Apêndice B e as Referências [2, 50, 83].

multiplicativo aleatório descrito anteriormente) com distribuição de probabilidade do tipo [2, 50]:

$$P(v) = \frac{1}{Z_\alpha} \frac{1}{[1 + \frac{v^2}{s^2}]^\alpha}, \quad (3.43)$$

onde α é o expoente de decaimento da lei de potência e Z_α é uma constante de normalização da função distribuição de probabilidade dada por

$$Z_\alpha = \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{1}{[1 + \frac{v^2}{s^2}]^\alpha} dv. \quad (3.44)$$

Podemos recuperar o ruído branco gaussiano no limite $\alpha \rightarrow \infty$. A intensidade média desse ruído pode ser finita apenas quando $\alpha > 3/2$, o que irá determinar o intervalo de valores que exploraremos nas simulações.

3.4 Simulação Numérica

O procedimento do cálculo de Ito foi empregado para resolvermos numericamente a equação diferencial estocástica de Langevin, Equação 3.38, a fim de introduzirmos o resultado final do PMA nas EDE's tratadas neste trabalho. A discretização desta equação, em uma dimensão, fica como segue ³:

- `ra=sigma1*(dsqrt(-2.0d0*dlog(r1))*dcos(2.0d0*pi*r2))`
- `rm=lambda+sigma2*(dsqrt(-2.0d0*dlog(r3))*dcos(2.0d0*pi*r4))`
- `x=x0+(lambda*x0+x0*(sigma2**2.0d0)/2.0d0)*dt+(rm-lambda)*x0*dsqrt(dt)+ra*dsqrt(dt)`

onde `ra` e `rm` são o ruído aditivo e multiplicativo respectivamente (ambos gaussianos), `sigma1**2` e `sigma2**2` suas intensidades, `lambda` é o valor médio do ruído multiplicativo (tomado nas simulações como negativo, variando entre -40.0 (aproximadamente gaussiano) e -2.5 (fortemente não-gaussiano)) `r1`, `r2`, `r3` e `r4` são

³Escrita em Fortran90.

números aleatórios com distribuição uniforme entre 0 e 1 gerados pelo compilador ⁴. O ruído final obtido, \mathbf{x} , possui uma distribuição de acordo com a Equação 3.42 e o ajuste desta distribuição se dá por conta do fator λ . Nesse último item, podemos observar os termos que possuem \sqrt{dt} , devido à largura da distribuição para o incremento de Wiener descrito anteriormente (Equação 3.2). O segundo e o terceiro termo para a equação do ruído final, $(\lambda \mathbf{x}_0 + \mathbf{x}_0 * (\sigma^2 * 2.0d0) / 2.0d0) * dt$, são exatamente o primeiro e o terceiro termo na Equação 3.36, onde esses termos surgem a partir da expansão em série de Taylor da função considerada até a ordem $dt^{(1)}$ e as regras de integração impostas pelo cálculo de Ito. O ruído final \mathbf{x} , assim obtido, foi inserido nas equações que governam a dinâmica dos sistemas físicos de interesse para este trabalho. No capítulo seguinte discutimos o efeito da distribuição estocástica com estas propriedades sobre dois dos principais mecanismos de transporte em sistemas excitáveis.

⁴Utilizamos a função `ran2` como base para o algoritmo de geração dos números aleatórios, considerada como geradora de números aleatórios de longo período ($> 2 \times 10^{18}$), cujas “sementes” são trocadas a cada compilação do código fonte.

Capítulo 4

Sistemas Dinâmicos Excitáveis sob a Ação de Ruídos não-Gaussianos

4.1 Séries Temporais

Nós resolvemos numericamente as equações diferenciais estocásticas de interesse com o incremento da variável estocástica escrito na forma [50]:

$$dv(t) = \lambda v(t)dt + v(t)dW_\lambda + \frac{1}{2}v(t)(dW_\lambda)^2 + dW_\eta ,$$

onde dW_x ($x = \eta, \lambda$) representa o incremento devido ao processo de Wiener, que surgiu ao integrarmos o ruído x no intervalo de tempo dt . Dessa forma, considerando uma sequência de passos de integração, teremos uma sequência de termos dW_x considerados como variáveis aleatórias independentes e identicamente distribuídas. De acordo com o Teorema do Limite Central [2,50] a distribuição dos valores de dW_x convergirá para uma distribuição gaussiana com variância $2D_x dt$. Observando este fato, o incremento de Wiener, durante a integração numérica, foi gerado por $dW_x = R_G \sqrt{2D_x dt}$, onde R_G é uma amostra de número aleatório com distribuição gaussiana e variância unitária. Em relação ao ruído multiplicativo, o termo quadrático foi incluído no incremento de Wiener como uma maneira de melhorar a convergência,

de acordo com o cálculo de Stratonovich [82]. De fato, utilizamos como uma melhor aproximação para $v(t)$ a média entre os valores no início e no fim do intervalo de integração dt . Em nossas simulações utilizamos um passo com $dt = 10^{-3}$.

Na Figura 4.1 nós mostramos as séries temporais da variável estocástica $v(t)$, resultante do PMA, para dois valores representativos da média do ruído multiplicativo.

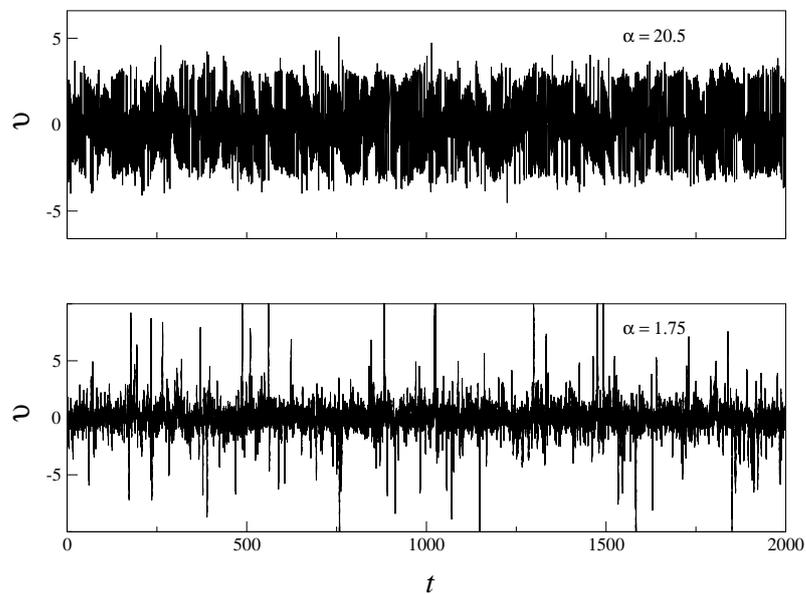


Figura 4.1: Séries temporais típicas da variável estocástica gerada através do PMA. Utilizamos dois valores distintos para λ que correspondem a dois valores distintos para o expoente de decaimento assintótico da distribuição: $\alpha = 20.5$, correspondendo a um ruído aproximadamente gaussiano, e $\alpha = 1.75$, que corresponde a um ruído fortemente não-gaussiano. Podemos observar nesta última série alguns eventos raros, como a presença de picos com grande amplitude.

Podemos verificar, para o caráter fortemente não-gaussiano da série, a presença de picos com grande amplitude associados ao aumento na probabilidade de ocorrência desses eventos raros. Na Figura 4.2, mostramos a função distribuição de probabilidade correspondente para as duas séries, assim como as curvas que re-

presentam a forma analítica dada pela Equação 3.5. Na figura podemos observar claramente o desvio do comportamento gaussiano para pequenos valores de α . No entanto, à medida que o desvio torna-se mais acentuado a variável estocástica $v(t)$ torna-se mais, temporalmente, correlacionada.

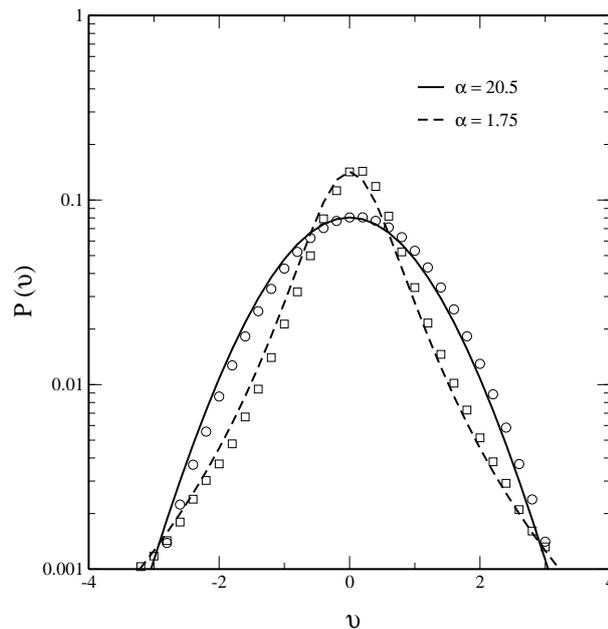


Figura 4.2: Função distribuição de probabilidade da variável estocástica gerada pelo PMA com termos de ruído aditivo e multiplicativo, usando os mesmos valores de α que na Figura 4.1. As linhas sólida e tracejada representam a expressão analítica para a distribuição probabilidade dada pela Equação 3.5. Podemos observar um forte desvio em relação ao caráter gaussiano para $\alpha = 1.75$.

A função de correlação $C(\tau) = v(t)v(t + \tau)$ é mostrada na Figura 4.3. O decaimento exponencial de $C(\tau)$ torna-se muito mais lento para valores pequenos de α . O tempo de correlação típico para o caso $\alpha = 1.75$ é da ordem de $\tau \simeq 0.5$, enquanto que este tempo é da ordem de $\tau \simeq 0.02$ para $\alpha = 20.5$. No entanto, mesmo neste regime aproximadamente gaussiano, o tempo de correlação é ainda muito maior que o intervalo de integração dt .

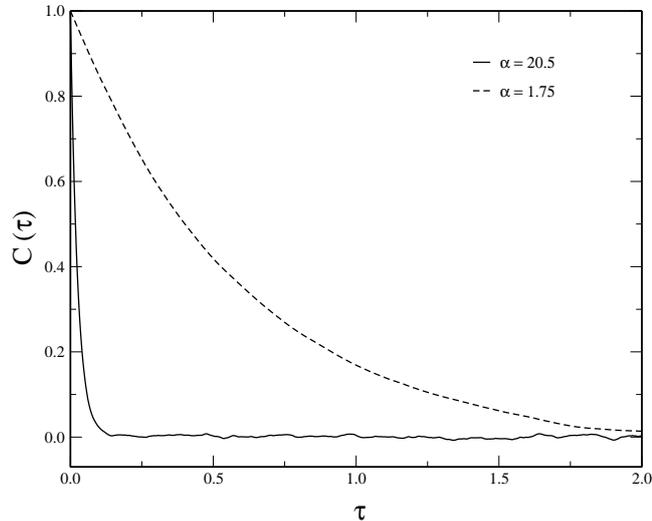


Figura 4.3: Função de correlação para as duas séries temporais mostradas na Figura 4.1. Podemos notar que o tempo de correlação típico aumenta à medida que a função distribuição probabilidade se desvia do comportamento gaussiano. Em ambos os casos, o tempo de correlação típico é muito maior que o intervalo de integração usado para resolver numericamente a equação de Langevin.

Tendo obtido a distribuição desejada para $v(t)$ através de um PMA nós analisamos, a seguir, os mecanismos de ressonância estocástica para um modelo de dinâmica neural e os motores brownianos com potencias do tipo *catraca liga-desliga*.

