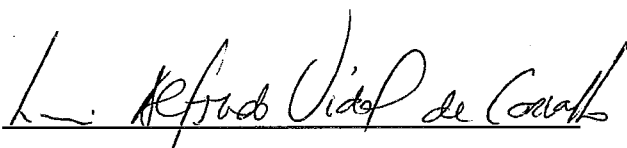


**UM MODELO COMPUTACIONAL DOS SUBSTRATOS
NEUROBIOLÓGICOS DA ATENÇÃO VISUAL**

Valéria de Lima Roitman

TESE SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DA COORDENAÇÃO DOS PROGRAMAS DE PÓS-GRADUAÇÃO DE ENGENHARIA DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO COMO PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS PARA OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM CIÊNCIAS EM ENGENHARIA DE SISTEMAS E COMPUTAÇÃO.

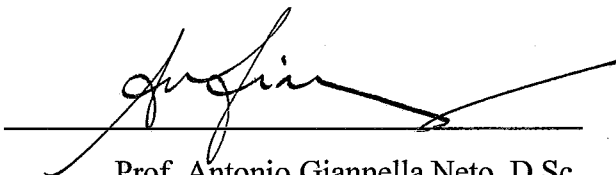
Aprovada por:



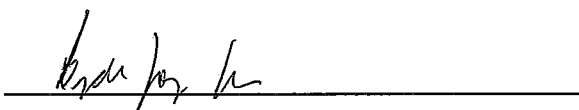
Prof. Luís Alfredo Vidal de Carvalho, D.Sc.
Presidente



Prof. Valmir Carneiro Barbosa, Ph.D.



Prof. Antonio Giannella Neto, D.Sc.



Prof. Luiz de Gonzaga Gawryszewski, D.Sc.

RIO DE JANEIRO, RJ - BRASIL
ABRIL - 1994

Roitman; Valéria de Lima

Um Modelo Computacional dos Substratos Neurobiológicos da Atenção Visual
[Rio de Janeiro] 1994.

ix, 66 p. 29.7 cm (COPPE/UFRJ, M. Sc., Engenharia de Sistemas e
Computação, 1994)

Tese - Universidade Federal do Rio de Janeiro, COPPE

1 . Modelo Neuronal

2 . Focalização da Atenção Visual

3 . Células Piramidais

I. COPPE/UFRJ

II. Título (série)

Aos meus pais, a Ney, Pedro e Marcos
pelo estímulo, compreensão e apoio.

AGRADECIMENTOS

Ao Luís Alfredo, pela orientação e apoio dispensado em todos os momentos.

Ao Carlos Magluta pelo auxílio nas dificuldades computacionais.

A todos os meus colegas que direta ou indiretamente contribuíram para a elaboração deste trabalho.

Ao Ney, Pedro e Marcos pelas horas presentes e principalmente ausentes, para que este trabalho pudesse ser realizado.

Resumo da tese apresentada à COPPE/UFRJ como parte dos requisitos necessários para obtenção do grau de Mestre em Ciências (M. Sc.)

UM MODELO COMPUTACIONAL DOS SUBSTRATOS NEUROBIOLÓGICOS DA ATENÇÃO VISUAL

Valéria de Lima Roitman

ABRIL de 1994

Orientador: Luís Alfredo Vidal de Carvalho

Programa: Engenharia de Sistemas e Computação

Duas interessantes e complexas tarefas são executadas pelo cérebro no processo de percepção: a integração de características facilitando o reconhecimento de padrões como um todo (ligação), e a extração de propriedades que precisam ser detalhadas e analisadas (atenção). A atenção parece ter uma relação recíproca com a questão da ligação, porque enquanto a ligação se propõe a compor características e associar suas dependências, a focalização da atenção seleciona uma única característica independente do restante. Classicamente, a ligação é vista como um processo onde conjuntos de propriedades são reunidas em entidades representativas, que por sua vez são ligadas para formar estruturas de mais alto nível e esta seqüência culmina na construção localizada de uma entidade com total integração das características de um padrão. A projeção axonal convergente de uma área cortical para outra pode ser o mecanismo neurobiológico pelo qual a ligação é alcançada. Por outro lado, a atenção é estabelecida como uma excitação seletiva da rede neuronal ou de trajetos, que representam propriedades de padrões específicos. O tálamo e o seu núcleo reticular podem ser a base anatômica da focalização da atenção.

O propósito desta pesquisa é a elaboração de um modelo computacional que tem como finalidade principal associar as idéias da ligação e da atenção, embora aparentemente sejam divergentes. Baseado em dados experimentais, foi montada uma rede neuronal representando células piramidais corticais, e sua estrutura e função estão relacionadas com o fenômeno da ligação e da atenção. As projeções convergentes que

aumentam o campo receptivo visual estão associados com a ligação, enquanto a mudança específica do comportamento da célula piramidal está associada com a atenção. Algumas simulações computacionais reproduziram eletrofisiologicamente as células piramidais e também alguns resultados experimentais interessantes associados à atenção visual. O modelo sugere que a atenção é a interrupção de um processo regular do mecanismo de ligação.

Abstract of Thesis presented to COPPE/UFRJ as partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science (M. Sc.)

A COMPUTATIONAL MODEL FOR THE NEUROBIOLOGICAL
SUBSTRATES OF VISUAL ATTENTION

Valéria de Lima Roitman

APRIL 1994

Chairman: Luís Alfredo Vidal de Carvalho

Department: System Engineering and Computer Science

Two interesting and complex tasks are performed by the brain in the process of perception: The integration of characteristics leading to an easier recognition of a pattern as a whole (binding), and the extraction of properties that need to be detailed and analyzed (attention). Attention seems to have a reciprocal relation with binding. While the latter promotes the composition of features and their dependencies, the former selects a single characteristic independently of the remainder. Classically, binding is viewed as a process whereby sets of properties are gathered in representative entities, which are themselves linked to form higher level structures, in a sequence that culminates in the total integration of the pattern features in a localized construct. The convergent axonal projections from one cortical area to another would be the neurobiological mechanism by which binding is achieved. Otherwise, attention is viewed as a selective excitation of neuronal networks or pathways that stand for specific pattern properties. The thalamus and its reticular nucleus would then be the anatomical substrate of the attentional focus.

In this work we propose a computational model that ties the principal, and apparently diverging, ideas about binding and attention. Based on experimental data, a neuronal network representing cortical pyramidal cells is assembled, and its structure and function are related to binding and attention. Actually, the convergent projections that enlarge the visual receptive field are associated to binding, while a specific change in the pyramidal cell behavior is responsible for attention. Some computer simulations reproduce the electrophysiology of pyramidal cells and mimic some interesting experimental results in visual attention. The model concludes by suggesting that attention is an interruption in the regular process of binding.

Sumário

I	Introdução	1
II	O Neocórtex	4
II.1	A Estrutura do Neocórtex.	4
II.2	Geração e Transmissão de Impulsos Nervosos	8
II.3	Os Neurônios do Neocórtex	13
II.3.1	Tipos de Células.	13
II.3.2	Algumas Projeções Neocorticais	14
II.3.3	Correntes Iônicas Envolvidas com o Potencial de Ação	15
III	Resultados Experimentais sobre a Atenção Visual	19
III.1	Caminhos Corticais do Processo Visual	19
III.2	Experiências com Animais	21
IV	O Modelo e seus Resultados	24
IV.1	Visão Geral.	24
IV.2	Definição Matemática do Modelo.	27

IV.3	Implementação Computacional.	29
IV.4	Resultado das Simulações Computacionais	30
IV.4.1	Propriedades Eletrofisiológicas de um Neurônio Isolado	31
IV.4.2	Propriedades da Rede Neuronal	42
V	Conclusões	60
	Bibliografia	62
Glossário	Nomenclatura e Parâmetros Utilizados	65

CAPÍTULO I

Introdução

Na Neurobiologia, é fato que diferentes sensações reconhecidas por órgãos sensoriais específicos são processadas por regiões distintas e especializadas do cérebro. Como consequência, um objeto com várias características, tais como cor, forma e cheiro, pode ser representado distribuídamente em várias áreas geograficamente distintas do cérebro. É importante notar que a percepção de um objeto também requer ações motoras que são ativadas simultaneamente em diferentes regiões do cérebro, como um movimento de olhos ou de mãos. Na realidade, mesmo em uma única modalidade sensorial, como a visão, o modelo de representação distribuída está presente, embora em um nível hierárquico mais baixo.

Certamente, o reconhecimento de um objeto, a recordação de um evento e o planejamento de ações são tarefas que precisam de integração espacial e temporal de todas as informações sensoriais distribuídas e motoras. A questão de como o cérebro executa essas ligações, ou, em outras palavras, como o cérebro armazena essas informações em diferentes lugares sem confundi-las posteriormente, é o chamado problema de ligação (*binding problem*) [1]. Uma outra questão interessante é como o cérebro seleciona entre as várias características de um objeto ou evento aquela a que quer prestar atenção, ou como o cérebro muda a atenção de uma característica para outra de um mesmo objeto [2]. Chamaremos essa última questão de problema da focalização da atenção (*attention problem*), que parece ser o dual do *binding problem*.

A solução clássica dada para o problema de ligação é formulada da seguinte forma: para cada estágio de processamento, algumas características são unidas formando uma *macro-característica* para ser reconhecida por uma região específica do córtex. Este processo de *macro-caracterização* continua por um caminho hierárquico e anatomicamente convergente levando para o caso extremo de uma única célula ser capaz de reconhecer um objeto específico [3]. Em outras palavras, é a célula *grandmother* que se encontra em alguma área cortical de alto nível, cujos neurônios respondem seletivamente para as características complexas de uma avó (Gestalt). As projeções do córtex primário para áreas corticais mais elevadas em uma sequência que amplia os campos receptivos são neuroanatomicamente e neurofisiologicamente observáveis [4, 5]. Entretanto, elas não seriam capazes de fixar com exatidão a localização de um estímulo

visual ou então precisaria existir uma célula *grandmother* para cada possível posição dentro de um campo visual. A primeira proposição é obviamente incorreta, pois somos capazes de identificar com precisão a localização de um estímulo, e a última conduz a uma explosão combinatória em termos do número de células requeridas.

Recentemente, uma nova solução para o problema de ligação foi proposta [6], na qual ao invés de se associar macro-características para uma região fixa, associam-se as diferentes características de um objeto de forma transiente por um tipo de atividade neuronal acoplada. Alguns autores [7, 8] sugerem que o núcleo reticular do tálamo possa ser a entidade de ligação estimulada através de projeções tálamo-corticais representando, cada uma, as diferentes características dos objetos. Como consequência, o fenômeno da atenção pode ser uma excitação direcionada do conjunto de projeções tálamo-corticais. Na literatura, como por exemplo em [8], esta idéia foi cuidadosamente analisada e mecanismos neurobiológicos de controle da atenção no nível do tálamo foram sugeridos. Essencialmente, este suposto mecanismo de controle ativa e mantém as oscilações das células do tálamo, fechando o foco da atenção. Contudo, como as oscilações corticais e talâmicas têm frequências diferentes, a ação do tálamo dificilmente pode resultar na atividade acoplada referida, isto é, as oscilações talâmicas e corticais podem na melhor das hipóteses ajudar a distintos processos da atenção.

Uma outra visão [9] discutida é a de que em um alto nível cortical são armazenados os códigos de ligação, permitindo a reconstrução no cérebro do objeto com suas características oriundas de diversas fontes. Finalmente, algumas evidências sugerem que o acoplamento da atividade neuronal é um tipo de ressonância neuronal onde múltiplas regiões do cérebro, representando diferentes aspectos de um objeto, vibram sincronamente [10, 11].

As duas soluções possíveis nos conduzem para o velho debate entre os modelos opostos do processamento de dados neuronais: capacidade de memória (teoria da célula *grandmother*) ou poder computacional (oscilações acopladas). Como as evidências experimentais são favoráveis a ambas as soluções, parece-nos plausível que a ligação seja realizada por uma combinação das duas. Este trabalho apresenta um modelo computacional onde as duas visões são agrupadas, sugerindo teoricamente uma base funcional e estrutural do fenômeno da atenção visual.

Algumas correntes iônicas, responsáveis pelo comportamento das células piramidais, são modeladas por um sistema de um compartimento e uma rede neuronal com estas células é montada. Hipóteses estruturais e fisiológicas foram feitas de acordo

com evidências experimentais e algumas simulações computacionais foram executadas para comparar o modelo com resultados clássicos da atenção visual. Embora algumas das idéias presentes neste trabalho já tenham sido desenvolvidas [9, 11], de acordo com as informações disponíveis, o modelo é o primeiro que formalmente estabelece relação entre o problema da ligação e da atenção, levando-nos a uma visão original do fenômeno.

O conteúdo deste trabalho de pesquisa é aqui apresentado por capítulos, seguindo-se a ordem natural de seu desenvolvimento. O Capítulo II descreve a arquitetura do neocórtex e o processo que conduz os impulsos nervosos para o corpo das células neocorticais. Apresenta as características das células piramidais e suas correntes iônicas. No Capítulo III se expõem alguns resultados obtidos experimentalmente, principalmente com animais, do processo da atenção visual. O Capítulo IV descreve a topologia da rede neuronal implementada e o modelo matemático. Analisa também os resultados de acordo com as propriedades eletrofisiológicas das células piramidais. Finalmente, no Capítulo V são apresentadas as conclusões finais deste trabalho.

CAPÍTULO II

O Neocórtex

O córtex cerebral, ou neocórtex, é o órgão que se desenvolveu mais aceleradamente na escala da evolução humana. Há cerca de 3 milhões de anos atrás ele tinha a metade do tamanho que tem atualmente, ocupando atualmente 80% do volume do cérebro humano [12].

O estudo do neocórtex e suas diversas áreas despertam atenção em psicólogos, neurobiólogos e outros cientistas que desenvolvem pesquisas para máquinas inteligentes, devido à sua grande capacidade de desenvolver tarefas inteligentes tais como a fala, o reconhecimento de objetos, o raciocínio e várias outras funções.

II.1 - A Estrutura do Neocórtex

Os anatomistas, através de técnicas diversas, dividem o córtex em regiões com base nas diferenças qualitativas da arquitetura celular. O esquema utilizado mais comumente para dividi-lo em regiões foi projetado por Brodmann em 1908. Em vários casos, essas regiões correspondem também a funções distintas, como o caso da área 17 que é o córtex visual primário ou a área 4 que é o córtex motor. Uma outra alternativa é a que relaciona a variação dos caminhos aferentes e eferentes, isto é, o percurso dos impulsos de entrada e de saída para a área cortical, indicando que as diferenças funcionais estão relacionadas com os circuitos intrínsecos do neocórtex [13]. Na Figura II.1 ilustramos algumas áreas funcionais do córtex cerebral humano, determinadas por estimulação elétrica cortical durante operações neurocirúrgicas e por exames neurológicos de pacientes com regiões corticais destruídas.

O neocórtex consiste de um conjunto de várias camadas de células cuja maior espessura no homem é de 2mm. Sua cor é cinzenta em contraste com o interior do encéfalo constituído parcialmente de substância branca. Basicamente, esse conjunto é formado por seis camadas de neurônios com características diferentes em cada uma delas como podemos ver na Figura II.2a. Os nossos conhecimentos sobre a composição neuronal do neocórtex e seus circuitos intrínsecos datam de quase 100 anos atrás, devido à técnica de Camilo Golgi [14], que impregnava um sal de prata nas árvores dendríticas

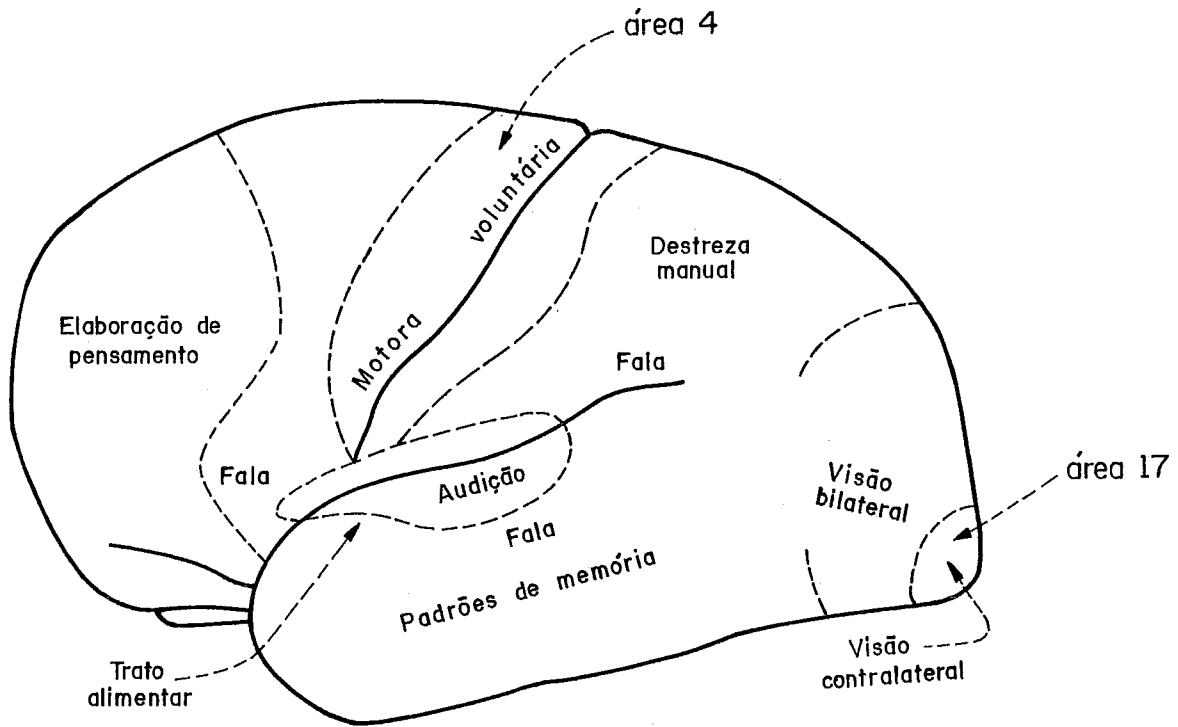


Figura II.1 -Algumas áreas funcionais do neocórtex humano.