4.2 Ressonância Estocástica Induzida por Distribuição Estocástica não-Gaussiana

O estudo do fenômeno de ressonância estocástica tem sido usado para investigar muitos sistemas físicos, químicos e biológicos em uma série de trabalhos recentes [9, 27, 90, 91]. Estudos numéricos normalmente consideram um ruído descorrelacionado no tempo (branco) e gaussiano como uma boa aproximação para

modelos de sistemas onde o tempo de relaxação da auto-correlação do ruído é muito curto comparado ao tempo de escala característico do sistema dinâmico. O efeito do tempo de correlação do ruído em um sistema biestável foi primeiramente investigado por Gammaitoni *et al* [92], mostrando uma degradação no efeito da ressonância devido à competição entre o tempo de correlação do ruído e o tempo médio de espera das transições entre dois mínimos de um potencial considerado. A correlação também exerce um importante papel para a ressonância estocástica de modelos neurais [93–95]. Um estudo experimental do efeito do ruído colorido na ressonância estocástica de neurônios sensoriais mostrou que, para baixas frequências do sinal periódico, o ruído branco convencional promove uma baixa intensidade ótima e uma alta relação sinal-ruído quando comparado com o ruído colorido [96]. No entanto, o mesmo estudo sugere que o ruído colorido $1/f$ pode ser melhor que o ruído branco a altas frequências, tornando possível uma explicação para a vasta ocorrência de ruído $1/f$ em sistemas biológicos, efeito comprovado por outros trabalhos mais recentes [97, 98].

Motivados por essa nova fenomenologia, surgiram vários trabalhos recentes [99–101] mostrando uma otimização na relação sinal-ruído (SNR) quando o ruído se distancia do comportamento gaussiano. Há um grande interesse no estudo de sistemas dinâmicos excitados por ruídos não-gaussianos que apresentam uma distribuição tipo lei de potência com decaimento lento, uma vez que este tipo de distribuição parece estar presente em muitos dos fenômenos naturais [93–95, 97, 98].

Diante destas motivações e possibilidades, nós realizamos um estudo sobre a resposta dinâmica do modelo neural integra-e-dispara (dada pela Equação 2.7 com o termo de ruído gaussiano $\xi(t)$ substituído pelo ruído colorido não-gaussiano $v(t)$). Temos, portanto:

$$\frac{dx}{dt} = -\gamma x + \mu + A \cos(\omega t) + v(t) , \quad (4.1)$$

onde as propriedades estatísticas do ruído $v(t)$ foram descritas no Capítulo 3 e mostradas através das Figuras 4.1, 4.2 e 4.3.

Para caracterizarmos o mecanismo de RE no modelo LIF vamos utilizar a distribuição dos tempos de primeira passagem. Esta distribuição apresenta picos que sinalizam a escala característica do sinal harmônico cuja amplitude é menor que o limiar que representa a altura da barreira de ativação para o neurônio. Estaremos particularmente interessados em investigar como a natureza não-gaussiana do sinal de alimentação pode influenciar na condição de ressonância para o reconhecimento dos sinais sub-limiars. Os parâmetros fixos usados nas simulações numéricas para a dinâmica neural foram: $\gamma = 2.0$, $A = 0.3$, $\mu = 0.1$, $\omega = 1.0$, $D_\lambda = 1.0$, $\Theta = 0.23$. λ (e o respectivo valor de α) variou de acordo com os valores mostrados nas Tabelas 4.1 e 4.1:

Tabela 4.1: Variação do parâmetro λ

λ	-20.0	-16.0	-12.0	-9.0	-8.0	-7.0
α	10.5	8.5	6.5	5.0	4.5	4.0

Tabela 4.2: Variação do parâmetro λ

λ	-6.0	-5.0	-4.0	-3.0	-2.5	-2.0
α	3.5	3.0	2.5	2.0	1.75	1.5

Os demais parâmetros envolvidos no processo serão quantificados à medida que forem surgindo. Para comparação com dados experimentais deve-se tomar $1/\gamma$ como o tempo característico da membrana e usar unidades para o potencial de forma a normalizar a intensidade do ruído multiplicativo $D_\lambda = 1$.

4.2.1 O Potencial de Membrana

A Figura 4.4 mostra a evolução temporal do potencial de membrana, descrito pela Equação 4.1. Os parâmetros comuns, usados para a obtenção dos gráficos mostrados nas Figuras 4.4 e 4.5, foram: $\gamma = 2.0$, $A = 0.3$, $\mu = 0.1$, $\omega = 1.0$ e $D_\eta = 1.5 \times 10^{-3}$. A equação diferencial estocástica é complementada com uma regra de dispara-e-anula, ou seja, toda vez que o potencial cruza o limiar de disparo, um potencial de ação é gerado e o potencial de membrana vai a zero, $x = 0$ (característica não mostrada na figura para melhor evidenciar a diferença entre os dois tipos de sinais).

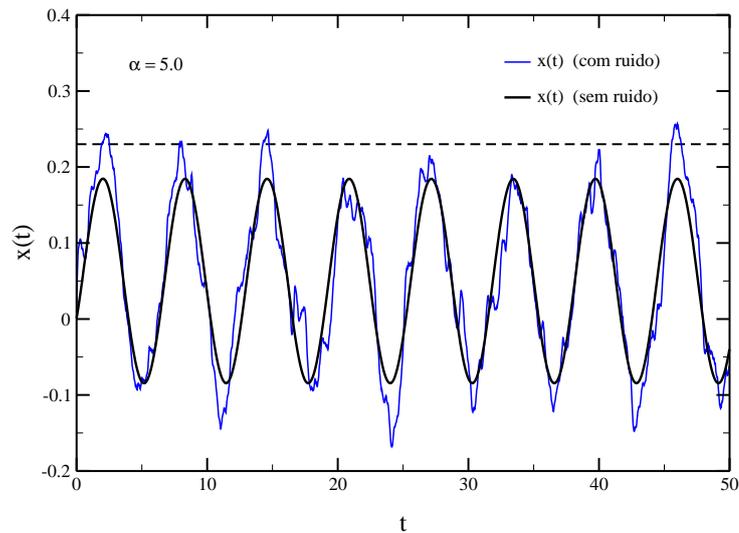


Figura 4.4: Evolução temporal do potencial de membrana obtida por resolução numérica da Equação 4.1 para $\alpha = 5.0$. A linha sólida mais grossa corresponde às oscilações periódicas do potencial quando este não está submetido ao ruído (um sinal sub-limiar). A linha mais fina corresponde ao potencial superposto por um sinal periódico e por um ruído. O nível de limiar $\Theta = 0.23$ (representado como uma linha tracejada) foi considerado para a análise dos tempos de primeira passagem (Figura 4.5).

Para o conjunto de parâmetros que usamos, o valor do potencial de membrana utilizado, no equilíbrio, foi de $x_0 = 0.05$. Uma vez que o ruído resultante do processo multiplicativo aleatório é adicionado ao sinal de entrada periódico, o potencial de membrana desenvolve flutuações periodicamente moduladas e níveis de ultrapassagem de limiar induzidos por ruído.

4.2.2 Distribuição dos Tempos de Primeira Passagem

Duas amostras do histograma das distribuições dos tempos de primeira passagem são mostradas nas Figuras 4.5-(a) (para $\alpha = 5.0$, aproximadamente gaussiano) e 4.5-(b) (para $\alpha = 1.5$, fortemente não-gaussiano).

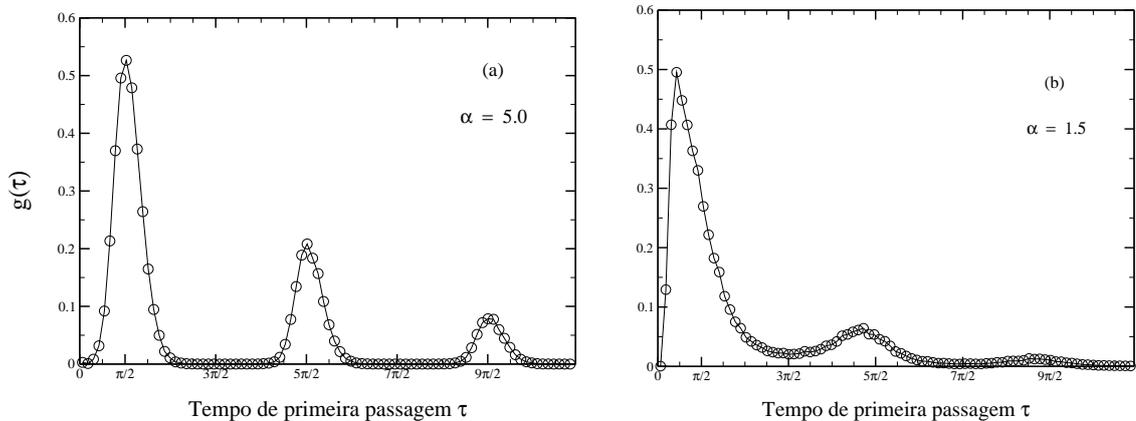


Figura 4.5: Histogramas obtidos considerando séries de 20000 disparos do neurônio. Podemos observar que a posição dos picos coincide com a posição dos máximos do sinal periódico quando o ruído é aproximadamente gaussiano ($\alpha = 5.0$). Notamos ainda que, a uma intensidade fixa de ruído e para o caso não-gaussiano ($\alpha = 1.5$), o primeiro pico é fortalecido em relação aos demais.

Podemos observar que as posição dos máximos estão próximas das posições do sinal harmônico $t_n = 2\pi(n + 1/4)/\omega$. Notamos ainda que, para o ruído não-gaussiano, o primeiro pico é muito maior que os demais picos subsequentes e suas posições estão um pouco mais desviadas dos máximos do sinal periódico. Isto indica

que, para esse nível de ruído aditivo, o cruzamento do limiar se torna mais frequente, mesmo na ausência do sinal de entrada periódico em uma escala de tempo da ordem da constante temporal característica da membrana.

4.2.3 Curvas de Ressonância

A altura da distribuição dos tempos de primeira passagem próxima de seus três primeiros picos ($t_n = 2\pi(n+1/4)/\omega$, com $n = 0, 1, 2$) como função da intensidade de ruído aditivo D_η é mostrada nas Figuras 4.6-(a) e 4.6-(b) para os dois valores de α .

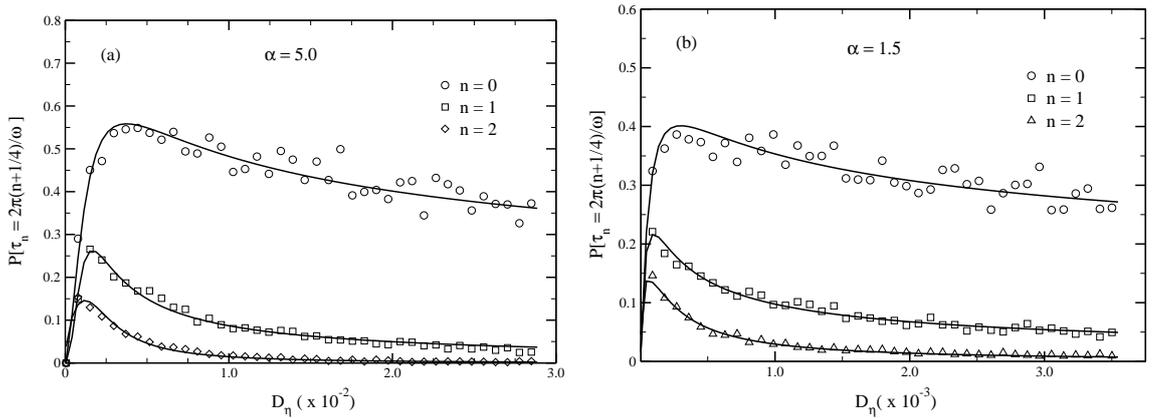


Figura 4.6: Altura da distribuição dos tempos de primeira passagem. Podemos observar as curvas de ressonância para os três primeiros picos, onde os mesmos acontecem em uma intensidade de ruído e amplitude cada vez menores à medida que o ruído de alimentação do neurônio se torna não-gaussiano, da esquerda para a direita, com α diminuindo de 5.0 (a) para 1.5 (b).

Essas curvas mostram claramente uma assinatura de ressonância estocástica. As amplitudes destes picos atingem um máximo e depois decaem. A amplitude do ruído que provoca o máximo em cada pico não é a mesma, uma vez que funções resposta distintas apresentam estimativas distintas da condição de ressonância (embora com a mesma ordem de magnitude) [27]. Em relação à influência do caráter

não-gaussiano do ruído, nós podemos perceber claramente que a condição de ressonância é atingida a uma intensidade cada vez menor de ruído aditivo (uma ordem de grandeza para os casos ilustrados) à medida que o ruído de alimentação do neurônio passa a ter um caráter fortemente não-gaussiano (α diminuindo).

4.2.4 Intensidade Ótima de Ruído

A Figura 4.7 mostra a dependência da intensidade de ruído aditivo $D_{\eta(\text{ótima})}$, na ressonância, em relação a α . No entanto, para melhor caracterizar a resposta neural, é mais adequada uma análise em relação à intensidade D_v do ruído gerado pelo processo multiplicativo aleatório.

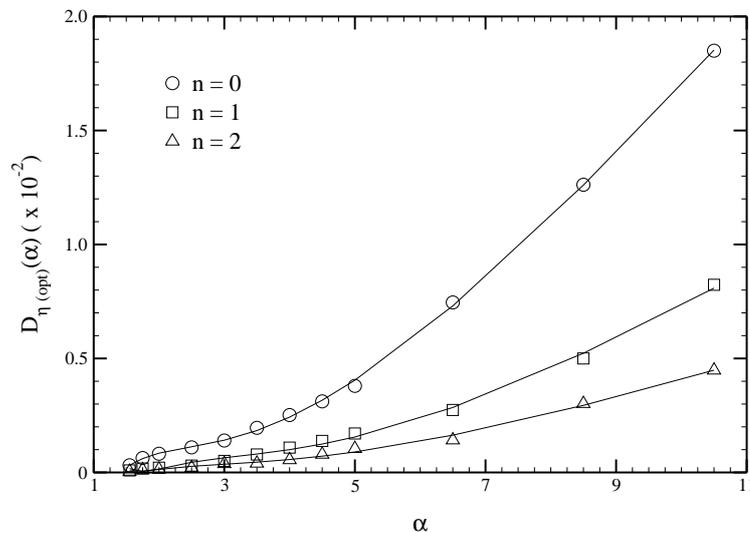


Figura 4.7: Dependência da intensidade ótima de ruído aditivo em relação a α .

O desvio quadrático médio do ruído de entrada é divergente para qualquer $\alpha < 1.5$ devido ao lento decaimento na distribuição de probabilidade. Por essa razão, a intensidade ótima de ruído passa por um mínimo a um valor finito do expoente de decaimento (Figura 4.8).

Esta característica indica que a eficiência da resposta do neurônio a estímulos periódicos sub-limiares pode aumentar se a este sinal superpormos um fraco ruído não-gaussiano que possua um decaimento assintótico, tipo lei de potência, com um expoente característico bem definido.

O resultado obtido no gráfico da Figura 4.8 permite concluir que a eficiência de um neurônio em identificar sinais sub-limiares pode não apenas aumentar, devido à presença do ruído, como também pode passar por um processo de otimização, ao se beneficiar de possíveis desvios da distribuição do ruído em relação ao comportamento gaussiano.

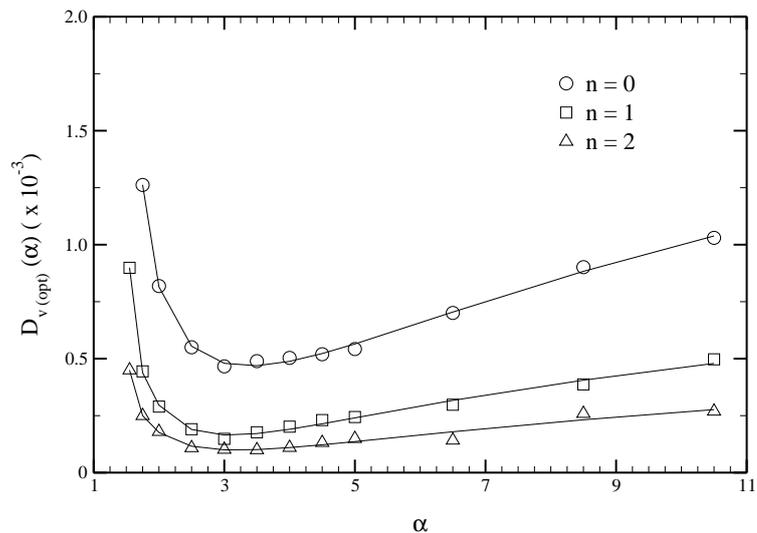


Figura 4.8: Ruído ótimo D_v em função de α . O mínimo apresentado na função, em torno de $\alpha = 3.0$, indica uma melhor resposta do neurônio a estímulos periódicos superpostos por ruídos que possuem uma distribuição não-gaussiana e com expoente de decaimento finito na lei de distribuição de probabilidade.

Como existem várias evidências de que séries temporais não-gaussianas são frequentemente geradas na natureza [96–98, 109, 110], é possível que sistemas sensoriais biológicos possam se utilizar desse mecanismo para otimizar suas respostas a estímulos externos. No capítulo seguinte faremos uma análise mais aprofundada dos resultados obtidos nesta seção.

4.3 Motor Browniano sob a Ação de um Ruído não-Gaussiano

4.3.1 O Potencial Tipo Catraca Liga-Desliga

Em relação à dinâmica dos motores brownianos vamos utilizar um modelo de potencial tipo *catraca liga-desliga* que está submetido a um PMA. Para isto, vamos considerar o movimento de uma pequena partícula na presença de um potencial externo e sob a influência de flutuações produzidas em um meio biológico ou por fluidos que apresentam elevada viscosidade. Dessa forma, a equação do movimento da partícula pode ser descrita como a de um movimento superamortecido que obedece à equação¹:

$$\frac{dx(t)}{dt} = -\frac{\partial V(x,t)}{\partial x} + v(t), \quad (4.2)$$

onde $x(t)$ é a coordenada da partícula, $v(t)$ representa a fonte do ruído e $V(x,t)$ é o potencial assimétrico e pulsado. Todas essas grandezas são medidas em unidades reescaladas apropriadas. O ruído $v(t)$ foi gerado de um processo de Langevin que inclui os termos de ruído aditivo e multiplicativo, como descrito nas Seções 3.4 e 4.1. O potencial $V(x,t)$ é espacialmente periódico e periodicamente ligado e desligado, podendo ser escrito como $V(x,t) = A(t)V(x)$. A escolha particular $A(t) = (1 + \text{sgn}[\sin(\pi t/2)])/2$ mostra que a mudança entre ligado e desligado ocorre a cada meio período $T = 2$. Para a assimetria espacial do potencial usamos a composição de potenciais harmônicos dada por

$$V(x) = V_0 \left[\sin\left(\frac{2\pi x}{L}\right) + 0.25 \sin\left(\frac{4\pi x}{L}\right) \right], \quad (4.3)$$

que possui a forma mostrada na Figura 4.9.

¹Como discutido na Seção 2.4.

Devido a periodicidade do potencial, não há transporte efetivo de partículas no equilíbrio. Portanto, a velocidade média das partículas é nula se o potencial é permanentemente aplicado, independente de sua forma assimétrica e da presença de flutuações. Um transporte efetivo só pode ser obtido em uma situação de não equilíbrio que pode ser estabelecida, por exemplo, ligando-se e desligando-se o potencial periodicamente.

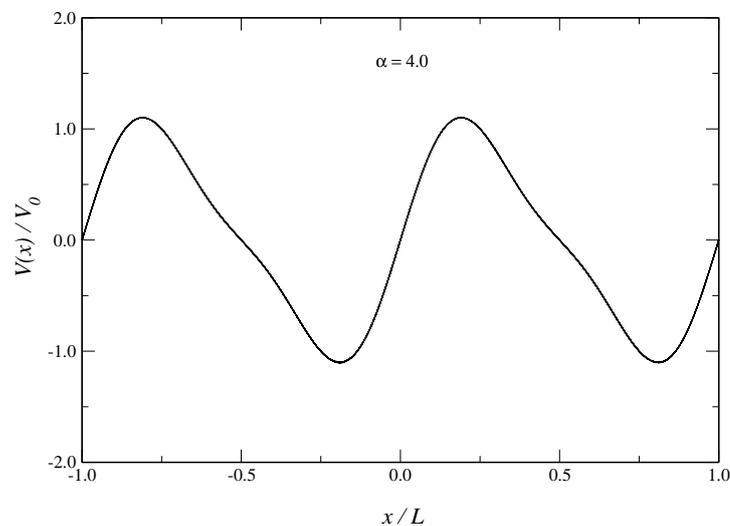


Figura 4.9: Potencial assimétrico ao qual a partícula é submetida. Quando é periodicamente ligado e desligado, a partícula adquire uma velocidade média positiva, devido a presença da fonte de ruído e ao segmento maior do potencial com gradiente negativo.

Com o potencial ligado, a distribuição da posição das partículas possui picos em torno do mínimo do potencial. A largura dos picos de distribuição é estacionária e controlada pela intensidade do ruído. Durante o período no qual o potencial permanece desligado, a largura da distribuição aumenta, simetricamente, com o tempo devido a difusão das partículas. Quando o potencial é ligado novamente, haverá maior probabilidade que a posição das partículas esteja mais próxima do mínimo do potencial localizado à direita da posição inicial que à esquerda. Esta assimetria produz um movimento direcional efetivo de um conjunto de partículas após uma sequência de liga e desliga.

De forma a estudarmos o movimento das partículas sujeitas a essa dinâmica, nós resolvemos numericamente a Equação 4.2 em tempo discreto. Usamos o mesmo passo de integração $dt = 10^{-3}$ que foi usado para a geração das séries do ruído. Ressaltamos, novamente, que este intervalo de integração é muito menor que o tempo de correlação do ruído para todos os valores de α explorados. As partículas são liberadas da origem $x(t = 0) = 0$ e os valores dos parâmetros usados foram $L = 1$ e $V_0 = 10/2\pi$. O valor da amplitude do potencial V_0 foi escolhido de tal forma que os saltos, induzidos por ruído, das partículas sobre a barreira de potencial tornam-se raros próximos ao regime gaussiano.

4.3.2 Gradiente Característico

A Figura 4.10 mostra o gradiente do potencial que é sentido pela partícula durante sua evolução temporal.

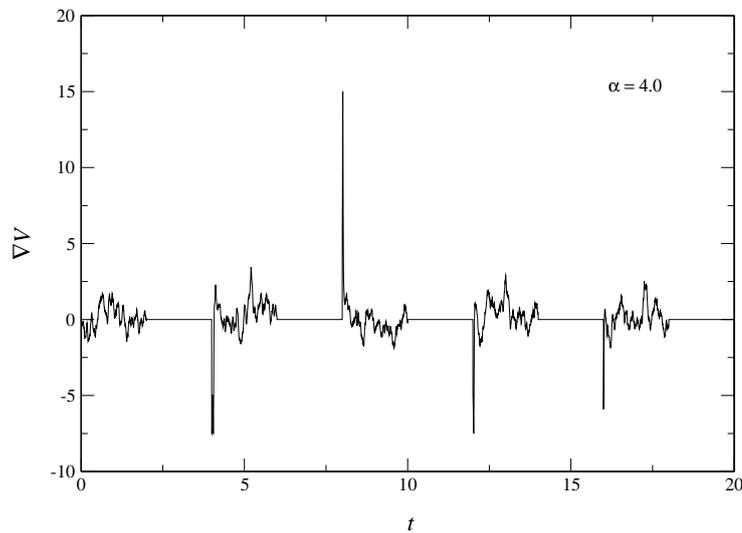


Figura 4.10: Gradiente do potencial ao qual a partícula está sujeita durante sua trajetória. Os períodos quiescentes correspondem aos intervalos nos quais o potencial permanece desligado. As flutuações aleatórias durante os períodos ativos indicam a presença de um ruído fundamental não-gaussiano com $\alpha = 4.0$.