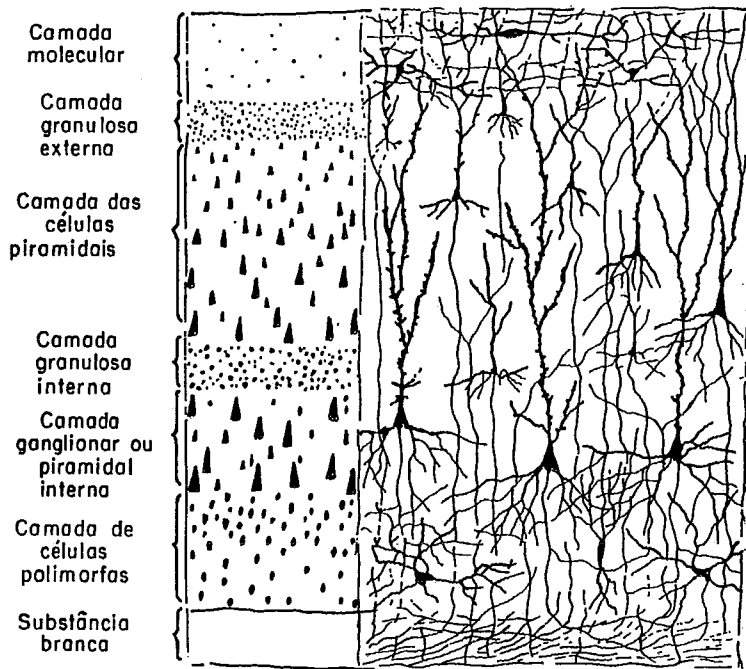


Figura II.2.a - Representação esquemática da estrutura do córtex cerebral.
Extraído de [14].

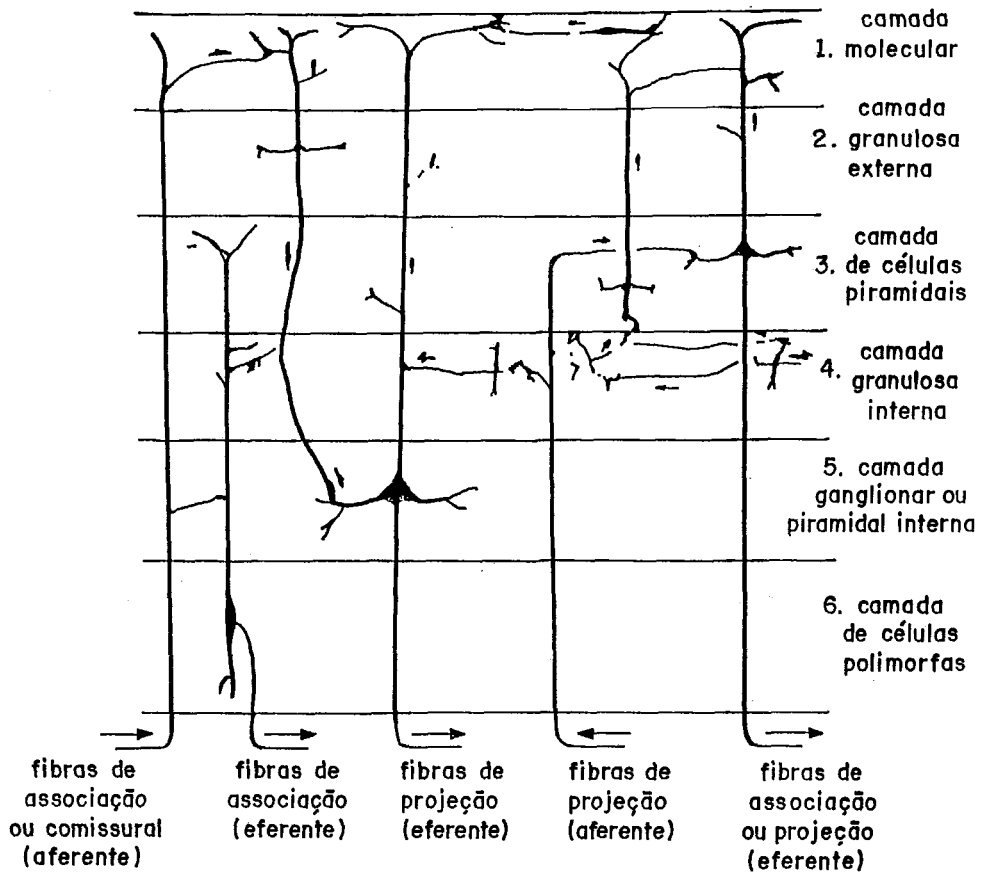


Figura II.2.b - Esquema mostrando algumas das conexões que se estabelecem no córtex entre as fibras aferentes e as eferentes.

e nos axônios das células do cérebro. Porém, essa técnica só obteve sucesso para o córtex do cerebelo e da retina. A partir de 1980, com a revolução da tecnologia, surgiram novos métodos que permitiram maior entendimento da natureza do circuito cortical intrínseco (ver Figura II.2b). O desenvolvimento de técnicas sofisticadas de imunologia em conjunto com técnicas tradicionais, propiciou por exemplo, o detalhamento de áreas como o córtex visual primário.

Com base nas distintas organizações das camadas do neocórtex, ele pode ser dividido em três tipos diferentes: o córtex granular, o córtex não-granular e o córtex eulaminado ou córtex homotípico. No córtex granular a camada 4 é densamente ocupada por pequenos neurônios - é o caso típico das áreas sensoriais primárias (ver Figura II.2b). No córtex não-granular, ao contrário do anterior, faltam células nesta camada - é o caso típico das áreas motoras. E o córtex homotípico difere dos anteriores e ainda não se sabe a sua função.

II. 2 - Geração e Transmissão de Impulsos Nervosos

Os neurônios caracterizam-se por processos que conduzem impulsos nervosos para o corpo da célula e do corpo da célula para outros neurônios. Os impulsos nervosos são reações físico-químicas que se verificam na superfície dos neurônios para facilitar sua transmissão. Existem diversos tipos de neurônios, mas todos têm estrutura básica semelhante, possuindo um corpo principal do qual partem curtas projeções ramificadas chamadas *dendritos* e uma projeção mais longa chamada *axônio*, como podemos observar na Figura II.3. O impulso nervoso é transmitido por toda a extensão do axônio e passado a outros neurônios ou a um músculo.

A ligação de um axônio com um dendrito ou com o corpo celular de outro neurônio é chamada de *sinapse*. Se um axônio ou seus colaterais terminam no corpo celular de outro neurônio, fala-se de uma *sinapse axo-somática*. Da mesma forma, uma sinapse entre um axônio e um dendrito é denominada *axo-dendrítica* e entre dois axônios *axo-axônica*. As sinapses têm um papel capital para o sistema nervoso, e tanto nas sinapses elétricas como nas sinapses químicas os sinais são quase sempre transmitidos do lado pré-sináptico (axônio) para o lado pós-sináptico (célula vizinha). Na maioria das sinapses, como podemos observar na Figura II.4, as mensagens nervosas transmitem-se através de neurotransmissores químicos. Quando a mensagem chega ao final do axônio, minúsculas bolsas ali existentes liberam as substâncias químicas. Essas difundem-se pelos espaços entre as células e estimulam a membrana que recobre o

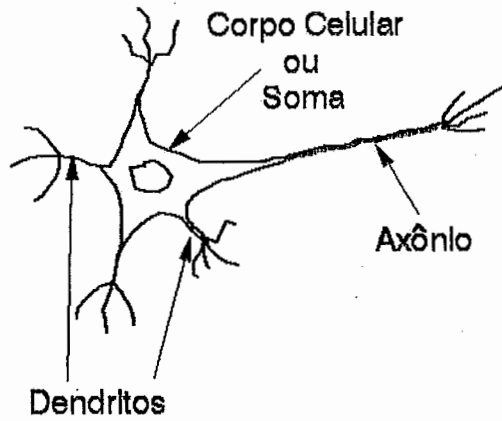


Figura II.3 - Diagrama de um neurônio.

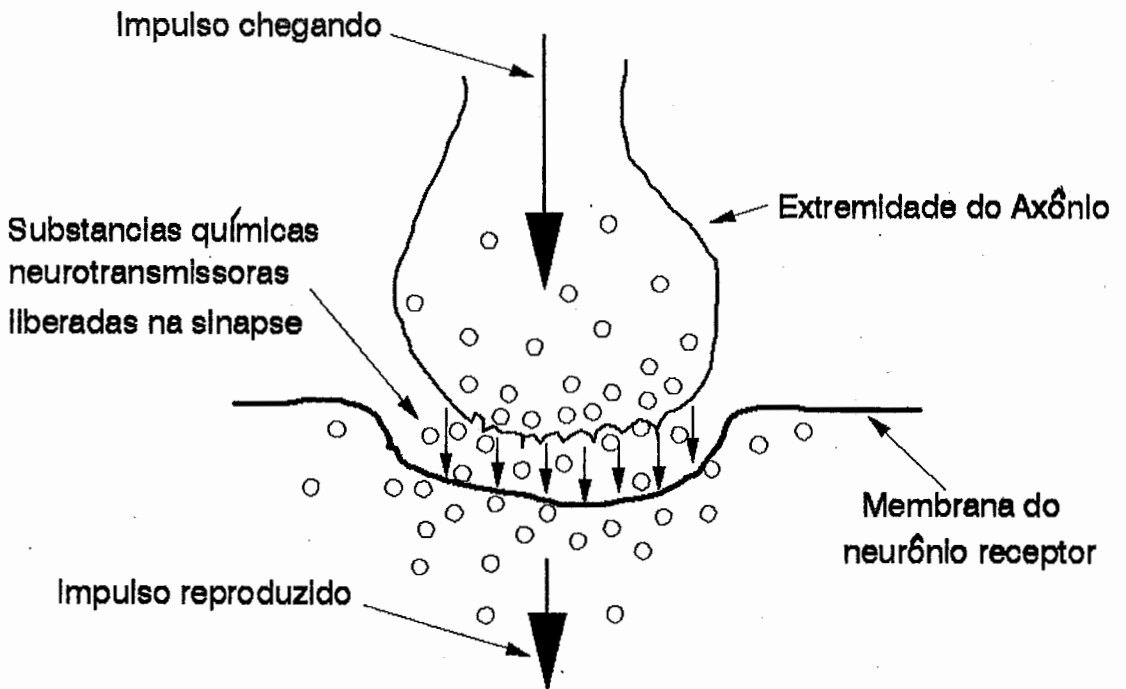


Figura II.4 - Corte esquemático de uma sinapse química.

neurônio mais próximo, recriando nele uma cópia da mensagem. Portanto, as sinapses têm uma função *integradora*, sem a qual não seria possível conceber uma atividade ordenada do sistema nervoso. As sinapses são altamente modificáveis quanto à sua eficiência, isto é, elas transferem melhor uma excitação quando são usadas com mais frequência do que quando são pouco ou nada usadas. Possuem portanto uma certa plasticidade e com isso possuem também uma função de *aprendizagem* e de *memorização*.

Como alguns dos ramos terminais de um axônio podem entrar em sinapse com um neurônio, e os outros ramos com outros neurônios, então um axônio pode estabelecer contato com centenas de outros neurônios. Os impulsos nervosos atravessam as junções sinápticas em uma só direção, a saber, do axônio de um neurônio para o neurônio seguinte.

A membrana do neurônio possui propriedades elétricas especiais e de permeabilidade seletiva a vários íons, o que a mantém em um certo potencial elétrico. Como na maioria das células corticais, enquanto influências especiais vindas do exterior não atuam sobre a célula, o potencial de membrana tem por longo tempo um valor constante, dá-se ao mesmo a designação de *potencial de repouso*.

Pode-se imaginar a membrana celular como um condensador no qual duas soluções condutoras, a intracelular e a extracelular, são separadas por uma delgada camada isolante - a membrana. O potencial elétrico de um condensador é proporcional ao número de cargas que se prendem às suas placas. A causa do potencial de repouso é a distribuição desigual dos tipos de íons. A membrana em repouso é mais permeável aos íons de potássio e de cloro, mas não aos de sódio. A distribuição total de íons é tal que o exterior do axônio é positivo em relação ao interior em cerca de 75 milivolts quando em repouso, de acordo com dados experimentais.

Se a superfície da célula nervosa for estimulada, a membrana é despolarizada. Quando as células estão ativas, surgem breves alterações positivas do seu potencial de membrana - é o *potencial de ação*. As designações das diferentes fases do potencial de ação estão assinaladas na Figura II.5. O potencial de ação se inicia durante o traçado ascendente, onde a célula perde a sua carga de repouso negativa devido ao aumento do influxo intracelular de sódio. Tal elevação do potencial é denominada *fase de despolarização*. O sódio penetra rapidamente no interior do axônio e o potencial da superfície externa torna-se negativo em relação ao do interior. Esta inversão de polarização constitui o impulso nervoso conduzido e pode ser pesquisada e registrada

com instrumentos apropriados. Quando a fase de despolarização atinge valores positivos é dita excedente, depois volta lentamente até o potencial de repouso, sendo denominada *repolarização*. Quando ultrapassa o potencial de repouso, isto é, aumenta o seu valor negativo, chama-se *potencial tardio de hiperpolarização*.

O potencial em que se inicia o potencial de ação é denominado *limiar*. Nesse potencial limiar, a carga da membrana é instável. Ela diminui espontaneamente, com rapidez, chegando geralmente a inverter sua polaridade, seguindo-se de uma brusca elevação no potencial de ação. Esse estado de diminuição da carga é chamado de *excitação*. A excitação é de curta duração, geralmente menos de 1 milissegundo, sendo comparável a uma explosão que rapidamente se dissipa. O nome *spike* será adotado para designar um potencial de ação.

Durante a excitação, a condutância (capacidade da membrana em conduzir íons) de sódio torna-se maior do que a de potássio. A alta concentração intracelular de potássio é condição essencial para o potencial de repouso, enquanto que uma alta concentração extracelular de sódio é necessária para o potencial de ação. Além disso, a excitabilidade também depende da baixa concentração intracelular do sódio. Na verdade, o potencial de ação de um neurônio é consideravelmente mais complexo do que foi descrito aqui, envolvendo várias outras correntes e outras substâncias acopladas.

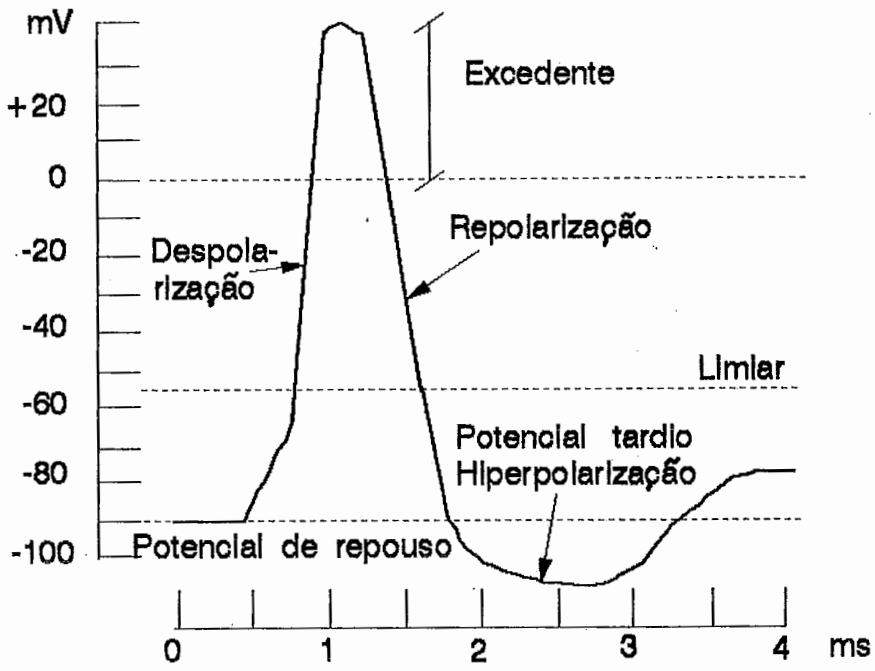


Figura II.5 - Representação esquemática do tempo de decurso do potencial de ação de uma célula nervosa.