Os trechos quiescentes correspondem aos períodos durante os quais o potencial fica desligado. Os picos observados durante os períodos ativos são os responsáveis pela captura das partículas em uma posição longe do mínimo do potencial. As partículas são, então, rapidamente direcionadas para uma região de mínimo próxima. Em torno dessa posição, o efeito do potencial externo é sentido somente devido às flutuações nas posições das partículas induzidas por ruído.

Podemos observar que existe uma frequência maior de captura em uma região com força positiva (que corresponde a um gradiente negativo). Esta característica é devida a assimetria do potencial que possui um segmento maior de gradiente negativo.

4.3.3 Evolução Temporal

A evolução temporal da posição das partículas é mostrada na Figura 4.11 para dois casos representativos que correspondem aos casos de um ruído aproximadamente gaussiano e fortemente não-gaussiano. Em ambos os casos, a partícula de fato exhibe um movimento líquido com uma velocidade média positiva.

Podemos observar que a escala temporal mostrada é muito maior que o período de transição entre os estados ligado e desligado do potencial. Comparando-se os dois casos, podemos observar que a velocidade média no regime fortemente não-gaussiano é um pouco maior que no regime aproximadamente gaussiano. Além disso, a posição da partícula no caso $\alpha = 1.75$ exhibe flutuações maiores. As flutuações reforçadas estão associadas à maior frequência de ocorrência de eventos raros (picos de maior amplitude) na presença de um ruído distribuído tipo lei de potência e que possui um decaimento lento.

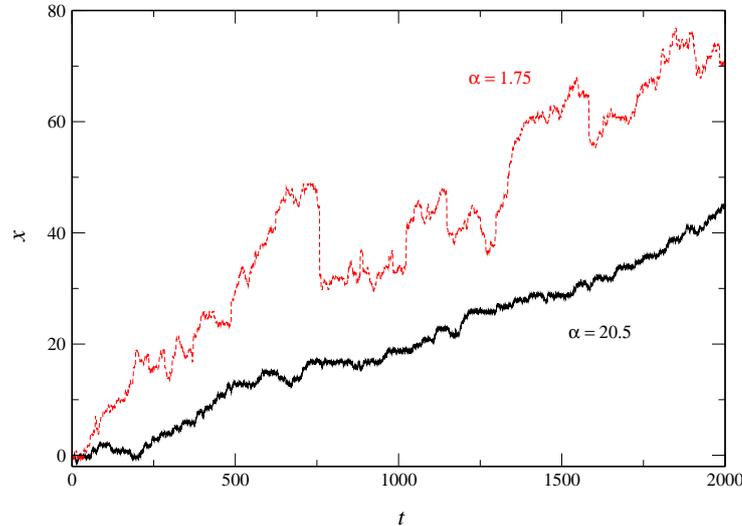


Figura 4.11: Evolução temporal típica da posição das partículas para dois casos representativos. Note que as flutuações na posição da partícula são maiores para o caso fortemente não-gaussiano, $\alpha = 1.75$, devido a ocorrência mais frequente de grandes picos no ruído. A velocidade média também é maior nesse caso.

Esses eventos raros fazem a partícula saltar de um mínimo de potencial para outro sem uma tendência direcional, levando portanto a grandes flutuações na posição da partícula.

4.3.4 Corrente Ótima Direcionada de Partículas

O efeito principal do caráter não-gaussiano do ruído sobre a corrente efetiva é ilustrado na Figura 4.12. Aqui, nós plotamos a média das velocidades das partículas como uma função do expoente α . Nessa média foram consideradas 50 realizações distintas da evolução temporal, como aquelas mostradas na Figura 4.11.

Em cada realização a velocidade da partícula é tomada como a velocidade média num intervalo temporal completo. Observa-se que a velocidade média é otimizada para um valor intermediário de α . Esse comportamento não-monotônico

reflete o aspecto competitivo de duas características do ruído que contribuem para o movimento da partícula: a presença de eventos de grande amplitude e o crescimento da correlação temporal entre os eventos.

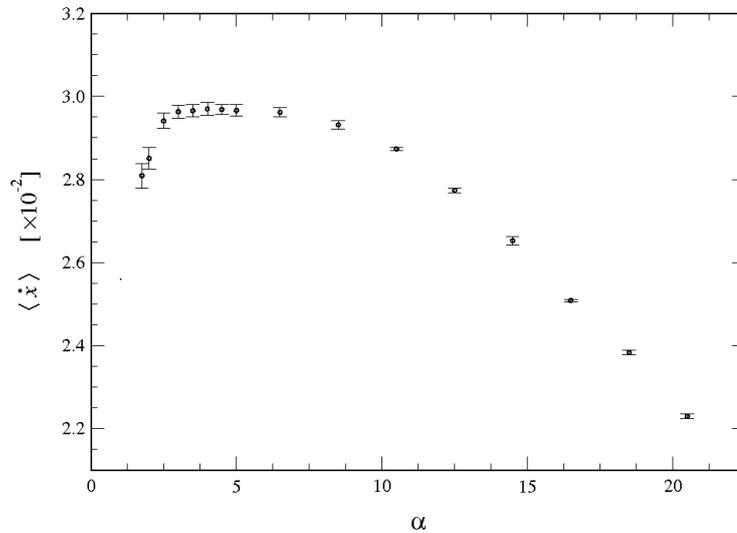


Figura 4.12: Média das velocidades das partículas como uma função do expoente de decaimento assintótico α da distribuição do ruído. Para cada média foram consideradas 50 evoluções temporais distintas da posição das partículas. A velocidade atinge um máximo para um valor intermediário de α . Este comportamento não-monotônico indica a presença de duas funções competitivas desempenhadas pelo ruído não-gaussiano (ver texto).

O aumento das correlações temporais favorece a difusão das partículas nos períodos durante os quais o potencial é mantido desligado, levando portanto a um alargamento mais rápido da distribuição de probabilidade das posições. Esta característica aumenta a probabilidade de capturar a partícula em um mínimo do potencial localizado à direita da posição inicial. Além disso, o rápido alargamento da função distribuição da posição também é provocado por conta da presença de eventos ruidosos com maior amplitude que passam a ser mais frequentes.

Estes aspectos são os principais responsáveis pelo aumento da velocidade média quando, partindo de um regime aproximadamente gaussiano, atingimos um regime completamente não-gaussiano (ao diminuirmos os valores para α). No entanto, quando os eventos de maior amplitude tornam-se muito frequentes, a distribuição de probabilidade da posição amplia-se muito rapidamente na ausência do potencial. Isso reduz a diferença na probabilidade de capturar a partícula à direita ou à esquerda da posição inicial, o que leva a uma diminuição da corrente efetiva quando α diminui demasiadamente. Considerando os resultados aqui obtidos, faremos a seguir um resumo e uma análise dos principais aspectos desses resultados.

Capítulo 5

Considerações Finais

Apresentamos neste trabalho um estudo da influência da distribuição estocástica sobre as propriedades de sistemas dinâmicos excitáveis. A excitabilidade de alguns sistemas, como um neurônio ou um motor browniano, provém da própria natureza de não equilíbrio desses sistemas. Sistemas fora do equilíbrio termodinâmico apresentam uma grande variedade de configurações ou estados diferentes, onde a dinâmica dessas configurações pode ser sensivelmente influenciada pelas flutuações térmicas, inevitáveis em sistemas reais que interagem com seu meio ou que possuem uma dinâmica intrínseca. O foco de nossa abordagem foram os mecanismos de *ressonância estocástica* e as *catracas* ou *motores brownianos*, sendo que para a observação e caracterização do primeiro mecanismo nós usamos o modelo LIF para a dinâmica neural. Para a observação e caracterização do segundo mecanismo nós utilizamos um modelo de motor browniano unidimensional com potencial assimétrico do tipo *liga-desliga*.

Diante das motivações expostas no Capítulo 1, nós descrevemos, no Capítulo 2, as propriedades gerais dos sistemas dinâmicos excitáveis. A Seção 2.3 foi dedicada à descrição da dinâmica neural, com ênfase no modelo integra-e-dispara com vazamento. Este modelo foi escolhido em virtude de sua larga aplicabilidade a muitos estudos em neurofisiologia e por ser computacionalmente viável¹. Ainda que

¹Tendo em vista que alguns modelos podem utilizar um conjunto de equações diferenciais aco-

sua dinâmica seja representada por uma equação relativamente simples, os termos da equação reproduzem satisfatoriamente as características de um neurônio real. Na Seção 2.4, discutimos as principais propriedades do efeito denominado de *catraca browniana*. Assim como discutimos alguns mecanismos de transporte no meio biológico em micro e nano-escalas. Relatamos a competição existente entre os mecanismos de auto-propulsão e difusão para baixo número de Reynolds. Nesses níveis as forças viscosas superam as forças inerciais que conhecemos de nossa experiência diária. No Capítulo 3 nós discutimos os métodos de resolução de equações diferenciais estocásticas, que diferem de métodos para a resolução de equações diferenciais ordinárias (sem termo de ruído). Demos ênfase ao PMA do qual geramos o ruído final $v(t)$ com uma distribuição tipo lei de potência com tempo de correlação finito que engloba tanto as características da distribuição gaussiana quanto não-gaussiana. O ajuste do expoente de decaimento da lei de potência pôde ser realizado através do valor médio do termo de ruído multiplicativo usado no PMA.

No Capítulo 4 nós mostramos os resultados das simulações numéricas para a dinâmica neural no modelo integra-e-dispara e para um modelo unidimensional de motor browniano. A seguir, discutimos separadamente estes resultados.

- **Ressonância Estocástica na Presença de um Ruído não-Gaussiano**

Em relação ao mecanismo de RE no modelo LIF, nossa investigação foi baseada na análise da distribuição dos tempos de primeira passagem. Essa distribuição apresenta picos que identificam a escala de tempo característica do sinal sub-limiar cuja intensidade passa por um máximo em função da intensidade do ruído, assinalando a condição de ressonância estocástica. Nós identificamos um mínimo na intensidade de ruído ótimo (ou seja, o ruído que contribui efetivamente para a condição de ressonância estocástica no modelo) para um valor finito do expoente de α e a inclusão de termos de interação numa rede neural, onde a descrição da dinâmica é mais complexa e as soluções numéricas exigem mais tempo computacional [45, 49, 102–108].

decaimento da função distribuição de probabilidade do ruído não-gaussiano (com $\alpha \sim 3.0$).

As flutuações do ruído não-gaussiano (bem maiores que no gaussiano) promovem, portanto, uma melhor resposta do neurônio a sinais sub-limiares periódicos. O reconhecimento de sinais desse tipo são relevantes para a evolução adaptativa em redes neurais biológicas [96–98]. Uma vez que ruídos não-gaussianos são frequentemente gerados por sistemas biológicos, em particular o ruído interno em redes neurais [109, 110], os resultados apresentados aqui também indicam que os modelos para sistemas sensoriais podem apresentar melhor eficiência ao incluírem uma estatística não-gaussiana na distribuição do ruído [111].

- **Motor Browniano na Presença de um Ruído não-Gaussiano**

Nós consideramos o movimento de uma partícula superamortecida na presença de um potencial catraca pulsado. Devido a não estacionaridade e à natureza assimétrica do potencial, as partículas desenvolveram uma velocidade média não nula induzida pelo ruído fundamental. Novamente, acreditamos que as flutuações de grande amplitude do ruído não-gaussiano, que são menos frequentes no regime gaussiano usual, influenciam substancialmente a corrente média de partículas. Nós mostramos que a velocidade média de partículas alcança um valor máximo para um valor intermediário finito do expoente da distribuição (com $\alpha \sim 3.3$), revelando os aspectos competitivos do ruído que contribuem para o movimento unidirecional das partículas. Trabalhos recentes mostram que a difusão reforçada nas catracas brownianas pode ser de fato gerada, dependendo da natureza da força estocástica às quais alguns tipos de proteínas estão submetidas [13, 112].

Os resultados apresentados aqui fornecem evidências adicionais de que a otimização no transporte de partículas em sistemas fora do equilíbrio acontece quando a natureza da distribuição estocástica se distancia do caráter gaussiano [113].

5.1 Relevância dos Resultados

A Figura 5.1, contendo os dois principais resultados obtidos neste trabalho, ilustra o comportamento interessante para dois sistemas excitáveis (cujas dinâmicas dependem sensivelmente das propriedades estocásticas do meio), porém muito diferentes entre si.

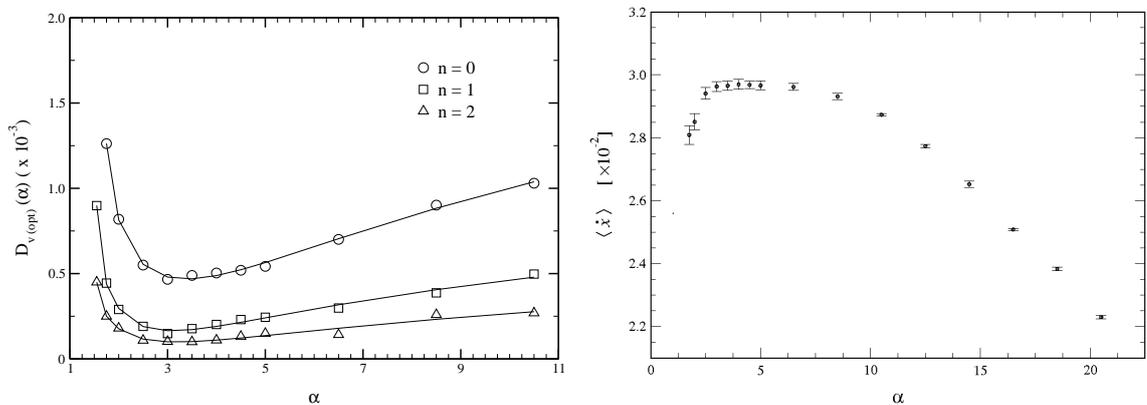


Figura 5.1: Condições de otimização para dois sistemas distintos. À esquerda, curvas de otimização na dinâmica neural. À direita, otimização do transporte de partículas num motor browniano unidimensional. As duas condições de otimização foram obtidas para um comportamento estocástico fortemente não-gaussiano.

Por um lado nos mostra que deve existir um valor ótimo (intermediário e finito) do expoente da distribuição estocástica neural capaz de aumentar a eficiência de um neurônio em reconhecer sinais sub-limiares das mais diversas origens [26]. Por outro lado, nos mostra que esse mesmo expoente ótimo deve estar relacionado à eficiência de uma catraca browniana no transporte direcionado de partículas. Apesar de não existir uma conexão explícita e direta entre estes dois sistemas, as duas

condições de otimização foram obtidas à medida que $\alpha \rightarrow 1.5$. Acreditamos que os resultados apresentados aqui possam contribuir para o estudo da eficiência dos mecanismos estocásticos presentes numa grande variedade de sistemas naturais em micro e nanoescalas. Em particular, para a emergente área da nanociência, o interesse nos estudos sobre a influência das flutuações e sobre os processos de dissipação de energia podem ser decisivos para o estabelecimento de um “padrão de eficiência” dos *nanomotores*, sendo possível inúmeras aplicações práticas. Foi dentro deste contexto que desenvolvemos a contribuição original desta tese.

5.2 Perspectivas e Trabalhos Futuros

Os resultados apresentados aqui abrem novas perspectivas para a investigação da influência de ruídos não-gaussianos em sistemas dinâmicos nos quais a estocasticidade pode apresentar um papel construtivo, como por exemplo, em formação de padrões e transições de fase. Do ponto de vista teórico, a investigação analítica da influência de ruídos não-gaussianos, baseada em sistemas de dois níveis e na teoria da resposta linear, pode trazer informações adicionais relevantes sobre o mecanismo de otimização das condições de ressonância e transporte de partículas.

Esperamos que os resultados aqui apresentados possam estimular outras investigações nesta área, que possui um forte aspecto multidisciplinar. Este aspecto envolve desde modelos não-trivias relacionados à descrição matemática de processos estocásticos, passando pela física de sistemas complexos, pela engenharia eletrônica associada a captação e filtragem de sinais, até a descrição do comportamento de sistemas de interesse biológico. Para todas essas áreas o papel das correlações do ruído colorido (tema que não foi abordado em maiores detalhes neste trabalho) também merece destaque.

Neste trabalho não foi possível a observação e caracterização experimental dos efeitos citados. Por isso, esperamos que trabalhos futuros possam contemplar estes aspectos como forma de caracterizarmos completamente os fenômenos estudados. Em particular, é de grande interesse o desenvolvimento de simulações analógicas e trabalhos experimentais sobre a real eficiência dos mecanismos aqui mencionados. Outros trabalhos possíveis incluem estudos da dinâmica de motores brownianos acoplados em casos 1D e 2D que podem auxiliar na compreensão dos mecanismos de operação de máquinas complexas operando em escalas micro e nanométricas.

Referências

- [1] A. Einstein. **On the Movement of Small Particles Suspended in Stationary Liquids Required by the Molecular-Kinetic Theory of Heat.** Artigo original publicado em: *Annalen der Physik (Leipzig)* **17**, 549-560 (1905).
- [2] T. Tomé e M. J. Oliveira. **Dinâmica Estocástica e Irreversibilidade.** *Edusp - Editora da Universidade de São Paulo*, 1ª edição (2001).
- [3] R. Benzi, A. Sutera and A. Vulpiani. **The Mechanism of Stochastic Resonance.** *Journal of Physics A: Mathematical and General* **14** 11, L453-L457 (1981).
- [4] R. Benzi, G. Parisi, A. Sutera and A. Vulpiani. **A Theory of Stochastic Resonance in Climatic Change.** *SIAM (Society for Industrial and Applied Mathematics), Journal on Applied Mathematics* **43**, 565 (1983).
- [5] N. G. Stocks, N. D. Stein, S. M. Soskin and P. V. E. McClintock. **Zero-Dispersion Stochastic Resonance.** *Journal of Physics A: Mathematical and General* **25** 18, L1119 (1992).
- [6] N. G. Stocks, N. D. Stein and P. V. E. McClintock. **Stochastic Resonance in Monostable Systems.** *Journal of Physics A: Mathematical and General* **26** 7, L385 (1993).

-
- [7] B. J. Gluckman, T. I. Netoff, E. J. Nell, W. L. Ditto, M. L. Spano and S. J. Schiff. **Stochastic Resonance in a Neuronal Network from Mammalian Brain.** *Physical Review Letters* **77**, 4098-4101 (1996).
- [8] J. K. Douglass, L. Wilkens, E. Pantazelou and F. Moss. **Noise Enhancement of Information Transfer in Crayfish Mechanoreceptors by Stochastic Resonance.** *Nature* **365**, 337-340 (1993).
- [9] T. Mori and S. Kai. **Noise-Induced Entrainment and Stochastic Resonance in Human Brain Waves.** *Physical Review Letters* **88** 21, 218101 1-4 (2002).
- [10] S. Spezia, L. Curcio, A. Fiasconaro, N. Pizzolato, D. Valenti, B. Spagnolo, P. Lo Bue, E. Peri and S. Colazza. **Evidence of Stochastic Resonance in the Mating Behavior of *Nezara viridula* (L.).** *The European Physical Journal B* **65**, 453-458 (2008).
- [11] P. Reimann. **Brownian Motors: Noisy Transport Far from Equilibrium.** *Physics Reports* **361**, 57-265 (2002).
- [12] R. D. Astumian and P. Hänggi. **Brownian Motors.** *Physics Today*. **55**, 33-39 (2002).
- [13] E. R. Kay, D. A. Leigh and F. Zerbetto. **Synthetic Molecular Motors and Mechanical Machines.** *Angewandte Chemie* **46** International Edition, 72-191 (2006).
- [14] W. R. Browne and B. L. Feringa. **Making Molecular Machines Work.** *Nature Nanotechnology* **1**, 25-35 (2006).
- [15] J. Perrin. **Les Atomes.** *Flammarion*, 1ª edição (1913).
- [16] S. R. Salinas. **Einstein e a Teoria do Movimento Browniano.** *Revista Brasileira de Ensino de Física* **27** 2, 263-269 (2005).
-

-
- [17] P. Langevin. **Sur la Théorie du Mouvement Brownien.** *C. R. Acad. Sci.* **146**, 530-533 (1908).
- [18] E. Frey and K. Kroy. **Brownian Motion: A Paradigm of Soft Matter and Biological Physics.** *Annalen der Physik (Leipzig)* **14**, 20-50 (2005).
- [19] S. Matthias and F. Müller. **Asymmetric Pores in a Silicon Membrane Acting as Massively Parallel Brownian Ratchets.** *Nature* **424**, 53-57 (2003).
- [20] L. Gammaitoni, E. Menichella-Saetta, S. Santucci, F. Marchesoni and C. Pre-silla. **Periodically Time-Modulated Bistable Systems: Stochastic Resonance.** *Physical Review A* **40** 4, 2114-2119 (1989).
- [21] K. Wiensefeld, D. Pierson, E. Pantazelou, C. Dames and F. Moss. **Stochastic Resonance on a Circle.** *Physical Review Letters* **72** 14, 2125-2129 (1994).
- [22] S. M. Bezrukov and I. Vodyanoy. **Noise-Induced Enhancement of Signal Transduction Across Voltage-Dependent Ion Channels.** *Nature* **378**, 362-364 (1995).
- [23] A. Fulinski. **Active Transport in Biological Membranes and Stochastic Resonances.** *Physical Review Letters* **79** 24, 4926-4929 (1997).
- [24] A. T. Winfree. **The Geometry of Biological Time.** *Springer*, Second Edition (2000).
- [25] A. Mikhailov. **Foundations of Synergetics.** *Springer*, Second Edition (1994).
- [26] B. Lindner, J. G. Ojalvo, A. Neiman and L. S. Geier. **Effects of Noise in Excitable Systems.** *Physics Reports* **392**, 321-324 (2004).
- [27] L. Gammaitoni, P. Hänggi, P. Jung and F. Marchesoni. **Stochastic Resonance.** *Review of Modern Physics* **70**, 223-287 (1998).