II. 3 - Os Neurônios do Neocórtex.

II. 3.1 - Tipos de Células

No neocórtex encontram-se basicamente dois tipos de neurônios: os com dendritos espinhais (neurônios *estrelares* e neurônios *piramidais*) e os com dendritos regulares (neurônios *lisos*). Existem várias diferenças entre estes neurônios, além da diferença morfológica dos dendritos. Por exemplo, existem fortes evidências que neurônios com dendritos espinhais tenham função excitatória, enquanto que os neurônios com dendritos regulares parecem ter função inibitória.

A quantidade desses neurônios varia de acordo com cada camada do neocórtex, mas para cada uma dessas camadas existe uma certa uniformidade. Na camada 1 (ver Figura II.2b) não são encontradas células piramidais ou estrelares. Na camada 4 do córtex granular, 75% dos neurônios são estrelares. Nas camadas restantes 70% a 80% correspondem a células piramidais. Os neurônios lisos aparecem em proporção constante de 20% em todas as camadas exceto na camada 1 ou camada molecular.

A célula piramidal é o tipo majoritário, visto que constitui 2/3 das células do neocórtex. Os neurônios piramidais são encontrados em todas as camadas, exceto na camada 1. Sua estrutura dendrítica é similar à das células piramidais do hipocampo, pois é coberta por dendritos espinhais (alguns longos), e tem um axônio que normalmente termina por um tufo na camada 1. Seu corpo somático geralmente tem forma de pirâmide, originando daí seu nome. Ocasionalmente, esses neurônios são projetados para outras áreas corticais e seus axônios fazem parte dos circuitos intrínsecos do neocórtex.

Outro tipo de neurônio espinhal é a célula estrelar, que se encontra exclusivamente na camada 4 do córtex granular. Os seus dendritos são relativamente constantes com relação à distância do corpo somático, por isso têm a aparência de uma estrela.

Os neurônios lisos podem ser classificados pela arborização axonal em vários tipos. Estão incluídas nesses tipos as células corticais "basquete", a célula "candelabro" e a célula "duplo-buquê". Estes tipos foram descobertos em todas as áreas corticais que já foram estudadas.

II.3.2 - Algumas Projeções Neocorticais.

Um elemento neuronal importante é o percurso dos axônios das células que fornecem as entradas para o córtex. Esse percurso será designado de caminho *aférente* quando entra para o neocórtex, e de *eférente* quando sai do neocórtex para outras regiões do sistema nervoso.

O tálamo projeta caminhos para praticamente todas as áreas corticais. A riqueza das entradas talâmicas variam de acordo com as áreas. As camadas 3 e 4 são as zonas de terminações principais para as projeções talâmo-corticais, embora todas as outras camadas possam receber entradas esparsas. As entradas talâmicas são de alto nível, ou seja, no córtex visual a organização topográfica das células da retina é replicada no núcleo geniculado lateral e no córtex primário visual. Nesse caminho, o campo visual é mapeado sobre a superfície cortical. Na retina, a densidade dos receptores e das células ganglionares variam consideravelmente do centro para a periferia, devido a isso a região central tem uma representação maior do que a periférica.

A arborização terminal de um único aférente talâmico cobre uma área de vários milímetros de diâmetro e a ramificação colateral de uma única árvore pode suportar entre 1000 e 10000 ligações. Por causa do tamanho da arborização, várias sobreposições podem ocorrer em um único ponto do córtex, então um único neurônio cortical pode receber potencialmente várias entradas de vários neurônios geniculados.

A maior entrada para uma única área cortical surge de outras áreas corticais. Na verdade, a riqueza das interconexões é que faz a análise do circuito cortical tão difícil. As diferentes interconexões da área visual já foram estudadas profundamente. Existem consideráveis variações entre os tipos de padrões e conexões, entretanto, à exceção de algumas células estelares, as conexões cortico-corticais são todas feitas por células piramidais que projetam seletivamente para camadas particulares dentro de suas áreas objetivo. Placas de células piramidais nas camadas superficiais de uma área se projetam, principalmente, da camada 4 para outras áreas, visto que células piramidais nas camadas profundas projetam predominantemente para fora da camada 4 de outras áreas.

Através de registros das propriedades de um campo receptivo, descobriu-se que as células com propriedades similares são arrumadas em colunas verticais com relativamente poucas interconexões entre as colunas. Visto que os impulsos nervosos percorrem determinados percursos, faz-se necessário entender de que forma essa condução é feita.

II.3.3 - Correntes Iônicas Envolvidas com o Potencial de Ação.

Nas células neocorticais, a corrente iônica chega das vizinhanças da membrana, de sinapses ou de receptores. É característico para a transmissão do potencial de ação que o impulso não seja reduzido devido à condução. Para exemplificar o processo da condução do impulso nervoso, J. Dudel [15] fez oportunamente a seguinte associação:

"O potencial é conduzido como fásca em um estopim: onde o cordão é aceso, explode a pólvora (excitação), esquentando conseqüentemente o trecho vizinho do estopim (potencial limiar) até chegar ao ponto de também explodir a pólvora, fornecendo novamente calor para a ignição dos trechos seguintes. "

As propriedades intrínsecas da membrana são fortemente dependentes da quantidade das correntes elétricas associadas à sua excitabilidade. O potencial da membrana depende da sua relativa condutância com relação aos vários tipos de íons que estão presentes nos fluidos extracelular e intracelular e também da concentração de íons que passam através da membrana. Algumas dessas condutâncias iônicas são modificadas durante o evento associado com a transmissão sináptica e a geração do potencial. Os efeitos destas modificações são refletidos com a mudança da concentração iônica da membrana e do seu potencial.

Nos neurônios corticais, o potencial de ação é gerado por uma corrente rápida dependente de sódio (I_{Na}) que é responsável pelas despolarizações, e uma corrente restauradora tardia dependente de potássio (I_K). Uma outra corrente de potássio presente nos neurônios corticais é persistente, rápida e dependente de voltagem, dirigindo o potencial de membrana para o domínio onde I_{Na} pode ser ativada. Na Figura II.6 apresentamos um esquema das correntes de entrada e de saída identificadas nos neurônios piramidais corticais [12]:

. Correntes de entrada

$I_{Na,t}$ - corrente de potencial de ação de sódio,

$I_{Na,p}$ - corrente persistente de sódio,

$I_{Ca,l}$ - corrente de alto limiar de cálcio;

$I_{Ca,t}$ - corrente de baixo limiar de cálcio.

Correntes de saída

I_K - corrente retificadora,

I_{ahp} - corrente de potássio dependente de cálcio,

I_C - corrente transiente de potássio dependente de cálcio,

$I_{K,leak}$ - corrente de vazamento.

A corrente transiente de potássio dependente de cálcio está relacionada com o intervalo entre os spikes. Diferentes fases de hiperpolarização são observadas quando a corrente transiente I_C ou a lenta I_{ahp} estão ativadas. Alguns experimentos indicam que a rápida inativação de I_C é retardada pela concentração intracelular de cálcio levando a célula ao fenômeno da acomodação [16, 17]. De forma contrária, a amplitude de I_{ahp} aumenta com a concentração de cálcio intracelular, o que parece ser a base para o comportamento em rajada no qual séries de spikes são geradas separadas por fases de hiperpolarização [18, 19].

As correntes de cálcio também contribuem para a dinâmica dos neurônios corticais, cada uma promovendo alterações elétricas ou mudando a concentração iônica. Se a condutância de cálcio é maior do que a condutância de potássio, então é possível iniciar o potencial de ação dependente de cálcio. As correntes de cálcio dos neurônios corticais são pequenas e importantes somente depois das correntes de sódio estarem bloqueadas e as correntes de potássio estarem pequenas. Duas destas correntes foram observadas: uma pequena, somática, com limiar alto e outra grande, dendrítica, com limiar baixo, possivelmente responsável pelos spikes de cálcio que se propagam para o corpo somático. A despolarização aumenta a entrada de cálcio, e embora a acumulação de cálcio no corpo somático seja pequena, ela pode resultar em um aumento transiente significativo durante um conjunto de spikes.

Existem três tipos de comportamento neuronal em resposta a uma corrente de estímulo. São eles: *tônico*, *acomodado* e *em rajadas* (bursting). Quando identificadas morfológicamente, as células que apresentam o estado tônico são os neurônios lisos, enquanto que as células que apresentam o estado acomodado ou o comportamento em rajadas são as células piramidais.

O potencial de ação das células que apresentam o estado tônico têm menor duração do que o dos neurônios piramidais que apresentam o estado acomodado. A fase de repolarização do potencial de ação é rápida e seguida por uma queda significativa, indicando a presença de uma grande e rápida corrente de entrada de potássio. As células que apresentam o estado tônico têm uma alta densidade de íons de

potássio em comparação com os neurônios piramidais que exibem comportamento acomodado. Como já vimos na Figura II.5, a repolarização é seguida pelo potencial tardio de hiperpolarização, e como nos neurônios lisos as correntes de saída não são duradouras, a membrana se despolariza rapidamente voltando para o limiar. Conseqüentemente, o atributo principal dos neurônios lisos é que eles são capazes de altas taxas de descargas com pequena ou nenhuma acomodação. A correlação do grau de acomodação com o tipo de morfologia da célula pode ter importantes conseqüências funcionais.

O spike rápido e acomodação mínima do neurônio liso (presumivelmente inibitório) pode refletir a sua necessidade em manter ao máximo a inibição de suas células alvo. Por contraste, os neurônios excitatórios (piramidais) respondem menos fortemente a uma dada corrente de entrada e tem a taxa de descarga máxima mais baixa. A característica da célula piramidal é que ela se acomoda, isto é, ela responde inicialmente com altas freqüências e depois vai diminuindo a freqüência até um valor constante.

Neurônios que apresentam comportamento em rajada respondem à despolarização gerando curtas explosões de mais ou menos três spikes, seguidos por uma descarga constante de baixa freqüência enquanto a corrente de despolarização está mantida.

Em simulações experimentais, a descarga tônica de um modelo neuronal pode ser transformada em uma descarga explosiva simplesmente pela redução da corrente rápida de saída (I_C). A redução da corrente transiente de potássio dependente de cálcio gera uma redução do intervalo entre os spikes e conseqüentemente uma rápida descarga. Essa descarga propicia o aumento da concentração intracelular de cálcio, ativando a corrente lenta I_{ahp} . Então, variando os parâmetros da condutância da corrente de saída I_C , pode-se determinar qual dos dois modos de descarga - acomodado ou em rajada - o neurônio piramidal assumirá [19].

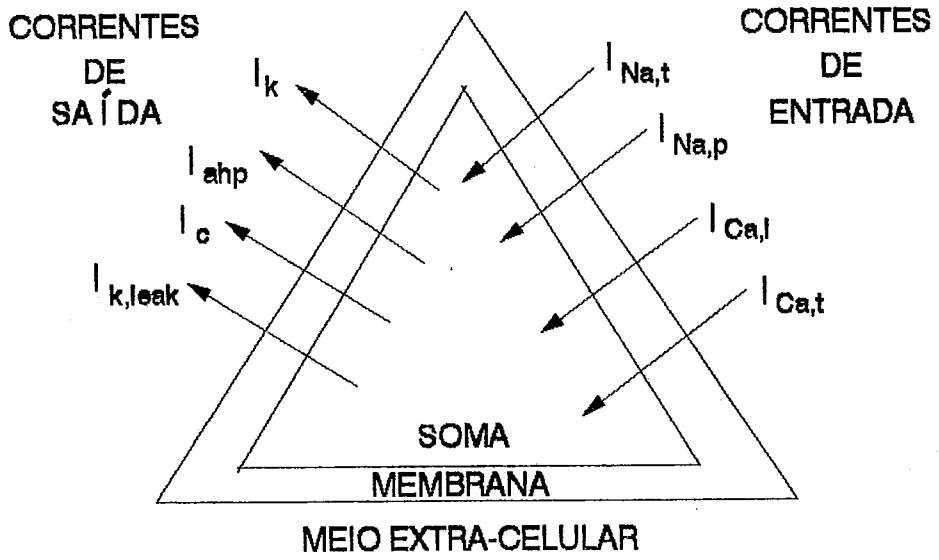


Figura II.6 - Desenho Esquemático das correntes iônicas identificadas nos neurônios piramidais corticais.

CAPÍTULO III

Resultados Experimentais sobre a Atenção Visual

No início da década de 70, através de experiências utilizando monitoração do cérebro de macacos, surgiram evidências de que a visão não tinha um único endereço responsável pelo seu processamento no sistema nervoso central. Este único endereço era conhecido como o córtex visual. Após estas novas descobertas, o córtex visual passou a ser chamado de córtex visual primário, também conhecido como área V1, ou área 17, ou ainda, área estriada, por sua aparência estriada a olho nu.

Com o avanço das tecnologias, na década de 80, houve uma explosão de informações extraídas experimentalmente sobre a organização e função do córtex visual fora da área estriada.

Evidências recentes dizem respeito à organização hierárquica, à modularidade e ao fluxo de processamento dos estímulos nestas áreas. Na sua grande maioria, foram confirmadas as teorias formuladas nas décadas anteriores, embora apresentando um grau de complexidade da organização do neocórtex muito maior do que se supunha. Por exemplo, com a possibilidade de traçar os caminhos do córtex utilizando substâncias químicas, mostrou-se que existem conexões ânterológicas e retrogradadas entre os axônios, alterando a subdivisão de Brodman das áreas corticais.

III.1 - Caminhos Corticais do Processo Visual

Sabemos hoje que existem pelo menos três caminhos enviando informações para as várias áreas do córtex visual originadas do córtex visual primário. Um deles vai diretamente para o lóbulo temporal [2, 5]; outro vai para o lóbulo parietal [3] e o terceiro caminho vai para o sulco temporal superior [21].

A projeção para o lóbulo temporal é responsável pelo reconhecimento de objetos, particularmente o reconhecimento e processamento de faces; o que leva a um importante mecanismo de seletividade, devido à sua complexidade. Esta projeção se

inicia no córtex visual primário V1 e passa através das áreas V2, V3 e V4 do córtex visual, até chegar ao córtex infero-temporal (IT). Este caminho mostra que os neurônios estão organizados hierarquicamente de modo que em pequenos campos receptivos sejam reconhecidas características simples do estímulo visual e em grandes campos receptivos sejam reconhecidas as propriedades globais.

Portanto, na projeção para o lóbulo temporal as respostas refletem uma considerável síntese da informação visual, e demonstram a especialização do processamento visual onde a codificação de padrões complexos é evidente no nível de células únicas. Com isso, a teoria clássica da célula *grandmother* que afirma que combinações de características significativas são hierarquicamente extraídas e combinadas em áreas específicas do córtex visual para fazer o reconhecimento de certas classes de objetos, levando ao extremo para campos receptivo de simples neurônios, é confirmada. Talvez, estes grandes campos receptivos sejam uma forma econômica para codificar grandes quantidades de informação em um único neurônio IT, mas ao mesmo tempo, nos leva a pensar sobre a questão de como a atenção pode focalizar os detalhes desejados de uma cena.

Neurônios do córtex parietal parecem alterar seu comportamento, aumentando a frequência de ativação, como resultado da localização de um estímulo e como resultado da atenção. Neste caminho cortical, se o estímulo evoca algum tipo de resposta, os neurônios do córtex parietal são ativados com uma alta frequência comparada com um estímulo correspondente, porém ignorado.

Lesões no córtex parietal humano geralmente impedem a habilidade de mudar a atenção de uma localização para outra, indicando que esta região cortical pode estar envolvida com o redirecionamento da atenção [22].

A projeção do caminho neuronal no sulco temporal superior mostra que este é sensível ao movimento do estímulo e insensível à forma, sugerindo que seus neurônios estão mais envolvidos nas funções de orientação espacial do que no reconhecimento de um objeto [23].

III.2 - Experiências com Animais.

Uma experiência interessante com macacos treinados para prestar atenção a um entre dois estímulos apresentados mostrou que a resposta neuronal depende do lugar a que se presta atenção dentro do campo receptivo.