-
- [28] B. MacNamara, K. Wiensefeld and R. Roy. **Observation of Stochastic Resonance in a Ring Laser.** *Physical Review Letters* **60** 25, 2626-2629 (1988).
- [29] E. Arimondo, D. Dangoisse, E. Menchi and F. Papoff. **Dynamic Behavior of Bistability in a Laser with a Saturable Absorber.** *Journal of the Optical Society of America B* **4** 6, 892-899 (1987).
- [30] A. Fioretti, A. L. Guidoni, R. Mannella and E. Arimondo. **Evidence of Stochastic Resonance in a Laser with Saturable Absorber: Experiment and Theory.** *Journal of Statistical Physics* **70**, 403-412 (1993).
- [31] J. J. Collins, T. T. Imhoff and P. Grigg. **Noise-Mediated Enhancements and Decrements in Human Tactile Sensation.** *Physical Review E* **56** 1, 923-926 (1997).
- [32] I. Hidaka, D. Nozaki and Y. Yamamoto. **Functional Stochastic Resonance in the Human Brain: Noise Induced Sensitization of Baroreflex System.** *Physical Review Letters* **85** 17, 3740-3743 (2000).
- [33] H. A. Kramers. **Brownian Motion in a Field of Force and the Diffusion Model of Chemical Reactions.** *Physica (Utrecht)* **7**, 284-304 (1940).
- [34] J. A. M. Janssen. **Solution of Kramers' Problem.** *Physica A* **152**, 145-176 (1988).
- [35] H. Risken. **The Fokker-Planck Equation: Methods of Solution and Applications.** *Springer-Verlag*, (1984).
- [36] L. Gammaitoni, F. Marchesoni, E. Menichella-Saetta and S. Santucci. **Stochastic Resonance in Bistable Systems.** *Physical Review Letters* **62** 4, 349-352 (1989).
- [37] D. Randall, W. Burggren, K. French. **Fisiologia Animal - Mecanismos e Adaptações.** *Editora Guanabara Koogan*, 4ª edição (2000).
-

- [38] R. R. Schmidt. **Neurofisiologia**. Editora Pedagógica e Universitária Ltda, 1ª edição (1979).
- [39] A. C. Guyton. **Fisiologia Humana**. Editora Guanabara Koogan, 6ª edição (1988).
- [40] P. Cuddon. **Small Word - Nikon**. *Image of Distinction*, 2005. Fotomicrografia disponível em: www.nikonsmallworld.com/gallery/search/all/neurons/7. Acesso em: 19/02/2011.
- [41] L. H. A. Monteiro. **Sistemas Dinâmicos**. Editora Livraria da Física, 2ª edição (2006).
- [42] L. Lapique. Translated by: N. Brunel and M. C. W. van Rossum. **Quantitative Investigations of Electrical Nerve Excitation Treated as Polarization**. *Biological Cybernetics - Historical Resource*, (2007). Artigo original publicado em: *J. Physiol. Pathol. Gen.* **9**, 567-578 (1907).
- [43] R. B. Stein. **A Theoretical Analysis of Neuronal Variability**. *Biophysical Journal* **5**, 173-194 (1965).
- [44] R. B. Stein. **Some Models of Neuronal Variability**. *Biophysical Journal* **7**, 37-68 (1967).
- [45] B. W. Knight. **Dynamics of Encoding in a Population of Neurons**. *The Journal of General Physiology* **59**, 734-766 (1972).
- [46] P. Lánský. **On Approximations of Stein's Neuronal Model**. *Journal of Theoretical Biology* **107** 4, 631-647 (1984).
- [47] H. C. Tuckwell. **Introduction to Theoretical Neurobiology**. Cambridge University Press **2**, (1988).

-
- [48] C. Koch. **Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons**. *Oxford University Press*, (1999).
- [49] H. U. Bauer and K. Pawelzik. **Alternating Oscillatory and Stochastic Dynamics in a Model for a Neuronal Assembly**. *Physica D* **69**, 380-393 (1993).
- [50] C. W. Gardiner. **Handbook of Stochastic Methods: For Physics, Chemistry and the Natural Sciences**. *Springer-Verlag*, Third Edition (1999).
- [51] M. Barbi, S. Chillemi, A. Di Garbo and L. Reale. **Stochastic Resonance in a Sinusoidally Forced LIF Model with Noisy Threshold**. *BioSystems* **71**, 23-28 (2003).
- [52] M. Barbi and L. Reale. **Stochastic Resonance in the LIF Models with Input or Threshold Noise**. *BioSystems* **79**, 61-66 (2005).
- [53] P. Jung. **Threshold Devices: Fractal Noise and Neural Talk**. *Physical Review E* **50**, 2513-2522 (1994).
- [54] A. R. Bulsara, T. C. Elston, C. R. Doering, S. B. Lowen and K. Lindenberg. **Cooperative Behavior in Periodically Driven Noisy Integrate-Fire Models of Neuronal Dynamics**. *Physical Review E* **53**, 3958-3969 (1996).
- [55] E. Purcell. **Life at Low Reynolds Number**. *American Journal of Physics* **45** 1, 3-11 (1977).
- [56] R. P. Feynman, R. B. Leighton and M. Sands. **The Feynman Lectures on Physics**. *Addison-Wesley* **1** Chapter 46, (1966).
- [57] M. O. Magnasco. **Forced Thermal Ratchets**. *Physical Review Letters* **71** 10, 1477-1481 (1993).
- [58] R. D. Astumian and M. Bier. **Fluctuation Driven Ratchets: Molecular Motors**. *Physical Review Letters* **72** 11, 1766-1769 (1994).
-

-
- [59] H. X. Zhou and Y. D. Chen. **Chemically Driven Motility of Brownian Particles.** *Physical Review Letters* **77** 1, 194-197 (1996).
- [60] J. Prost, J. F. Chauwin, L. Peliti and A. Ajdari. **Asymmetric Pumping of Particles.** *Physical Review Letters* **72** 16, 2652-2655 (1994).
- [61] P. Reimann, R. Bartussek, R. Häubler and P. Hänggi. **Brownian Motors Driven by Temperature Oscillations.** *Physical Letters A* **215**, 26-31 (1996).
- [62] L. Ibarra-Bracamontes and V. Romero-Roch. **Stochastic Ratchets with Colored Thermal Noise.** *Physical Review E* **56** 4, 4048-4051 (1997).
- [63] S. Bouzat and H. S. Wio. **Current and Efficiency Enhancement in Brownian Motors Driven by non Gaussian Noises.** *The European Physical Journal B* **41** 1, 97-105 (2004).
- [64] S. Bouzat and H. S. Wio. **New Aspects on Current Enhancement in Brownian Motors Driven by non-Gaussian Noises.** *Physica A* **351**, 69-78 (2005).
- [65] J. Rousselet, L. Salome, A. Ajdari and J. Prost. **Directional Motion of Brownian Particles Induced by a Periodic Asymmetric Potential.** *Nature* **370**, 446-447 (1994).
- [66] L. P. Faucheux, L. S. Bourdieu, P. D. Kaplan and A. J. Libchaber. **Optical Thermal Ratchet.** *Physical Review Letters* **74** 9, 1504-1507 (1995).
- [67] I. Derenyi and A. Ajdari. **Collective Transport of Particles in a "Flashing" Periodic Potential.** *Physical Review E* **54** 1, R5-R8 (1996).
- [68] A. Grillo, A. Jinha, S. Federico, R Ait-Haddou, W. Herzog and G. Giaquinta. **Directed Transport of Brownian Particles in a Changing Tempera-**

- ture Field. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical* **41** 015002, 1-26 (2008).
- [69] H. Linke **Physics Department**. *University of Oregon*. Disponível em: <http://pages.uoregon.edu/linke/res_ratchet.html>. Acesso em: 21/02/2011.
- [70] D. Dan, A. M. Jayannavar and G. I. Menon. **A Biologically Inspired Ratchet Model of Two Coupled Brownian Motors**. *Physica A* **318**, 40-47 (2003).
- [71] Y. Jamali, A. Lohrasebi and H. Raffi-Tabar. **Computational Modelling of the Stochastic Dynamics of Kinesin Biomolecular Motors**. *Physica A* **381**, 239-254 (2007).
- [72] H. Linke, M. T. Downton and M. J. Zuckermann. **Performance Characteristics of Brownian Motors**. *Chaos* **15**, 1-11 (2005).
- [73] B.-q. Ai, H.-z. Xie, H.-y. Liao and L.-g. Liu. **Efficiency in a Temporally Asymmetric Brownian Motor with Stochastic Potentials**. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* **2006**, P09016 (2006).
- [74] J. M. R. Parrondo and B. J. Cisneros. **Energetics of Brownian Motors: A Review**. *Applied Physics A: Materials Science & Processing* **75**, 179-191 (2002).
- [75] D. Suzuki and T. Munakata. **Rectification Efficiency of a Brownian Motor**. *Physical Review E* **68** 2, 021906 (2003).
- [76] M. F. Gelin and D. S. Kosov. **Directed Motion and Useful Work from an Isotropic Nonequilibrium Distribution**. *Physical Review E* **77** 1, 011115 (2008).

-
- [77] P. Reimann and P. Hänggi. **Introduction to the Physics of Brownian Motors**. *Applied Physics A: Materials Science & Processing* **75**, 169-178 (2002).
- [78] J. Rosa. **Transferência de Energia em Meios Modulados e Transporte de Partículas em Catracas**. *Tese de Doutorado em Física - Universidade Federal do Paraná* (2008).
- [79] P. Reimann and P. Hänggi. **Quantum Features of Brownian Motors and Stochastic Resonance**. *Chaos* **8** 3, 629-642 (1998).
- [80] S. Kholer, J. Lehmann and P. Hänggi. **Driven Quantum Transport on the Nanoscale**. *Physics Reports* **406**, 379-443 (2005).
- [81] R. Benzi, A. Sutera and A. Vulpiani. **Stochastic Resonance in Climatic Change**. *Tellus* **34**, 10-16 (1982).
- [82] C. Scherer. **Métodos Computacionais da Física**. *Editora Livraria da Física*, 1ª edição (2005).
- [83] H. Nakao. **Asymptotic Power Law of Moments in a Random Multiplicative Process with Weak Additive Noise**. *Physical Review E* **58** 2, 1591-1600 (1998).
- [84] Z. Schuss. **Theory and Applications of Stochastic Differential Equations**. *John Wiley & Sons*, (1980).
- [85] J. F. L. de Freitas. **Taxa de Transição Ótima e Ressonância Estocástica em um Sistema Dinâmico Biestável Dirigido por um Ruído Tipo Lei de Potência**. *Dissertação de Mestrado em Física - Instituto de Física da Universidade Federal de Alagoas* (2003).
- [86] L. B. M. Silva. **Estudos de Sistemas não Lineares Envolvendo Processos Estocásticos Através de Simulações Analógicas**. *Trabalho de*

- Conclusão de Curso em Física* - Instituto de Física da Universidade Federal de Alagoas (2007).
- [87] D. G. Luchinsky, P. V. E. McClintock and M. I. Dykman. **Analogue Studies of Nonlinear Systems**. *Reports on Progress in Physics* **61** 8, 889 (1998).
- [88] Aki-Hiro Sato, H. Takayasu and Y. Sawada. **Power Law Fluctuation Generator Based on Analog Electrical Circuit**. *Fractals* **8** 3, 219-225 (2000).
- [89] L. Bartosch. **Generation of Colored Noise**. *International Journal of Modern Physics C* **12** 6, 851-855 (2001).
- [90] D. Petracchi, I. C. Gebeshuber, L. J. DeFelice and A. V. Holden. **Stochastic Resonance in Biological Systems**. *Chaos, Solitons & Fractals* **11** 12, 1819-1822 (2000).
- [91] A. Guderian, G. Dechert, K. Zeyer and F. Schneider. **Stochastic Resonance in Chemistry: The Belousov–Zhabotinsky Reaction**. *The Journal of Physical Chemistry* **100** 11, 4437-4441 (1996).
- [92] L. Gammaitoni, E. Menichella-Saetta, S. Santucci, F. Marchesoni and C. Pre-silla. **Periodically Time-Modulated Bistable Systems: Stochastic Resonance**. *Physical Review A* **40** 4, 2114-2119 (1989).
- [93] J. Feng and B. Tirozzi. **Stochastic Resonance Tuned by Correlations in Neural Models**. *Physical Review E* **61** 4, 4207-4211 (2000).
- [94] D. Nozaki and Y. Yamamoto. **Enhancement of Stochastic Resonance in a FitzHugh-Nagumo Neuronal Model Driven by Colored Noise**. *Physical Letters A* **243**, 281-287 (1998).
- [95] D. Nozaki, J.J. Collins and Y. Yamamoto. **Mechanism of Stochastic Resonance Enhancement in Neuronal Models Driven by 1/f Noise**. *Physical Review E* **60** 4, 4637-4644 (1999).