A estratégia, em linha geral, adotada nas experiências de Moran e Desimone [24], foi a seguinte: depois de isolar várias células do córtex visual, enquanto o macaco estava fixando o olhar para um pequeno objeto, foram determinados seus campos receptivos, isto é, seu campo de visão associado a cada célula. Sob o fundamento das respostas neuronais para barras de várias cores, orientações e tamanhos, foram determinados quais estímulos eram efetivos para ativar a célula e quais não eram efetivos. Os estímulos efetivos estavam, então, presentes em uma localização do campo receptivo simultaneamente com os estímulos não efetivos que estavam em outra localização. O macaco foi treinado em uma tarefa que requeria prestar atenção ao estímulo de uma localização e ignorar o estímulo da outra localização. Depois de um bloco de oito a dezesseis experiências, o macaco foi induzido a mudar a atenção para uma outra localização. Embora os estímulos das duas localizações permanecessem os mesmos, o foco da atenção do animal foi repetidamente trocado entre as duas posições. Visto que as mesmas condições sensoriais foram mantidas dentro dos dois tipos de blocos, as diferenças das respostas neuronais podem ser atribuídas ao efeito da atenção.

Suponha que o neurônio isolado responda fortemente ao estímulo da cor vermelha e não responda ao estímulo da cor verde, quando somente um único estímulo aparece dentro do campo receptivo. Se os estímulos vermelhos e verdes aparecem simultaneamente em diferentes localizações dentro do campo receptivo, e o macaco focaliza a sua atenção somente sobre o estímulo vermelho, então é obtida como resultado uma resposta forte da célula - ativação tônica. Se entretanto o animal presta atenção ao estímulo verde, o resultado é uma resposta fraca da célula, apesar de o estímulo vermelho estar presente dentro do campo receptivo e a estimulação da retina ser idêntica às condições anteriores. Na Figura III.1 ilustramos a resposta neuronal quando o macaco focaliza a atenção sobre uma localização do campo receptivo e ignora outra. O círculo indica onde o animal presta atenção. O estímulo hachurado é o estímulo efetivo e o outro é o não efetivo. Conclui-se, então, que na existência de dois estímulos no campo receptivo a resposta das células é determinada pela atenção [24].

Nenhum efeito similar foi detectado nas áreas V1, V2 e V3, indicando que a área V4 é a primeira do caminho temporal sob controle do esforço da atenção. No

córtex IT, onde os campos receptivos podem conter a totalidade do campo visual, virtualmente nenhuma célula responderá ao estímulo não-efetivo. Estes resultados indicam que o mecanismo da atenção ajuda os neurônios de V4 a se decidirem entre duas respostas possíveis quando existem presentes vários estímulos no campo receptivo. Se somente um estímulo está dentro do campo receptivo, não existe decisão a tomar e o comportamento neuronal é determinado somente pela efetividade do próprio estímulo. A atenção parece filtrar informações não desejadas, causando a supressão de respostas neuronais de V4 e IT.

Outros resultados indicam que a atenção pode também causar um aumento das respostas aos estímulos quando um esforço cognitivo é exigido fortemente para um estímulo existente. Isto é, quando um animal é desafiado por uma tarefa difícil, a sua atenção fica concentrada, e com isso neurônios correlatos têm suas respostas aumentadas e suas seletividades aguçadas comparando com respostas de tarefas fáceis.

Recentemente, alguns autores têm registros sobre oscilações acopladas de neurônios no neocórtex de animais que prestam atenção a um estímulo significativo [11,20]. O resultado do processamento neuronal para perceber um objeto é expresso por oscilações próximas de 40 Hertz [10, 11], que estão correlacionadas com a percepção visual nítida, e ativam o trabalho da memória. *Oscilar* significa aqui, a ativação do neurônio em uma frequência de 40 Hertz, ou a ativação em intervalos de tempo de 25 msec, segundo dados experimentais. E a *ativação* implica que o neurônio produz um spike ou até três deles, em rápidas sucessões.

Essas oscilações têm um padrão comparável ao da ativação das células do tálamo, que é uma região do encéfalo responsável pelo recebimento e retransmissão de quase todas as informações sensoriais, como a visão, audição, tato, etc. A retransmissão destas informações não é passiva e acredita-se que um complexo processo de filtragem ocorra justamente para influenciar o córtex e outras regiões do encéfalo [8]. É possível que essas oscilações em uma determinada frequência e em fase com outras áreas corticais e talâmicas, possam favorecer a representação distribuída e o esforço da atenção.

Duas oscilações podem ter a mesma frequência, mas podem estar fora de fase. Se estas oscilações se estendem, elas podem se sobrepor e provavelmente cancelar-se mutuamente, ou podem formar um único conjunto de oscilações de mesma fase sobre toda a região. Esta seria uma explicação para a associação das características de um objeto, facilitando o seu reconhecimento. Foi comprovado experimentalmente em gatos que oscilações entre áreas corticais ou colunas de orientação ou colunas de dominância

ocular, associadas ao evento de reconhecimento visual, são possíveis mecanismos de ligação de diferentes características de um mesmo objeto [25].

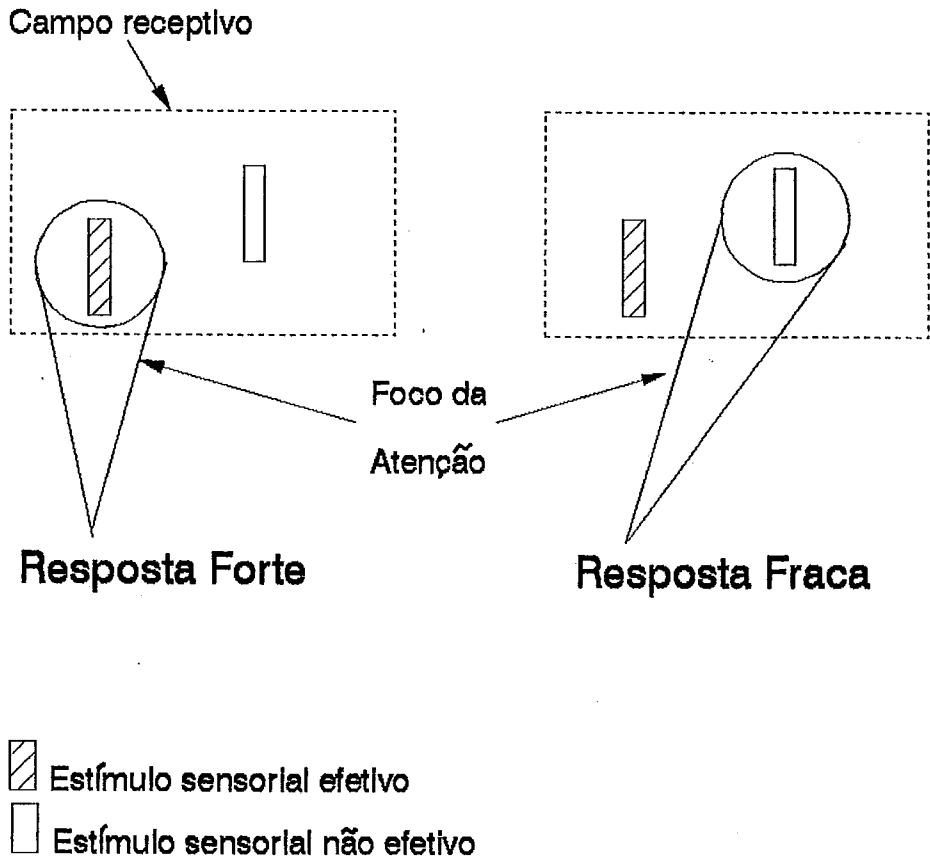


Figura III.1 - Efeito da atenção seletiva no neurônio da área pré-estriada V4.

CAPÍTULO IV

O Modelo e seus Resultados

IV.1 - Visão Geral

De acordo com a literatura, como por exemplo em [2], os diferentes atributos da imagem, como cor, movimento, textura e forma são analisados pelas diferentes áreas do córtex visual, (o lóbulo temporal, o lóbulo parietal e o sulco temporal parietal) após a passagem pelo córtex visual primário (V1). Estas informações são então transmitidas para outras áreas corticais que reconstróem a cena mais provável da imagem que foi descrita pelos seus atributos.

Além de existir um processamento paralelo e distribuído, no qual as áreas interpretam ao mesmo tempo diferentes atributos da imagem, ocorre também um processamento serial e hierárquico, no qual a área V1 é a mais inferior porque tem sua capacidade de percepção do campo visual mais limitada, e as áreas do córtex infero-temporal (IT) detêm posições hierárquicas superiores. Neste processamento serial e hierárquico o campo receptivo do estímulo visual vai se ampliando a partir de V1 até IT (ver Figura.IV.1).

O modelo proposto foi projetado segundo uma das vias de processamento da informação visual sugerida experimentalmente, iniciando-se no córtex visual primário (V1), passando pelas áreas V2, V3, V4 do lóbulo temporal e terminando no córtex infero-temporal (IT). Os campos receptivos são representados de forma que cresçam progressivamente de V1 até IT como descrevemos anteriormente. Além disso, adotamos como estímulos visuais as cores vermelha e verde. Essas duas escolhas foram feitas unicamente por uma questão de simplificação do modelo.

Projeções de áreas visuais inferiores para áreas superiores representam o padrão laminar do tipo para frente. Ainda existem as conexões intermediárias entre as áreas localizadas em um mesmo nível hierárquico [23]. Há evidências [26] de que conexões horizontais, isto é, no mesmo nível hierárquico, suportem um relacionamento específico com a arquitetura funcional colunar. Essas conexões podem ser importantes para as respostas celulares sensíveis ao contexto.

Em função do que foi descrito anteriormente, uma hipótese importante do modelo é o fato de que as trajetórias de dois estímulos processados no mesmo campo visual inibem-se uma à outra na área V4 pela ação dos interneurônios. Na Figura IV.1 apresentamos uma visão esquemática da topologia da rede montada para a simulação com a inibição mútua entre as trajetórias.

Os trinta e três neurônios que compõem a rede foram modelados segundo o comportamento das células piramidais corticais. Várias correntes iônicas são responsáveis pelo comportamento complexo das células neocorticais [17], e na verdade poucas delas têm os seus mecanismos elucidados. Mas, pela observação das propriedades de ativação das células neocorticais durante a injeção de corrente através de microeletrodos, pode-se inferir a forma pela qual as células transformam entradas excitatórias em saídas. Acredita-se que em condições fisiológicas normais, os potenciais de ação são predominantemente dependentes de Na^+ , embora alguns spikes dependentes de Ca^{2+} também sejam detectados [19].

Neste trabalho, fazemos a hipótese de que os spikes somáticos são devidos à corrente de sódio dependente da voltagem, I_{Na} , que despolariza as células, e também à corrente de potássio dependente da voltagem, I_{K} , que restaura o potencial de membrana. Os diferentes padrões de intervalos entre os spikes das células piramidais são resultantes da combinação de várias correntes de saída de potássio, possivelmente dependente de Ca^{2+} [18]. Duas delas são especialmente importantes e consideradas no nosso modelo: a corrente transiente I_{C} cuja amplitude supõe-se que aumenta com a concentração intracelular de cálcio, e a lenta corrente de potássio, I_{ahp} , que é ativada pela concentração intracelular de Ca^{2+} .

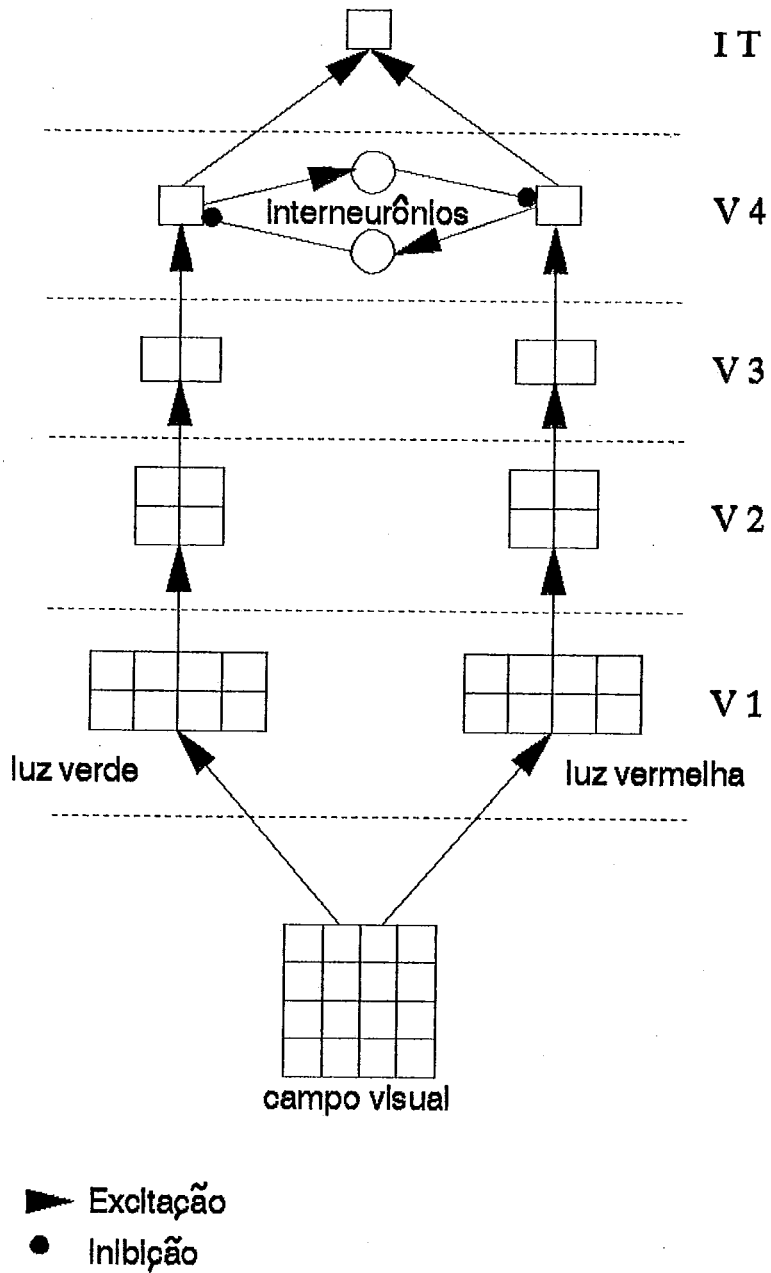


Figura IV.1 - Topologia da rede neuronal com projeções convergentes de V1 a IT e inibição mútua entre as trajetórias dos estímulos (verde e vermelho) na área V4.

IV.2 - Definição Matemática do Modelo.

Supondo a homogeneidade das propriedades eletrofisiológicas das células piramidais nas áreas consideradas, foi definido o modelo de um neurônio simplificado [27] com um único compartimento, onde dendritos, soma e axônio estão concentrados, e cujo potencial elétrico é V . A excitabilidade da membrana foi modelada por um capacitor elétrico com capacitância C , que integra as correntes iônicas como:

$$C \frac{dv}{dt} = I_c + I_{ahp} + I_K + I_{syn} + I_l, \quad (IV.1)$$

onde I_{syn} representa a corrente dendrítica induzida pela ação sináptica e I_l é uma corrente de vazamento.

Considerando uma relação linear entre a voltagem através da membrana e as correntes iônicas, podemos expressar as seguintes equações:

$$I_c = g_c (E_K - V), \quad (IV.2)$$

$$I_{ahp} = g_{ahp} (E_K - V), \quad (IV.3)$$

$$I_K = g_K (E_K - V), \quad (IV.4)$$

$$I_l = g_l (E_l - V), \quad (IV.5)$$

$$I_{syn} = g_{syn} (E_{syn} - V), \quad (IV.6)$$

onde E_K , E_l , e E_{syn} são os potenciais de reversão para as correntes dependentes de K^+ , corrente de vazamento e a corrente sináptica, respectivamente. Os parâmetros g_c , g_{ahp} , g_K , g_l e g_{syn} expressam as condutâncias para as correntes I_c , I_{ahp} , I_K , I_l e I_{syn} nesta ordem.

A corrente de sódio dependente de voltagem, I_{Na} , não foi modelada explicitamente, mas o seu canal iônico é representado pela função $s(V)$, cujo valor unitário significa a ativação do canal de sódio:

$$s(V) = \begin{cases} 1 & \text{se } V \geq \theta, \\ 0 & \text{se } V < \theta, \end{cases} \quad (IV.7)$$

onde θ é uma constante que representa o limiar de voltagem para abrir o referido canal.

A resposta do neurônio é dada pela função r , que é igual à voltagem da membrana V , exceto no instante de tempo em que um spike é ativado. Quando $s(V)=1$ a voltagem V_{\max} , representando o pico de um potencial de ação, é atingida.

$$r = V + s(V) (V_{\max} - V). \quad (\text{IV.8})$$

Por hipótese, a condutância g_c cresce linearmente com a concentração intracelular de cálcio $[Ca]$,

$$g_c = g_{cb} [Ca], \quad (\text{IV.9})$$

onde g_{cb} é uma constante de proporcionalidade. A concentração de cálcio aumenta com a frequência dos spikes e diminui devido à ação de bombas e *buffers* de cálcio, não considerados no modelo; desta forma

$$\frac{d[Ca]}{dt} = \frac{s\beta_{Ca} - [Ca]}{\tau_{Ca}}, \quad (\text{IV.10})$$

onde β_{Ca} é a taxa de concentração de cálcio e τ_{Ca} é uma constante de tempo.

Quando a concentração intracelular de cálcio alcança o valor limiar de θ_{Ca} , os canais iônicos de K^+ da corrente I_{ahp} são abertos e a condutância g_{ahp} aumenta na taxa β_{ahp} com uma constante de tempo τ_{ahp} :

$$\frac{dg_{ahp}}{dt} = \frac{f\beta_{ahp} - g_{ahp}}{\tau_{ahp}}, \quad (\text{IV.11})$$

onde f é a função dada por:

$$f([Ca]) = \begin{cases} 1, & \text{se } [Ca] \geq \theta_{Ca} \\ 0, & \text{se } [Ca] < \theta_{Ca} \end{cases} \quad (\text{IV.12})$$

A condutância g_k da corrente restauradora I_k aumenta rapidamente com a taxa β_k depois que um spike é gerado,

A condutância g_k da corrente restauradora I_k aumenta rapidamente com a taxa β_k depois que um spike é gerado,

$$\frac{dg_k}{dt} = \frac{\beta_k - g_k}{\tau_k}, \quad (\text{IV.13})$$

onde τ_k é a constante de tempo associada ao canal.

A condutância g_{syn} da corrente sináptica I_{syn} é a soma de funções alfa, representando a ação dos neurotransmissores, para todos os N spikes pré-sinápticos que ocorrem no tempo t_i , $1 \leq i \leq N$, antes do tempo t ,

$$g_{syn} = g_{synb} \sum_{i=1}^N (t - t_i) \cdot e^{-(t-t_i)/\tau_p}. \quad (\text{IV.14})$$

O termo g_{synb} é a condutância maximal que assume diferentes valores para cada sinapse modelada e τ_p é o tempo de pico da função alfa. Finalmente é importante notar que a condutância g_l da corrente de vazamento é uma constante adaptada para as necessidades do modelo.

IV.3 - Implementação Computacional.

O programa para simular o modelo foi escrito na linguagem computacional FORTRAN F77L e para integração utilizou-se o Método das Diferenças Finitas.

Inicialmente, foi feito um programa para simular o comportamento de um único neurônio piramidal com sinapses excitatórias para o intervalo de tempo de 0 a 1000 msec com intervalo de integração de 0.001 msec. Este programa foi composto por quatro sub-rotinas: sub-rotina *Isyn* cuja função é calcular a corrente sináptica; sub-rotina *Neuro*, que simula o canal de sódio para a corrente de sódio (I_{Na}) e calcula a resposta neuronal; sub-rotina *Iklc*, que calcula a corrente retificadora tardia de potássio (I_K) e a corrente transiente de potássio (I_C) e a sub-rotina *Iahp* cuja função é calcular a corrente lenta de potássio (I_{ahp}).

obtendo-se ao final as respostas que representarão a reação do neurônio com relação às condições iniciais.

A rede neuronal completa para simular o modelo é composta por trinta e três células, onde dezesseis células representam a área V1, oito células representam a área V2, quatro células representam a área V3, quatro células representam a área V4, sendo que duas delas reproduzem os interneurônios com ação inibitória, e por fim a última célula representa a área IT.

O programa que simula a rede completa é formado pelas quatro sub-rotinas mencionadas anteriormente e pela sub-rotina *Guardtp*. Esta nova sub-rotina foi necessária para poder armazenar o tempo exato em que ocorre um spike em um determinado neurônio, pois esta informação representa o estímulo para o próximo neurônio. Na rede completa além das sinapses excitatórias foram implementadas sinapses inibitórias.

Os programas foram executados em um micro 386 com memória RAM de 4 Mb possuindo um co-processador aritmético. Por uma questão de tempo de processamento, a rede foi subdividida em dois processos que apresentavam características semelhantes. Um deles corresponde aos neurônios cujas sinapses são excitatórias - trajeto de V1 a V3 - e o outro está associado ao trajeto de V4 a IT, onde são encontradas sinapses excitatórias e inibitórias.

Embora o programa para simulação seja relativamente simples, a dificuldade encontrada foi no ajuste de parâmetros para simular o comportamento das células piramidais. Os parâmetros foram ajustados bloqueando todas as correntes menos uma e ao final com todas as correntes procede-se a um ajuste fino. Devido a este procedimento várias execuções foram necessárias para emular os neurônios de acordo com a literatura referente às células piramidais.

IV.4 - Resultado das Simulações Computacionais.

Antes de apresentarmos o resultado da simulação da rede completa é importante observarmos que um único neurônio do modelo tem o comportamento típico de uma célula piramidal.

IV.4.1 - Propriedades Eletrofisiológicas de um Neurônio Isolado.

Para simularmos as propriedades eletrofisiológicas de um único neurônio, foi aplicada uma corrente externa de $4 \mu\text{A}$. A primeira simulação teve como objetivo reproduzir o comportamento tônico da célula piramidal. Visto que todos os parâmetros foram obtidos experimentalmente, foram necessárias várias execuções do programa de simulação.

A primeira simulação processada com sucesso obteve para os valores das constantes β_K e τ_K , 5000 e 0.3 respectivamente. Para alcançar o objetivo de simular o comportamento tônico da célula piramidal com spikes a cada 5 mseg, a taxa de concentração de cálcio foi mantida com valor constante zero ($\beta_{Ca} = 0$), significando a não existência de acumulação de cálcio intracelular. As Figuras IV.2a e IV.2b retratam o comportamento neuronal obtido de acordo com as expectativas. Este comportamento reflete basicamente a presença das corrente I_{syn} e I_K e a ausência das correntes I_{ahp} e I_C .

A segunda experiência teve como objetivo simular o comportamento de acomodação da célula piramidal. Obtivemos para isto os valores nominais dos parâmetros que estão descritos na Tabela IV.1. A frequência de disparo da célula após a acomodação é em torno de 40 Hertz. Podemos observar a resposta obtida na Figura IV.3a e seu detalhamento (Figura IV. 3b) para o intervalo de 150 a 300 mseg.

A resposta neuronal foi uma seqüência de spikes com diminuição da frequência, caracterizando a acomodação da célula piramidal quando estimulada. Este comportamento de acomodação é devido ao aumento da corrente externa de potássio I_C , visto que, a cada spike, a concentração intracelular de cálcio é aumentada. Na Figura IV.3c retratamos a concentração de cálcio que faz com que a frequência de spikes decresça até uma frequência constante (ver Figura IV.3a). A concentração de cálcio atinge um limite abaixo de θ_{Ca} , evitando desta forma a ativação da corrente I_{ahp} .

As próximas simulações foram feitas através da redução do valor nominal de g_{cb} em 70%, 50%, 30% e em 10% de seu valor nominal. A variável g_{cb} é a constante de proporcionalidade entre a concentração de cálcio e a condutância de I_C . Nestas simulações a capacidade de acomodação se reduz gradativamente levando a resposta para uma alta frequência de spikes. Essa evolução pode ser observada nas Figuras IV.4a a IV.4d. Como conseqüência, quando g_{cb} atinge 30% do seu valor nominal, a concentração de cálcio intracelular alcança o limiar de cálcio e o canal iônico de I_{ahp} é

aberto, causando a fase do potencial tardio de hiperpolarização e levando a célula a uma resposta explosiva (Figuras IV.4c e IV.4d). Na Figura IV.4e retratamos a concentração de cálcio de um neurônio no estado em rajada com 10% do valor nominal de g_{cb} . Neste caso, a concentração de cálcio atinge o limite de θ_{Ca} , ativando assim a corrente I_{ahp} .

Esta transição do estado acomodado para o estado em rajada através do controle do cálcio já foi obtida experimentalmente e relatada anteriormente em outros trabalhos, como por exemplo no [16]. Há, no entanto, a diferença de que ao invés de reduzir a influência da concentração de cálcio intracelular como fizemos na simulação, a corrente I_c era inteiramente bloqueada. Registros em trabalhos anteriores assumem que a acomodação é devida ao aumento do tempo em que a corrente I_c está ativada, mas neste trabalho supomos que a condutância dependente de cálcio é que produz a acomodação. Somente experimentos detalhados podem determinar o controle real do mecanismo de I_c , mas para o nosso propósito a outra hipótese foi negligenciada visto que leva à obtenção de resultados idênticos.

A ativação tônica ou de spikes regulares foi tomada no modelo como sendo o comportamento dos interneurônios inibitórios da área V4 e também para o único neurônio que representa a área IT. Embora células piramidais com comportamento em rajada quase não sejam detectadas no neocórtex [17, 18], este comportamento foi embutido no modelo para todas as células através da redução de g_{cb} .

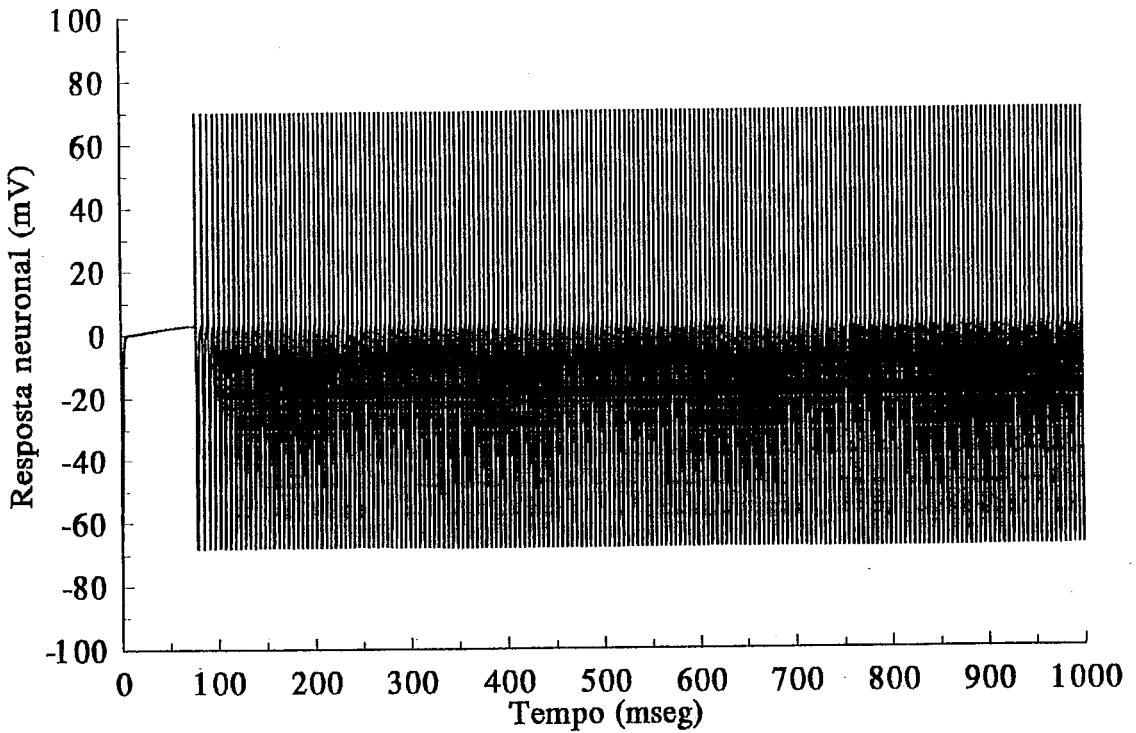


Figura IV.2a - Resposta da simulação para um neurônio apresentando comportamento tônico.

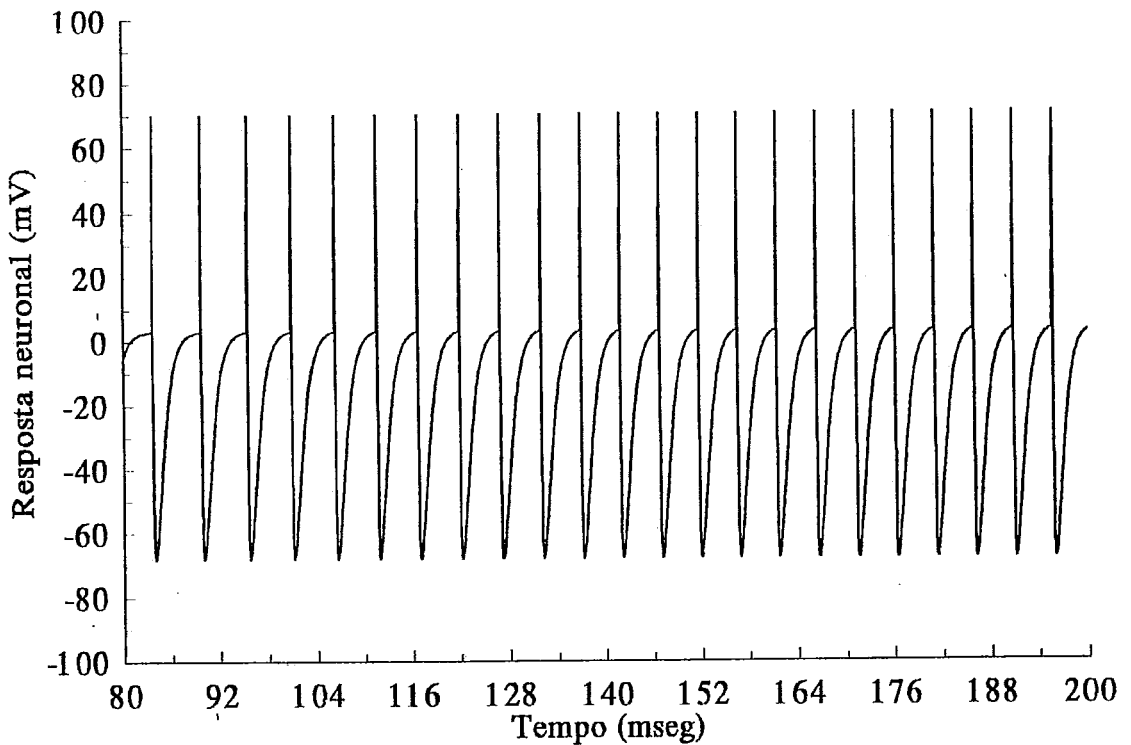


Figura IV.2b- Detalhe do gráfico acima para um intervalo de 80 a 200 mseg, no qual notamos uma frequência aproximada de 200 Hz.

Tabela IV.1

Nome da variável	Valor	Unidade
C	1	$\mu\text{F.cm}^{-2}$
E_k	- 80	mV
E_l	0	mV
E_{syn}	40	mV
g_{cb}	3	m.mhos.cm^{-2}
g_l	1	m.mhos.cm^{-2}
t_p	30	mseg
V_{max}	70	mV
β_{Ca}	100	
β_k	5000	
β_{ahp}	500	
τ_{Ca}	500	mseg
τ_k	0.3	mseg
τ_{ahp}	2	mseg
θ	3	mV
θ_{Ca}	0.01	nmol

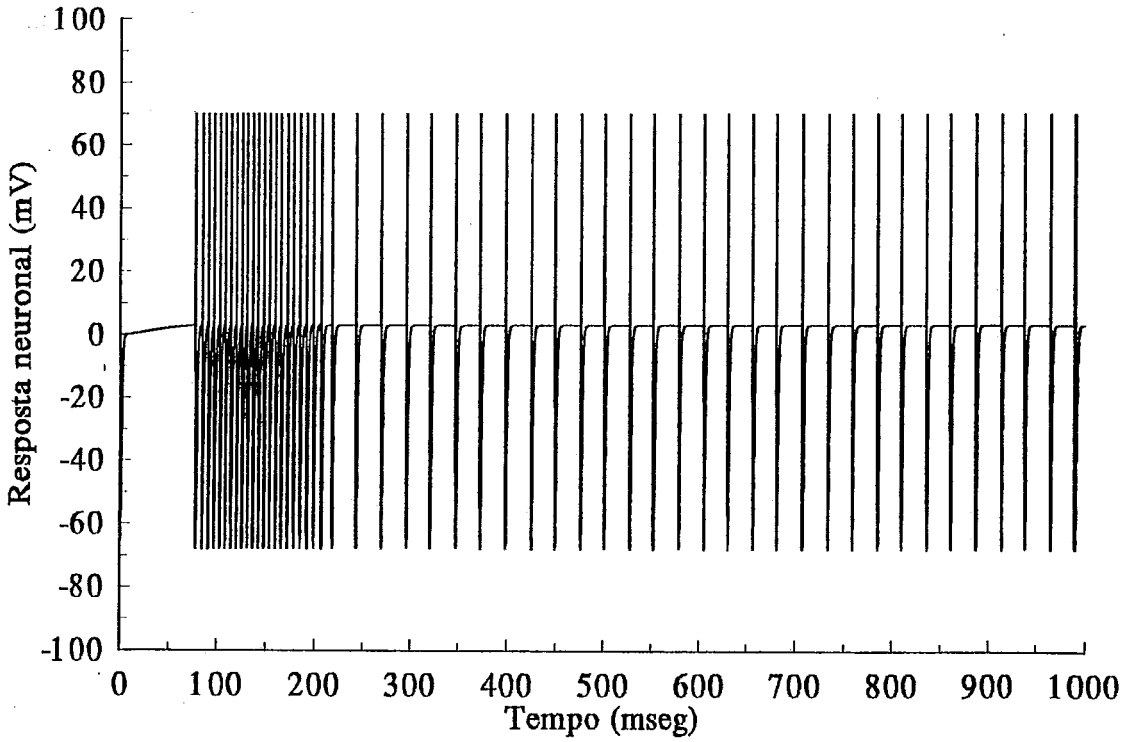


Figura IV.3a - Resposta neuronal para a simulação do comportamento acomodado com g_{cb} nominal e frequência de 40 Hertz.