-
- [96] D. Nozaki, D. J. Mar, P. Grigg and J. J. Collins. **Effects of Colored Noise on Stochastic Resonance in Sensory Neurons.** *Physical Review Letters* **82** 11, 2402-2405 (1999).
- [97] R. Soma, D. Nozaki, S. Kwak and Y. Yamamoto. **1/f Noise Outperforms White Noise in Sensitizing Baroreflex Function in the Human Brain.** *Physical Review Letters* **91** 7, 078101 (2003).
- [98] Y. G. Yu, R. Romero and T. S. Lee. **Preference of Sensory Neural Coding for 1/f Signals.** *Physical Review Letters* **94** 10, 108103 (2005).
- [99] H. S. Wio and S. Bouzat. **Stochastic Resonance: The Role of Potential Asymmetry and non Gaussian Noises.** *Brazilian Journal of Physics* **29** 1, 136-143 (1999).
- [100] M. A. Fuentes, R. Toral and H. S. Wio. **Enhancement of Stochastic Resonance: The Role of non Gaussian Noises.** *Physica A* **295**, 114-122 (2001).
- [101] M. A. Fuentes, H. S. Wio and R. Toral. **Effective Markovian Approximation for non-Gaussian Noises: A Path Integral Approach.** *Physica A* **303**, 91-104 (2002).
- [102] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley. **A Quantitative Description of Membrane Current and Its Application to Conduction and Excitation in Nerve.** *The Journal of Physiology* **117**, 500-544 (1952).
- [103] R. FitzHugh. **Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane.** *Biophysical Journal* **1**, 445-466 (1961).
- [104] R. FitzHugh. **Thresholds and Plateaus in the Hodgkin-Huxley Nerve Equations.** *The Journal of General Physiology* **43**, 867-896 (1960).

-
- [105] J. Nagumo, S. Arimoto and S. Yoshizawa. **An Active Pulse Transmission Line Simulating Nerve Axon.** *Proceedings IRE* **50**, 2061-2070 (1962).
- [106] B. van der Pol. **On “Relaxation-Oscillations”.** *Philosophical Magazine* **2** 11, 978-992 (1926).
- [107] K. F. Bonhoeffer. **Activation of Passive Iron as a Model for the Excitation of Nerve.** *The Journal of General Physiology* **32** 1, 69-91 (1948).
- [108] H. Treutlein, K. Schulten and B. Bunsenges. **Noise Induced Limit Cycles of the Bonhoeffer–van der Pol Model of Neural Pulses.** *Ber. Bunsenges. Phys. Chem.* **89**, 710-718 (1985).
- [109] G. Mato. **Stochastic Resonance in Neural Systems: Effect of Temporal Correlation in the Spike Trains.** *Physical Review E* **58** 1, 876-880 (1998).
- [110] G. Mato. **Stochastic Resonance Using Noise Generated by a Neural Network.** *Physical Review E* **59** 3, 3339-3343 (1999).
- [111] J. R. R. Duarte, M. V. D. Vermelho and M. L. Lyra. **Stochastic Resonance of a Periodically Driven Neuron under non-Gaussian Noise.** *Physica A* **387**, 1446-1454 (2008).
- [112] I. Santamaría-Holek, M. H. Vainstein, J. M. Rubí and F. A. Oliveira. **Protein Motors Induced Enhanced Diffusion in Intracellular Transport.** *Physica A* **388** 8, 1515-1520 (2009).
- [113] J. R. R. Duarte and M. L. Lyra. **Optimal Directed Current of a Brownian Motor under a non-Gaussian Noise Generated by a Multiplicative Process.** *International Journal of Modern Physics C* **21** 6, 757-767 (2010).

Apêndice A

Algumas Definições Estatísticas

- **Função de Distribuição Cumulativa**

A função de distribuição cumulativa $P_X(x_i)$ (ou CDF, abreviatura para o termo em inglês *Cumulative Distribution Function*) é definida como a probabilidade de ocorrência de um certo evento da variável aleatória pertencente ao conjunto $X = \{x_1, x_2, \dots\}$ não exceder um certo limiar, isto é, para o caso discreto e contínuo, respectivamente, devemos ter

$$P_X(x) = \sum_{i=-\infty}^n p_i(X = x),$$
$$P_X(x) = \int_{-\infty}^x p_X(s) ds. \quad (\text{A.1})$$

Como toda probabilidade deve ser não negativa, a função de distribuição cumulativa é sempre crescente. Essa deve satisfazer as condições de contorno: $P_X(-\infty) = 0$, $P_X(\infty) = 1$. A função p_X , nos somatórios em (A.1), é a densidade de probabilidade (ou PDF, sigla para o termo em inglês *Probability Distribution Function*), que será definida a seguir.

- **Função Densidade de Probabilidade**

Para uma descrição completa da variável randômica x que pode assumir o conjunto de valores x_i (com $i = 0, 1, \dots$) é necessário conhecer a função de distribuição de probabilidade (PDF), pois, a partir dela, é possível caracterizar completamente a variável aleatória em questão. Sua definição é

$$p_i = \text{Prob}\{X = x_i\} , \quad (\text{A.2})$$

considerando que: $p_i \geq 0$ e $\sum_i p_i = 1$, que representa todos os possíveis valores de ocorrência dos eventos medidos. Para uma variável randômica contínua, esta pode ser descrita pela função de distribuição cumulativa (CDF), através da relação

$$p_X(x) = \frac{d}{dx} P_X(x) \quad (\text{A.3})$$

e para uma variável discreta, sua função de distribuição pode ser definida como a soma de funções delta ponderada pela probabilidade de ocorrência de cada evento, ou seja

$$p_X(x) = \sum_i P_i \delta(X - x_i) . \quad (\text{A.4})$$

onde as condições de positividade e normalização devem ser obedecidas.

- **Média, Mediana, Variância, Desvio Padrão e Covariância**

A média, ou valor esperado, é o valor médio de um dado conjunto de dados. Para o caso discreto e contínuo, o valor médio é, respectivamente,

$$\langle X \rangle = \sum_{i=1}^n x_i p(X = x_i) \quad (\text{A.5})$$

e

$$\langle X \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} x p(x) dx . \quad (\text{A.6})$$

Tal que $p(X = x_i)$ significa a probabilidade de ocorrência da variável x_i . Quando os eventos são igualmente prováveis, considerando o caso discreto, temos que $p(X = x_i) = 1/n$ (onde n representa o tamanho da amostra). Conseqüentemente

$$\langle X \rangle = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i . \quad (\text{A.7})$$

A mediana δ é o valor que divide a área da PDF em duas partes iguais, ou seja

$$\int_{-\infty}^{\delta} f(x)dx = \int_{\delta}^{\infty} f(x)dx = \frac{1}{2} . \quad (\text{A.8})$$

Outra grandeza de extrema importância em estatística é a variância, que aqui denotamos por σ_X^2 , onde o sub-índice rotula o conjunto ao qual foi efetuada a medida. Sua representação matemática para um conjunto de variáveis discretas $X = \{x_1, \dots, x_n\}$ e contínuas, respectivamente, é dada por

$$\sigma_X^2 = \langle (X - \langle X \rangle)^2 \rangle = \sum_{i=1}^n (x_i - \langle X \rangle)^2 p(X = x_i) , \quad (\text{A.9})$$

e

$$\sigma_X^2 = \langle (X - \langle X \rangle)^2 \rangle = \int_{-\infty}^{+\infty} (x - \langle X \rangle)^2 p(x) dx . \quad (\text{A.10})$$

Pelas Equações A.9 e A.10 verificamos que a variância possui dimensão quadrada da variável; e $\sigma_X^2 \geq 0$, sendo zero para o caso determinístico. Também definimos o desvio padrão σ_X como a raiz quadrada da variância $\sigma_X = \sqrt{\sigma_X^2}$. Uma das principais importâncias do desvio padrão é que este possui a mesma unidade do conjunto X . A variância ou desvio padrão é um indicador de dispersão ou difusão, mede o grau de quanto os dados estão dispersos em torno da média. É por isso que comumente costuma-se dizer que o desvio padrão quantifica a largura da distribuição, quanto menor for este valor, mais os dados estão centralizados em torno do valor médio.

Os valores nas Equações A.9 e A.10 são válidos desde que as somas sejam finitas. Uma observação importante a ser feita aqui é que toda variável que segue uma distribuição Gaussiana possui uma variância bem definida. Estendendo o

resultado anterior para mais de uma variável, por exemplo, X e Y duas variáveis contínuas (o caso discreto pode ser feito de forma similar), tendo a função densidade de probabilidade conjunta representada por $p(x, y)$, então a média de cada variável é dada por

$$\langle X \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} xp(x, y) dx dy \quad (\text{A.11})$$

e

$$\langle Y \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} yp(x, y) dx dy . \quad (\text{A.12})$$

A variância é dada por

$$\sigma_X^2 = \langle (x - \langle X \rangle)^2 \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} (x - \langle X \rangle)^2 p(x, y) dx dy \quad (\text{A.13})$$

e

$$\sigma_Y^2 = \langle (y - \langle Y \rangle)^2 \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} (y - \langle Y \rangle)^2 p(x, y) dx dy . \quad (\text{A.14})$$

Outra quantidade de grande interesse para o caso de duas variáveis, nesse caso X e Y , é a covariância, definida como

$$\sigma_{XY} = COV[X, Y] = \langle (x - \langle X \rangle)(y - \langle Y \rangle) \rangle = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} (x - \langle X \rangle)(y - \langle Y \rangle) p(x, y) dx dy .$$

Fazendo $Y = X$ e $X = Y$ a covariância se reduz à variância, dada pelas Equações A.13 e A.14 para as variáveis X e Y , respectivamente. A covariância também pode ser representada como

$$\sigma_{XY} = \langle XY \rangle - \langle X \rangle \langle Y \rangle , \quad (\text{A.15})$$

sendo que quando as variáveis X e Y são independentes ($\langle XY \rangle = \langle X \rangle \langle Y \rangle$) a covariância em (A.15) torna-se zero, ou seja, a covariância mede o grau de correlação linear entre duas variáveis aleatórias. Essa correlação linear entre duas variáveis também pode ser medida pelo coeficiente de correlação, que é definido como

$$\rho = \frac{\sigma_{XY}}{\sqrt{\sigma_X^2} \sqrt{\sigma_Y^2}} , \quad (\text{A.16})$$

onde $-1 \leq \rho \leq 1$. Para $\rho < 0$ a correlação entre as variáveis é negativa que corresponde, de acordo com a Equação A.15, a $\langle XY \rangle < \langle X \rangle \langle Y \rangle$. Já para $\rho > 0$, a

correlação é positiva, correspondendo a $\langle XY \rangle > \langle X \rangle \langle Y \rangle$. O caso $\rho = 0$ implica que as variáveis são independentes, pois ($\langle XY \rangle = \langle X \rangle \langle Y \rangle$). Pode-se também medir a correlação da mesma variável, digamos X , defasada ou adiantada uma da outra por k , nesse caso, a correlação torna-se

$$\rho(k) = \frac{\sigma_{XX_k}}{\sqrt{\sigma_X^2} \sqrt{\sigma_{X_k}^2}} = \frac{\langle (x - \langle X \rangle)(x_k - \langle X_k \rangle) \rangle}{\sqrt{\sigma_X^2} \sqrt{\sigma_{X_k}^2}}, \quad (\text{A.17})$$

e $\rho(k = 0) = 1$. Se as variáveis possuem correlações de curto alcance, então a soma $\sum_k \rho(k)$ ou $\int_0^\infty \rho(k) dk$ converge para algum valor finito. Se a soma divergir, atribuímos isso a possíveis correlações de longo alcance entre as variáveis.