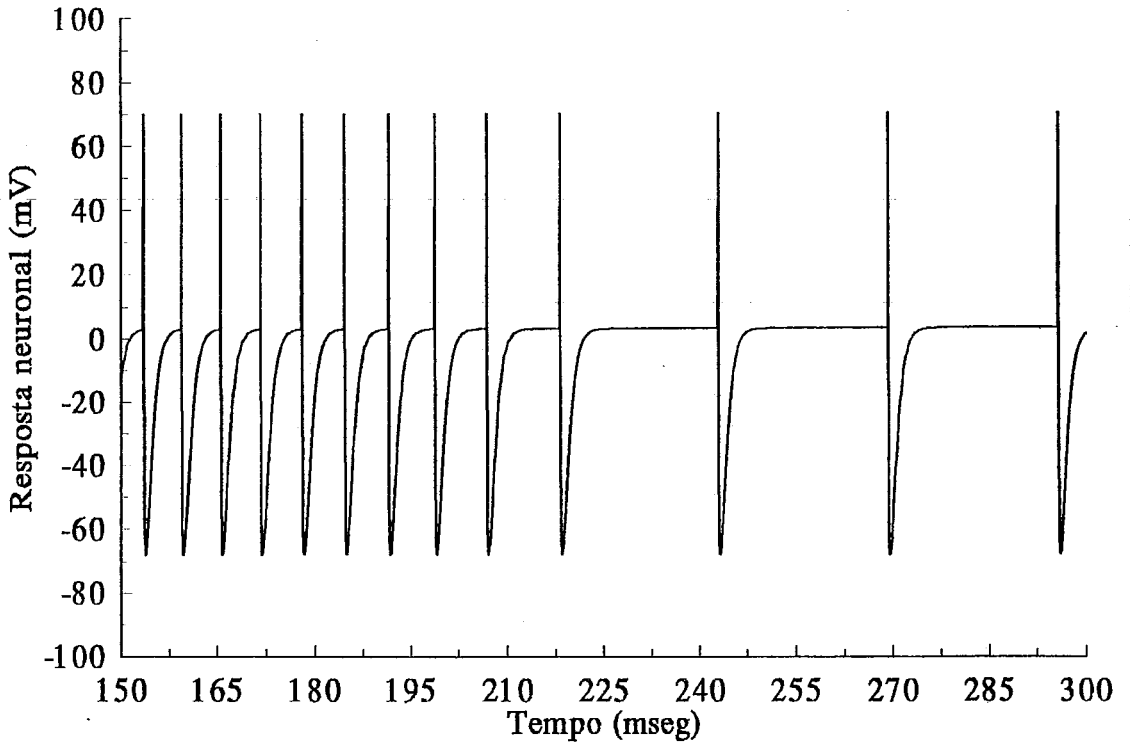


Figura IV.3b - Detalhe do gráfico acima para o intervalo de 150 a 300 mseg.

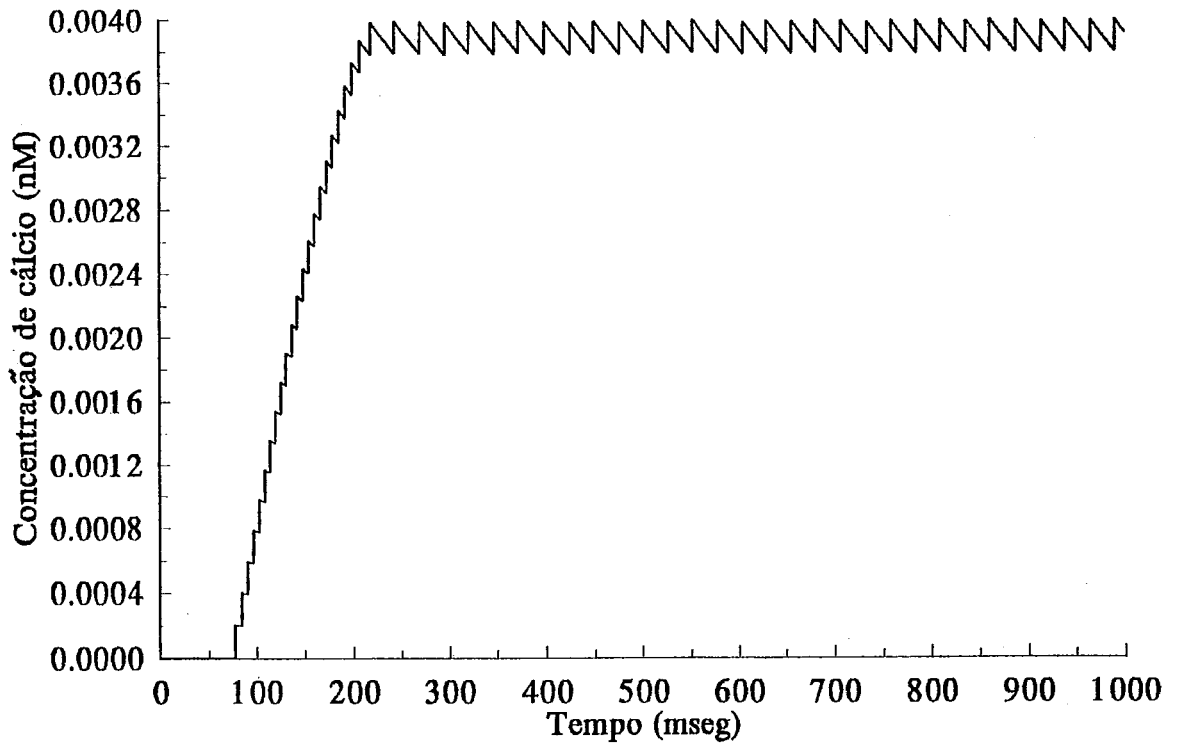


Figura IV.3c - Comportamento da concentração de cálcio para o neurônio no estado acomodado.

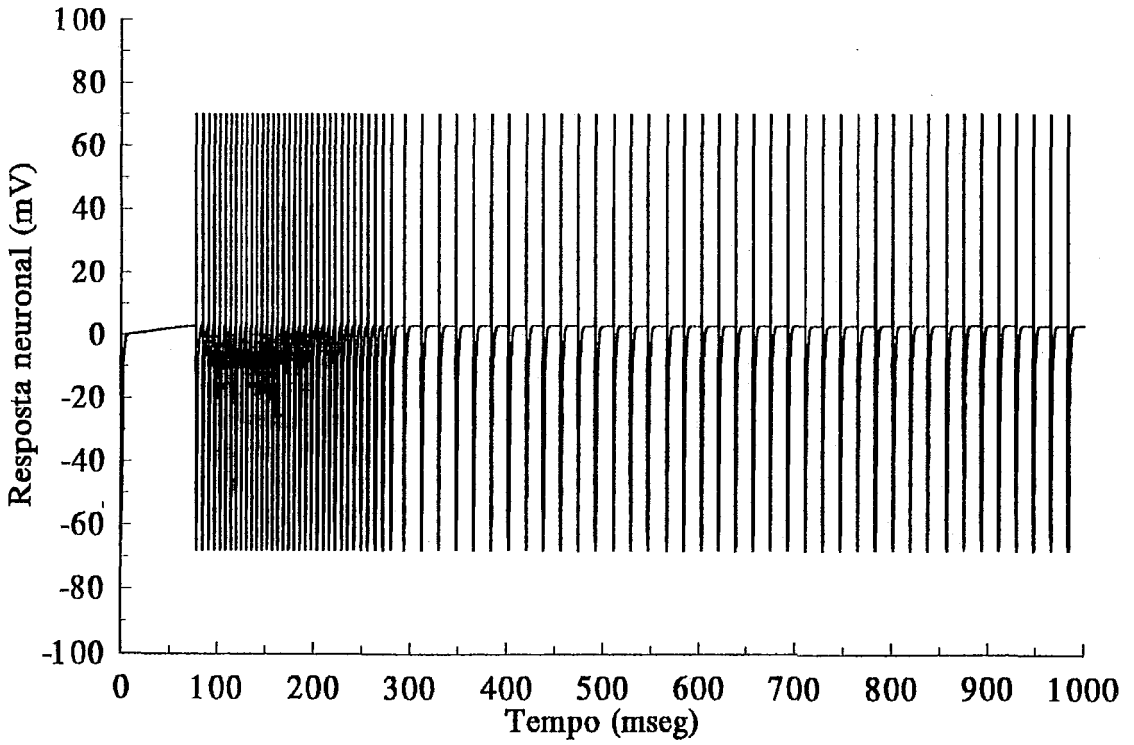


Figura IV.4a - Mudança do comportamento acomodado para o comportamento em rajada com g_{cb} apresentando 70% do valor nominal.

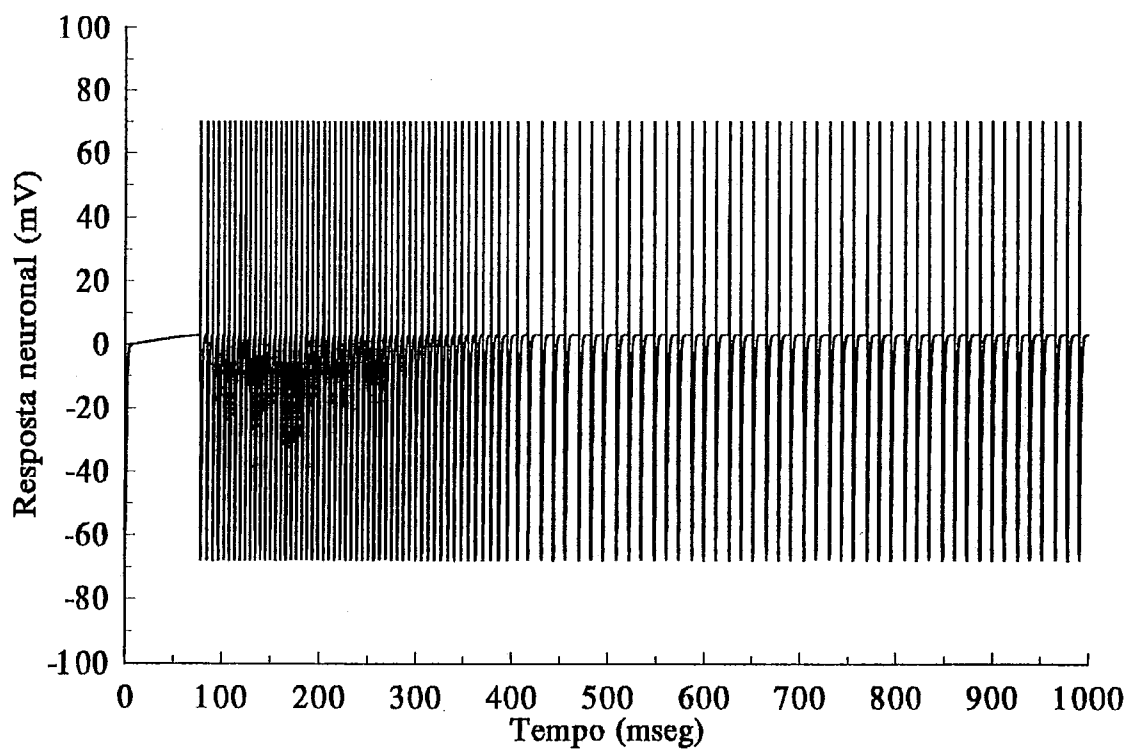


Figura IV.4b - Mudança do comportamento acomodado para o comportamento em rajada com g_{cb} apresentando 50% do valor nominal.

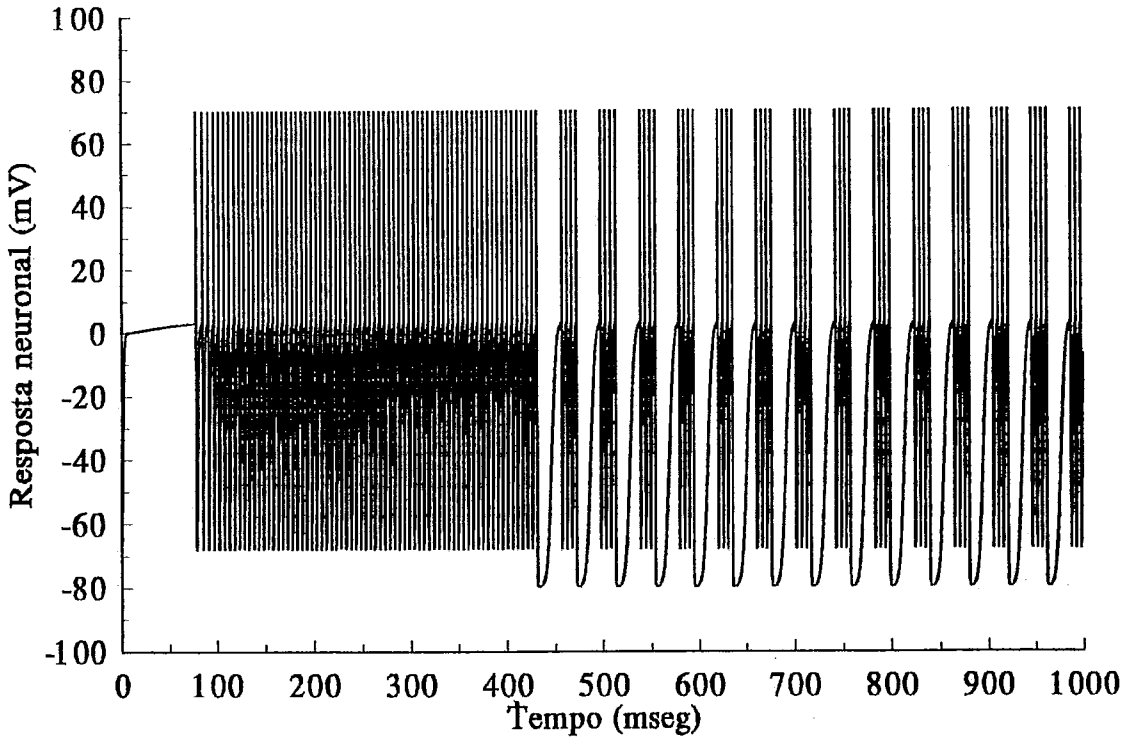


Figura IV.4c - Mudança do comportamento acomodado para o comportamento em rajada, g_{cb} com 30% do valor nominal.