Apêndice B

Solução Estacionária para a Equação de Fokker-Planck

Seja $P_n(x_n)$ a distribuição de probabilidade da variável x_n e $g_n(k)$ a correspondente função característica dada por

$$g_n(k) = \langle e^{ikx_n} \rangle = \int e^{ikx_n} P_n(x_n) dx_n . \quad (\text{B.1})$$

Então

$$g_{n+1}(k) = \langle e^{ikx_{n+1}} \rangle = \langle e^{ik[x_n + \tau f(x_n) + \tau \zeta_n]} \rangle \quad (\text{B.2})$$

ou, tendo em vista que x_n e ζ_n são independentes,

$$g_{n+1}(k) = \langle e^{ik[x_n + \tau f(x_n)]} \rangle \langle e^{ik\tau \zeta_n} \rangle . \quad (\text{B.3})$$

Em seguida obtemos a expansão de $g_{n+1}(k)$ até termos em primeira ordem em τ . O primeiro termo fica

$$\langle e^{ikx_n} \{1 + ik\tau f(x_n)\} \rangle = \langle e^{ikx_n} \rangle + ik\tau \langle f(x_n) e^{ikx_n} \rangle \quad (\text{B.4})$$

e o segundo

$$1 + ik\tau \langle \zeta_n \rangle - \frac{1}{2} k^2 \tau^2 \langle \zeta_n^2 \rangle = 1 - \frac{1}{2} k^2 \tau \Gamma , \quad (\text{B.5})$$

onde usamos as propriedades $\langle \zeta_n \rangle = 0$ e $\langle \zeta_n^2 \rangle = \Gamma/\tau$. Logo

$$g_{n+1}(k) = g_n(k) + \tau \{ ik \langle f(x_n) e^{ikx_n} \rangle - \frac{\Gamma}{2} k^2 \langle e^{ikx_n} \rangle \} . \quad (\text{B.6})$$

Usamos agora as seguintes propriedades:

$$ik \langle f(x) e^{ikx} \rangle = \langle f(x) \frac{d}{dx} e^{ikx} \rangle = - \int e^{ikx} \frac{d}{dx} [f(x) P_n(x)] dx \quad (\text{B.7})$$

e

$$-k^2 \langle e^{ikx} \rangle = \langle \frac{d^2}{dx^2} e^{ikx} \rangle = \int e^{ikx} \frac{d^2}{dx^2} P_n(x) dx \quad (\text{B.8})$$

para concluirmos que

$$P_{n+1}(x) - P_n(x) = -\tau \frac{d}{dx} [f(x) P_n(x)] + \tau \frac{\Gamma}{2} \frac{d^2}{dx^2} P_n(x) . \quad (\text{B.9})$$

Dividindo ambos os membros por τ e tomando o limite $\tau \rightarrow 0$, obtemos

$$\frac{\partial}{\partial t} P(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} [f(x) P(x, t)] + \frac{\Gamma}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} P(x, t) , \quad (\text{B.10})$$

que é a equação de evolução temporal da distribuição de probabilidade $P(x, t)$. Esta equação é denominada equação de Fokker-Plank. Nos tópicos seguintes vamos analisar sua solução estacionária (quando $t \rightarrow \infty$).

• Solução Estacionária

A equação de Langevin para uma variável pode ser escrita na forma

$$\frac{dx}{dt} = f(x) + \zeta(t) , \quad (\text{B.11})$$

onde o ruído térmico possui as propriedades

$$\langle \zeta(t) \rangle = 0 \quad , \quad \langle \zeta(t) \zeta(t') \rangle = \Gamma \delta(t - t') , \quad (\text{B.12})$$

e está associada à equação de Fokker-Plank em uma variável, ou equação de Smoluchowski,

$$\frac{\partial}{\partial t} P(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} [f(x) P(x, t)] + \frac{\Gamma}{2} \frac{\partial^2}{\partial x^2} P(x, t) , \quad (\text{B.13})$$

que dá a evolução temporal da probabilidade $P(x, t)$. Resolver esta equação significa resolver também a equação de Langevin.

A equação de Langevin acima pode ser interpretada como a equação de movimento de uma partícula de massa desprezível que se move em um meio viscoso e sujeita a uma força externa. A equação de movimento nesse caso é

$$m \frac{d^2x}{dt^2} = -\alpha \frac{dx}{dt} + F_e(x) + F(t) , \quad (\text{B.14})$$

onde a primeira parcela à direita é a força viscosa, proporcional à velocidade; a segunda é a força externa e a terceira é a força aleatória. Quando a massa for muito pequena, ou no regime de alta viscosidade, podemos desprezar o termo à esquerda e escrever

$$\alpha \frac{dx}{dt} = F_e(x) + F(t) . \quad (\text{B.15})$$

Dividindo ambos os membros dessa equação pelo coeficiente de atrito α , recuperamos a Equação B.11. Assim, $f(x)$ na Equação B.11 pode ser interpretada como a força externa dividida por α e o ruído $\zeta(t)$ pode ser interpretado como a força aleatória, dividida por α .

Podemos analisar dois casos particulares da Equação B.11; um para $f(x) = c$ (constante) e outro para $f(x) = -\gamma x$. O primeiro caso corresponde à difusão de partículas sujeitas a uma força constante. O segundo caso corresponde à difusão de partículas sujeitas à uma força elástica.

No primeiro caso, as equações de Langevin e Fokker-Planck são

$$\frac{dx}{dt} = c + \zeta(t) \quad (\text{B.16})$$

e

$$\frac{\partial P}{\partial t} = -c \frac{\partial P}{\partial x} + \frac{\Gamma}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} , \quad (\text{B.17})$$

respectivamente. Sabemos que a solução da Equação B.17 para a condição inicial $P(x, 0) = \delta(x)$ é a Gaussiana

$$P(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\Gamma t}} \exp\left\{-\frac{(x - ct)^2}{2\Gamma t}\right\} . \quad (\text{B.18})$$

Para o segundo caso, em que $f(x) = -\gamma x$, as equações são

$$\frac{dx}{dt} = -\gamma x + \zeta(t) \quad (\text{B.19})$$

e

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \gamma \frac{\partial(xP)}{\partial x} + \frac{\Gamma}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}, \quad (\text{B.20})$$

onde a última equação é conhecida também como equação de Smoluchowski. De forma análoga à anterior, sua solução para a condição inicial $P(x, 0) = \delta(x - x_0)$ é a Gaussiana

$$P(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi b(t)}} \exp\left\{-\frac{[x - a(t)]^2}{2b(t)}\right\} \quad (\text{B.21})$$

onde $a(t)$ depende de t com

$$a(t) = x_0 e^{-\gamma t} \quad (\text{B.22})$$

e cuja variância $b(t)$ depende de t de acordo como

$$b(t) = \frac{\Gamma}{2\gamma} (1 - e^{-\gamma t}). \quad (\text{B.23})$$

Diferentemente do que acontece no primeiro caso, $P(x, t)$ atinge uma distribuição estacionária quando $t \rightarrow \infty$, pois a variância $b(t) \rightarrow \frac{\Gamma}{2\gamma}$ nesse limite. Nesse caso a distribuição estacionária é dada por

$$P(x) = \sqrt{\frac{\gamma}{\pi\Gamma}} \exp\left\{-\frac{\gamma x^2}{\Gamma}\right\}. \quad (\text{B.24})$$

• Solução Estacionária para o Caso Geral

Vamos obter a solução estacionária da equação de Fokker-Planck B.10 para o caso geral. Para isso, podemos escrevê-la como

$$\frac{\partial}{\partial t} P(x, t) = -\frac{\partial}{\partial x} J(x, t), \quad (\text{B.25})$$

onde $J(x, t)$ é dada por

$$J(x, t) = f(x)P(x, t) - \frac{\Gamma}{2} \frac{\partial}{\partial x} P(x, t). \quad (\text{B.26})$$

Na forma (B.25) a equação de Fokker-Planck é uma equação de continuidade, sendo $J(x, t)$ a corrente de probabilidade. Estamos supondo que a variável x tome valores no intervalo $[a, b]$ onde um ou ambos os limites podem ser infinitos.

Integrando ambos os lados da Equação B.25 em x , obtemos:

$$\frac{d}{dt} \int_a^b P(x, t) dx = J(a, t) - J(b, t) . \quad (\text{B.27})$$

Utilizando a condição de normalização para densidade de probabilidade $P(x, t)$, temos

$$\int_a^b P(x, t) dx = 1 , \quad (\text{B.28})$$

então o lado esquerdo da Equação B.27 deve se anular, de forma que as condições de contorno devem ser tais que $J(a, t) = J(b, t)$. Assim, a conservação da probabilidade total (B.28) não é consequência apenas da equação de Fokker-Planck mas também das condições de contorno. Por simplicidade, vamos considerar somente o caso em que a corrente de probabilidade nos extremos $x = a$ e $x = b$ se anule para qualquer instante t , isto é, $J(a, t) = J(b, t) = 0$.

No regime estacionário, a densidade de probabilidade será independente de t , de modo que a corrente de probabilidade também será independente de t , tendo em vista a Equação B.26. Como o lado esquerdo da Equação B.25 se anula, então a corrente de probabilidade será também independente de x . Logo, ela deve ter o mesmo valor qualquer que seja x . Mas como ela é nula nos extremos do intervalo $[a, b]$, então ela deve ser nula em todo o intervalo. Portanto, a distribuição estacionária $P(x)$ deve satisfazer a equação

$$f(x)P(x) - \frac{\Gamma}{2} \frac{d}{dx} P(x) = 0 \quad (\text{B.29})$$

ou ainda

$$\frac{d}{dx} \ln P(x) = \frac{2}{\Gamma} f(x) . \quad (\text{B.30})$$

Denotando por $V(x)$ o potencial correspondente à força $f(x)$, isto é,

$$f(x) = -\frac{d}{dx} V(x) \quad (\text{B.31})$$

então

$$\ln P(x) = -\frac{2}{\Gamma}V(x) + \textit{constante} . \quad (\text{B.32})$$

de onde obtemos

$$P(x) = A \exp\left\{-\frac{2}{\Gamma}V(x)\right\} , \quad (\text{B.33})$$

onde A é uma constante de normalização apropriada.

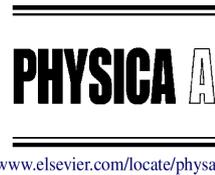
Resumos dos Artigos Publicados



Available online at www.sciencedirect.com



Physica A 387 (2008) 1446–1454



Stochastic resonance of a periodically driven neuron under non-Gaussian noise

J.R.R. Duarte, M.V.D. Vermelho, M.L. Lyra*

Instituto de Física, Universidade Federal de Alagoas, 57072-970 Maceió - AL, Brazil

Received 29 August 2007; received in revised form 25 October 2007

Available online 13 November 2007

Abstract

We investigate the first-passage-time statistics of the integrate–fire neuron model driven by a sub-threshold harmonic signal superposed with a non-Gaussian noise. Here, we considered the noise as the result of a random multiplicative process displaced from the origin by an additive term. Such a mechanism generates a power-law distributed noise whose characteristic decay exponent can be finely tuned. We performed numerical simulations to analyze the influence of the noise non-Gaussian character on the stochastic resonance condition. We found that when the noise deviates from Gaussian statistics, the resonance condition occurs at weaker noise intensities, achieving a minimum at a finite value of the distribution function decay exponent. We discuss the possible relevance of this feature to the efficiency of the firing dynamics of biological neurons, as the present result indicates that neurons would require a lower noise level to detect a sub-threshold signal when its statistics departs from Gaussian.

© 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

PACS: 05.40.-a; 02.50.Ey; 87.19.La

Keywords: Stochastic resonance; Non-Gaussian noise; Integrate–fire model

OPTIMAL DIRECTED CURRENT OF A BROWNIAN MOTOR UNDER A NON-GAUSSIAN NOISE GENERATED BY A MULTIPLICATIVE PROCESS

J. R. R. DUARTE and M. L. LYRA*

*Instituto de Física, Universidade Federal de Alagoas
57072-970 Maceió-AL, Brazil
marcelo@if.ufal.br

Received 15 March 2010

Accepted 24 April 2010

Unidirectional motion is achieved when a particle, moving under the influence of an underlying noise source, is subjected to a ratchet asymmetric periodic potential. Here, we investigate how deviations from the Gaussian nature of the noise distribution function impacts the average particle's current. The input noise is considered to be produced by a Langevin process including both multiplicative and additive random noise sources. The resulting input random signal has a power-law amplitude distribution and a finite correlation time. These features are controlled by the average of the multiplicative noise. We show that the average particle's velocity depends non-monotonically on the degree of non-Gaussianity of the input noise. It exhibits a maximum at an intermediate value of the effective power-law exponent that characterizes the asymptotic decay of the noise probability distribution function.

Keywords: Brownian motor; stochastic phenomena; non-Gaussian noise.

PACS Nos.: 05.40.-a, 05.60.Cd, 05.10.Gg.