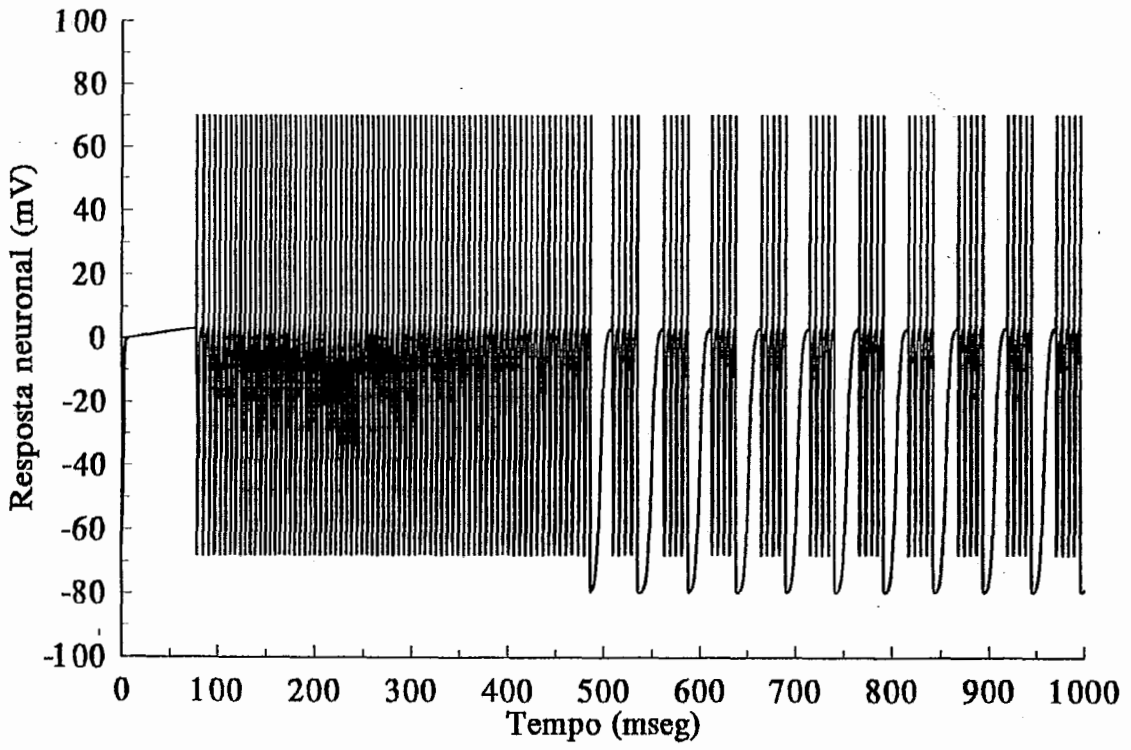


Figura IV.4d - Mudança do comportamento acomodado para o comportamento em rajada, g_{cb} com 10% do valor nominal.

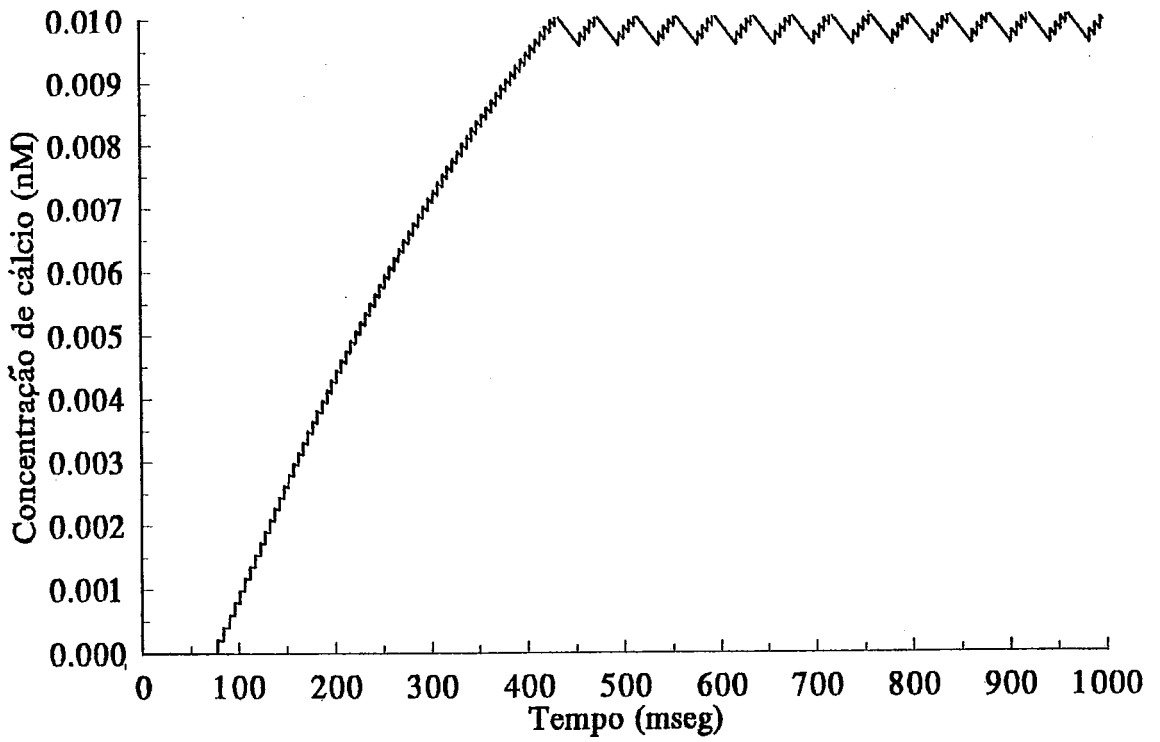


Figura IV.4e - Comportamento da concentração de cálcio para o neurônio no estado em rajada com 10% do valor nominal de g_{cb} .

IV.4.2 - Propriedades da Rede Neuronal.

A rede neuronal completa é composta por trinta e três neurônios simulados de acordo com a topologia anteriormente descrita e representada na figura IV.5. Nesta figura, os neurônios piramidais estão representados no formato triangular, os interneurônios da área V4 estão representados por círculos, e o neurônio único de IT é representado por um quadrado. Com exceção dos três neurônios com comportamento tônico, todos os outros são células piramidais, isto é, têm a possibilidade de apresentar tanto o comportamento de acomodação quanto o comportamento em rajada. Os triângulos em preto e as suas ligações representam o trajeto da luz vermelha de V1 a V4 e os triângulos em branco e suas ligações representam o trajeto da luz verde. As setas indicam sinapses excitatórias e as ligações que terminam com círculos pretos em V4 significam sinapses inibitórias.

O campo visual foi estimulado em um ponto com spikes a cada 3 mseg representando a luz vermelha; e em um outro ponto com spikes a cada 5 mseg, representando a luz verde. Inicialmente todas as células piramidais têm seus parâmetros nominais conforme a Tabela IV.1, apresentada anteriormente, inclusive g_{cb} .

A luz verde e a luz vermelha se propagam através da rede pelos neurônios de V1 até V4. Consideremos que a célula da área V4 sensível à luz vermelha é o neurônio a ser observado. Sendo assim, a luz vermelha é o estímulo efetivo e a luz verde o estímulo não-efetivo. Desde que o campo visual seja estimulado com um estímulo efetivo ou um estímulo não efetivo, as respostas obtidas das células em ambos os trajetos devem ter claramente o comportamento neuronal de acomodação. Nas Figuras IV.6a a IV.6d, que representam o percurso do estímulo efetivo de V1 a V4, podemos observar este comportamento. A Figura IV.6e apresenta a resposta neuronal da área Infero-temporal. Deve-se ressaltar que em todas as respostas o trecho inicial transiente foi desprezado, sendo mostrados os resultados apenas entre os tempos de 500 e 1000 milissegundos.

A competição existente entre os trajetos da luz verde e vermelha na área V4 altera a resposta celular, e mais adiante na área que representa IT esta resposta neuronal será unificada obtendo uma única saída (ver Figura IV.5). Observamos que a resposta neuronal de IT é a mesma para qualquer posição da luz verde ou vermelha no campo

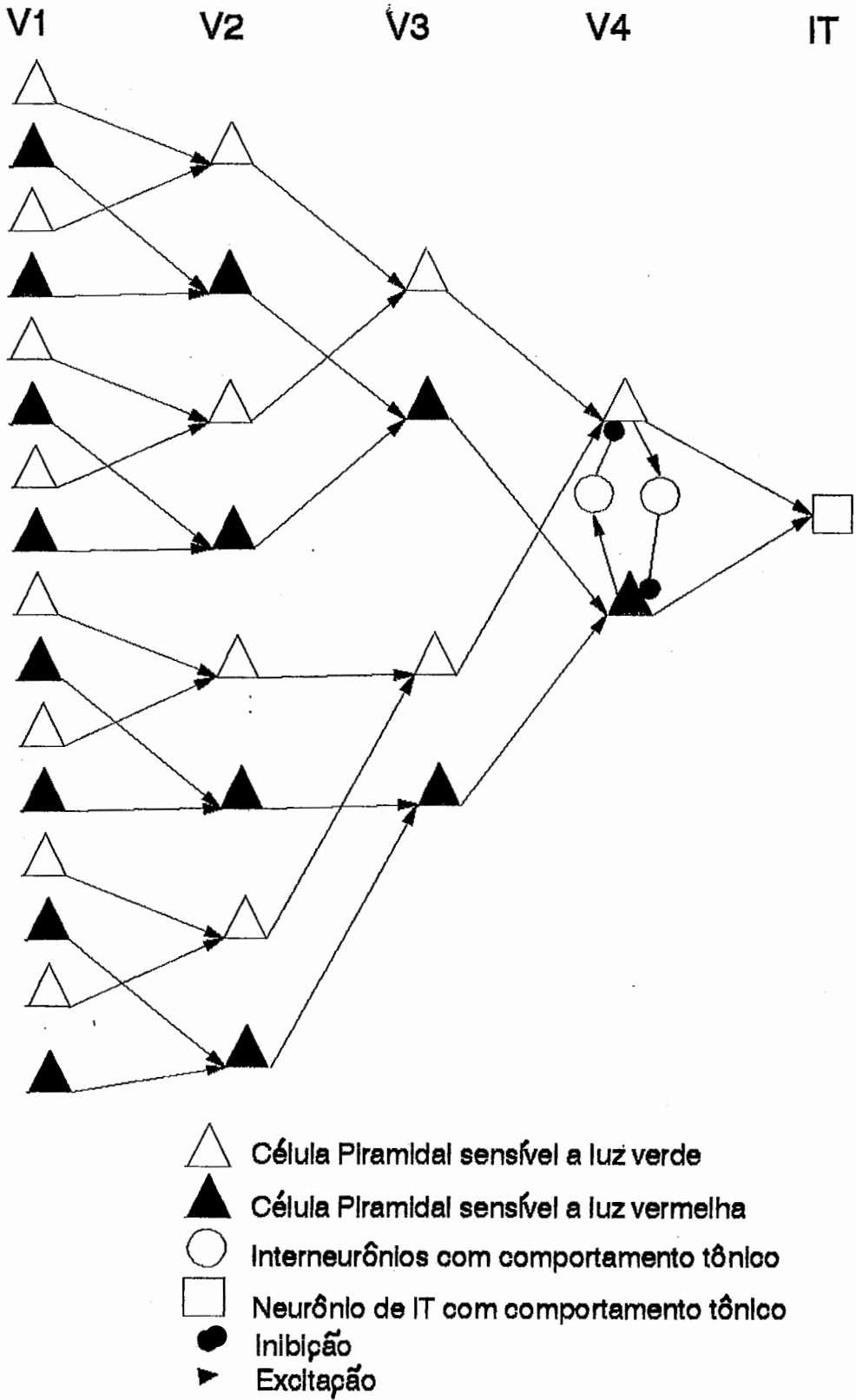


Figura IV.5 - Tipos de células e trajetos na Rede Neuronal.

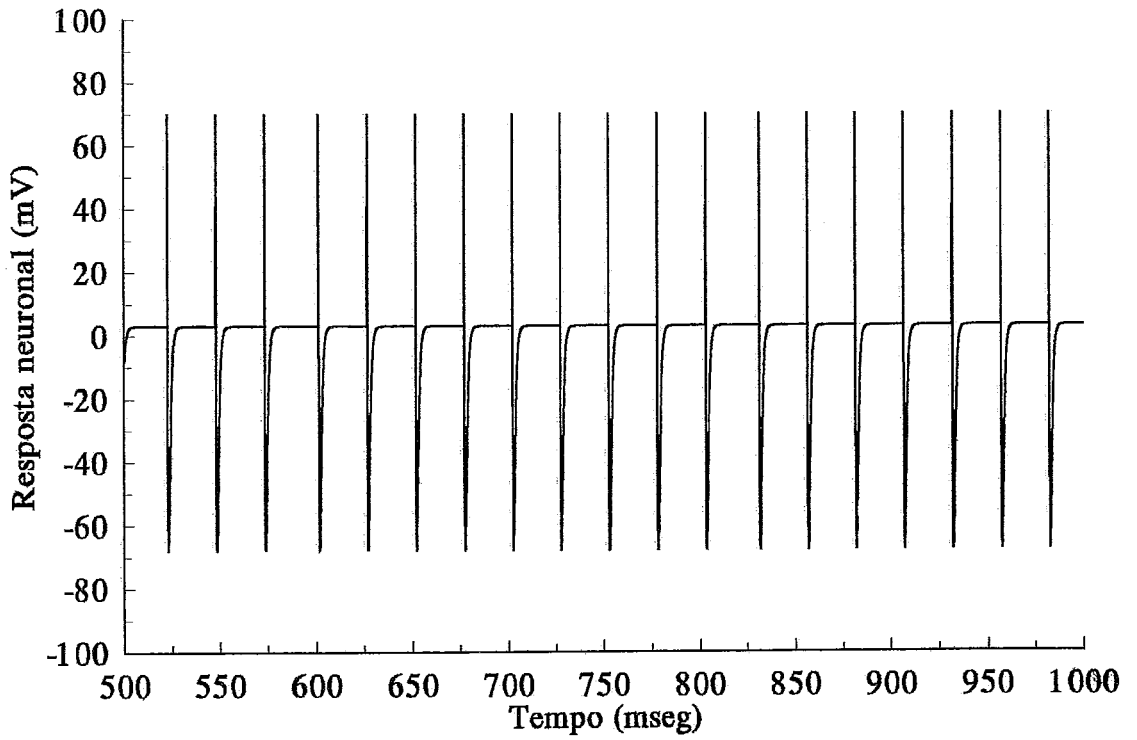


Figura IV.6a - Resposta de um neurônio da área V1 ao estímulo efetivo vermelho.

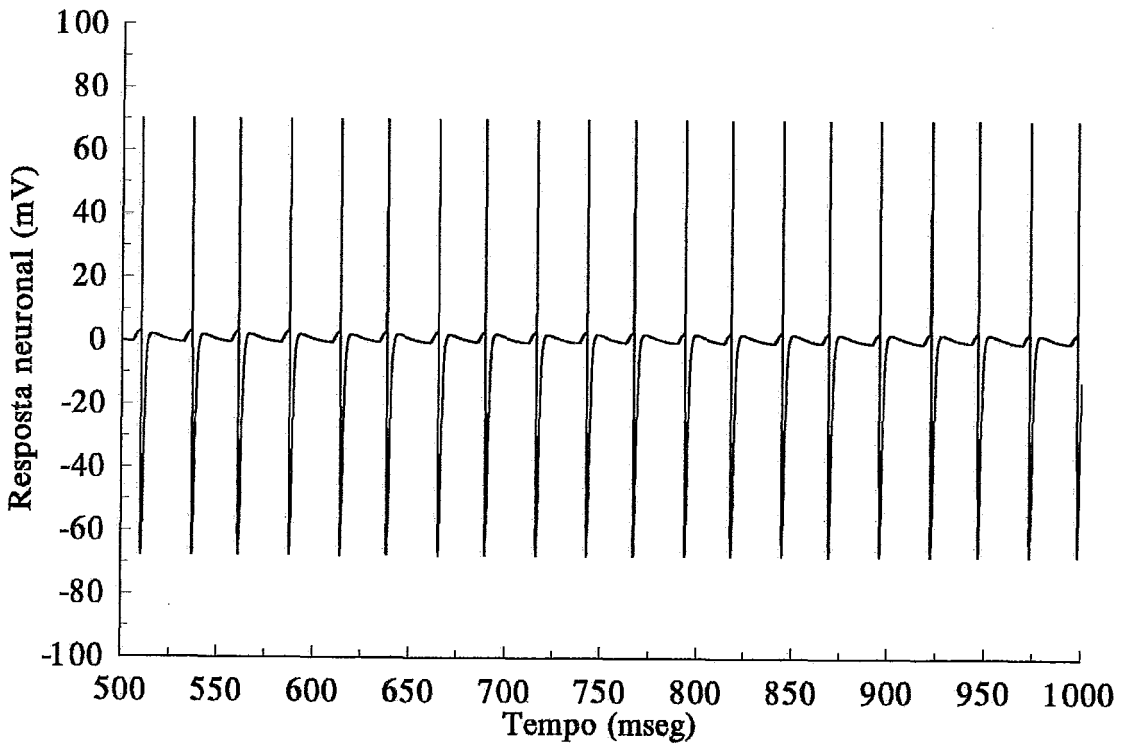


Figura IV.6b - Resposta de um neurônio da área V2 ao estímulo efetivo vermelho.

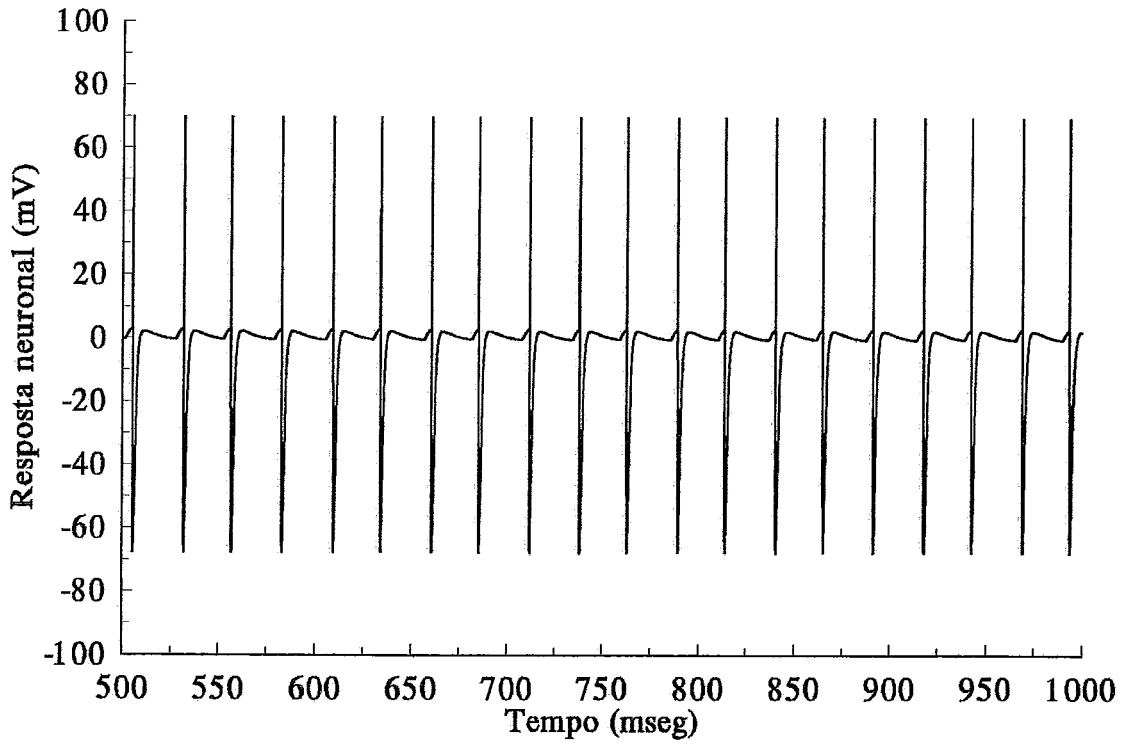


Figura IV.6c - Resposta de um neurônio da área V3 ao estímulo efetivo vermelho.

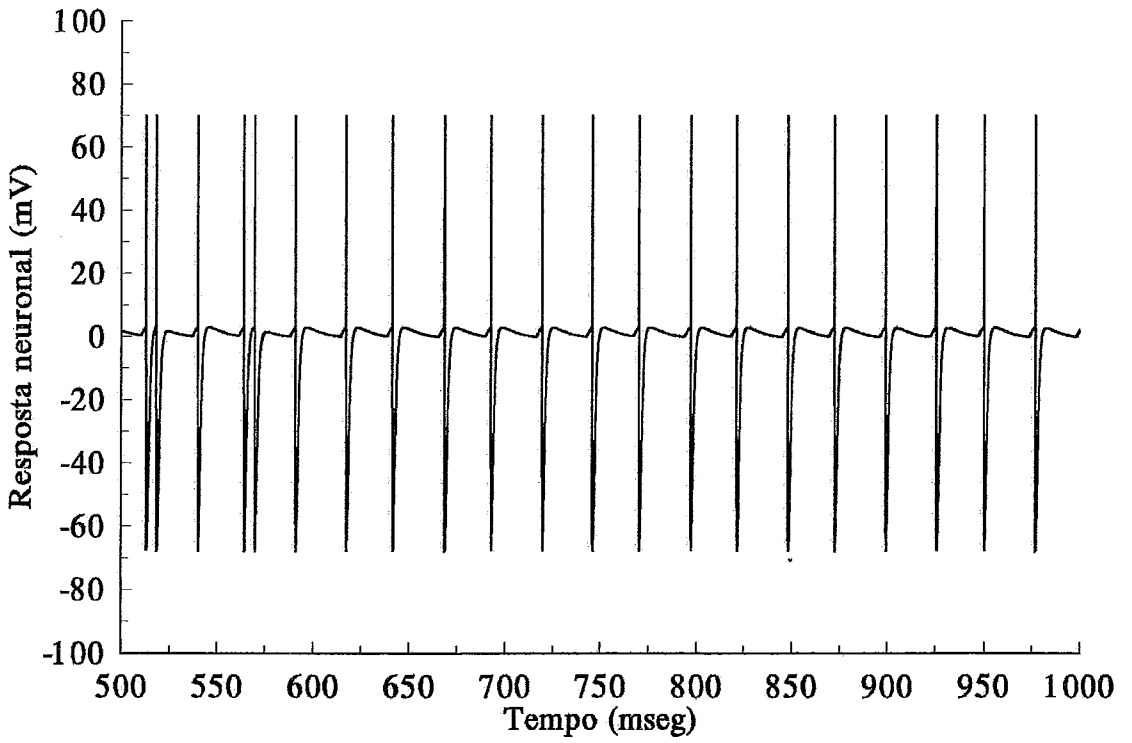


Figura IV.6d - Resposta de um neurônio da área V4 ao estímulo efetivo vermelho.

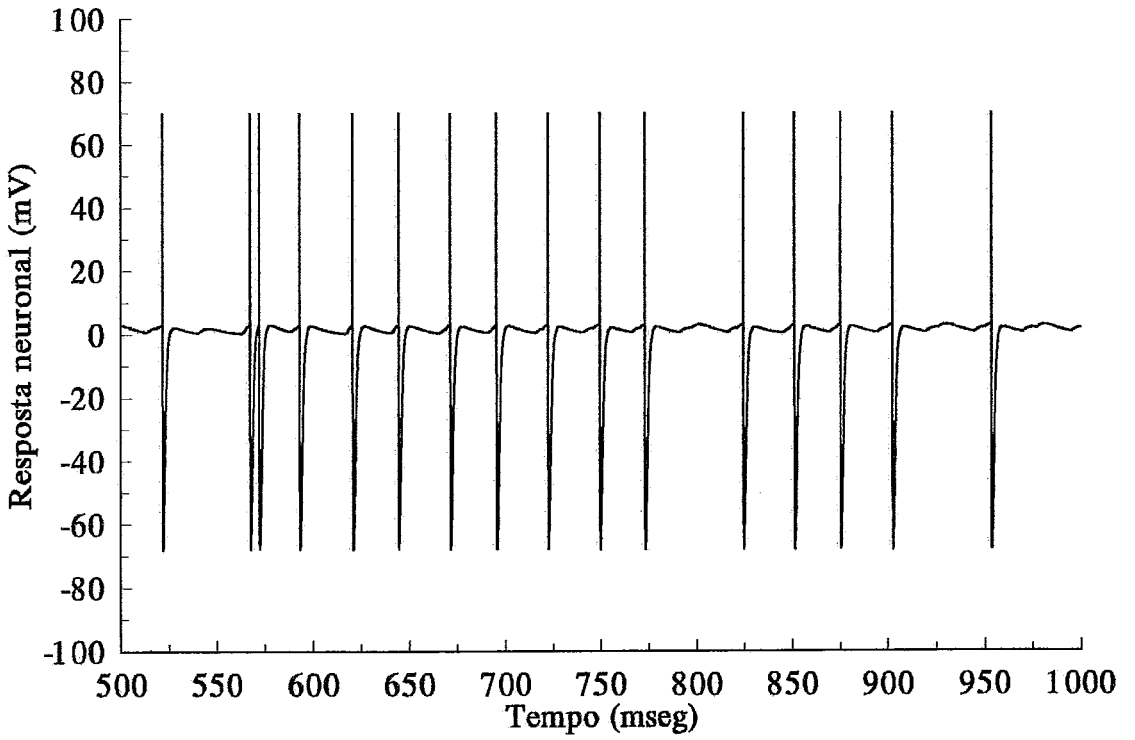


Figura IV.6e - Resposta de um neurônio da área IT ao estímulo efetivo vermelho.

visual, visto que o campo receptivo deste neurônio é igual a todo o campo visual. Este sinal único e integrado pode representar a conjunção (binding) das duas características. Como é descrito em [2], o neurônio da área V4 do caminho vermelho tem uma resposta forte desde que um estímulo efetivo esteja presente no seu campo receptivo.

Em outra simulação, foi feita a redução do parâmetro g_{cb} das células responsáveis pelo processamento da luz verde na área V2. Como podemos ver na Figura IV.7a, a resposta neuronal em V1 permanece com comportamento acomodado e nas Figuras IV.7b a IV.7d, que representam o percurso do estímulo de V2 a V4, as células respondem com um comportamento em rajada que se propagou de V2 até V4. Na área V4, a inibição mútua entre o neurônio com comportamento em rajada do trajeto da luz verde e o neurônio acomodado do trajeto da luz vermelha força a redução da resposta regular ao estímulo da luz vermelha, apresentada anteriormente na Figura IV.6d, apesar de o estímulo efetivo estar presente no campo visual, como podemos ver nas Figuras IV.8a a IV.8d. O sinal propagado para IT (Figura IV.7e) é exclusivamente o do caminho verde, isto é, o estímulo não efetivo. A ligação normal dos dois estímulos é interrompida e o neurônio de IT parece limitar o campo receptivo em torno da luz verde, negligenciando assim a estimulação da luz vermelha no campo visual.

Em outras palavras, se associarmos a redução de g_{cb} das células de V2 com o fenômeno da atenção, alguns fatos experimentais podem ser melhor entendidos. Quando dois estímulos estão presentes no campo visual, o neurônio em V4 (célula grandmother) tem uma resposta que reflete as propriedades globais do estímulo. Neurônios dos trajetos da luz verde ou da luz vermelha apresentam spikes fortes e regulares, porque eles estão recebendo estimulações significativas. Entretanto, se a atenção for focalizada no estímulo da luz verde, que significa a redução de g_{cb} das células em V2, o comportamento neuronal muda do estado acomodado para o estado em rajada, propagando até V4 e levando a luz verde a ser vencedora dentro da competição estabelecida. Para esta situação os neurônios em V4 respondem muito fracamente ou quase nada para o estímulo da luz vermelha, apesar do estímulo vermelho permanecer presente no campo visual. Nesta aparente contradição, os neurônios do caminho vermelho em V4 parecem ignorar o estímulo efetivo e suspendem a transmissão da informação para IT, deixando livre a passagem da luz verde onde a atenção foi focalizada. O foco da atenção restringe a resposta aos outros estímulos (luz vermelha) e permite apenas a resposta ao estímulo atendido (luz verde).

A base da atenção seria então a redução do parâmetro g_{cb} - que precisa ser executado em algum nível mais baixo do córtex visual ou então o efeito de contração

do campo receptivo não seria observado. Não existem evidências experimentais sobre o lugar onde o mecanismo da atenção é processado e para o modelo elaborado esta localização é indiferente.

Finalmente, o comportamento em rajada que se propaga através das áreas visuais (Figuras IV.7b, c, d) quando a atenção é focalizada pode ser visto como uma atividade acoplada ou como oscilações dependentes do evento, como foi registrado por alguns autores [11, 12, 25]. Além disto, algumas experiências eletrofisiológicas comprovam [18] que, sob certas circunstâncias, um tipo de atividade sincronizada é iniciada nos neurônios corticais com comportamento em rajada.

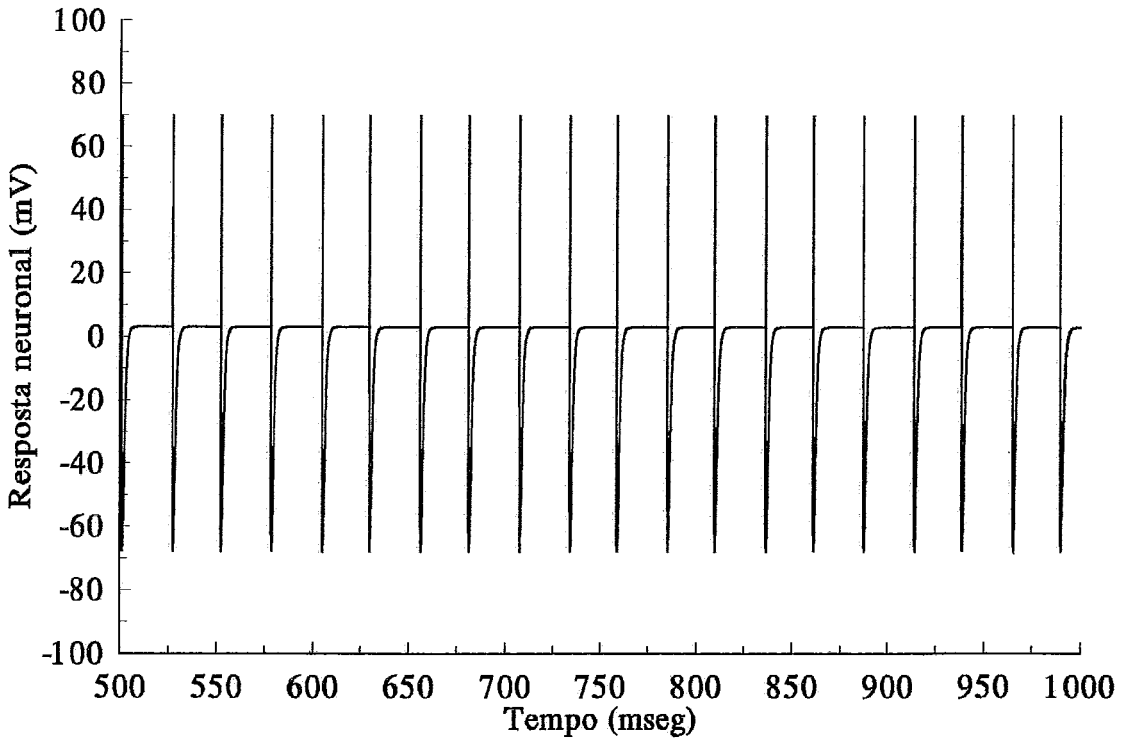


Figura IV.7a - Resposta dos neurônios da área V1 para o trajeto da luz verde depois da redução de g_{cb} .

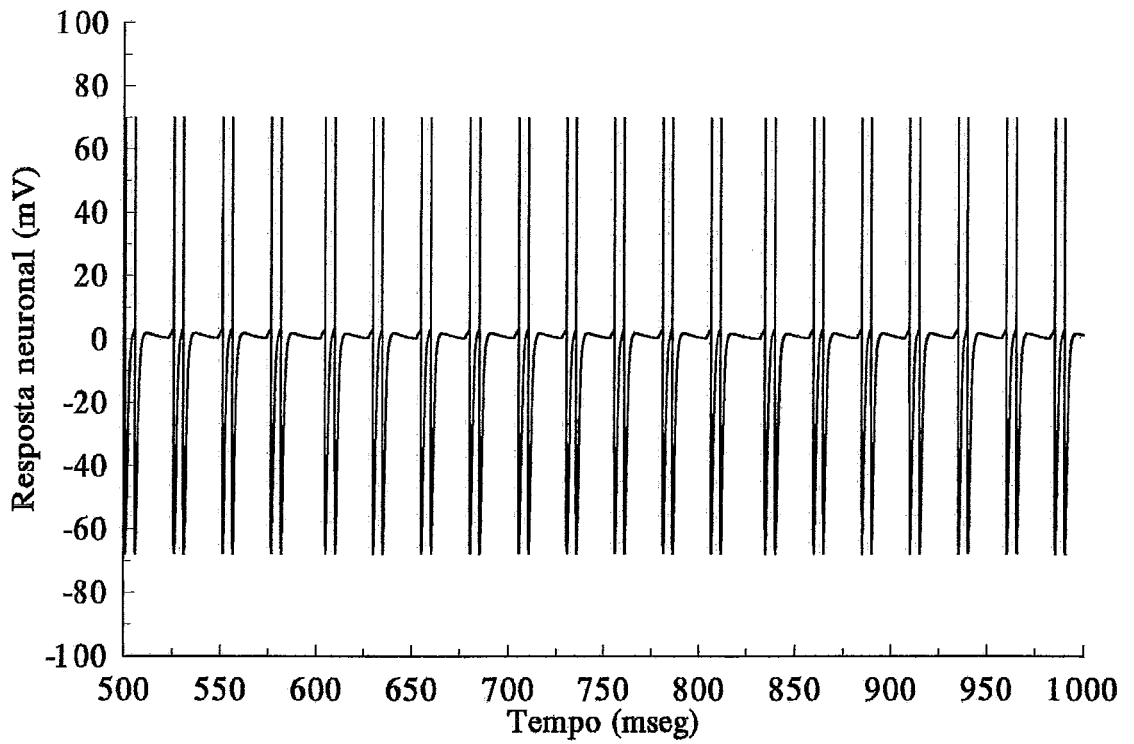


Figura IV.7b - Resposta dos neurônios da área V2 para o trajeto da luz verde depois da redução de g_{cb} .

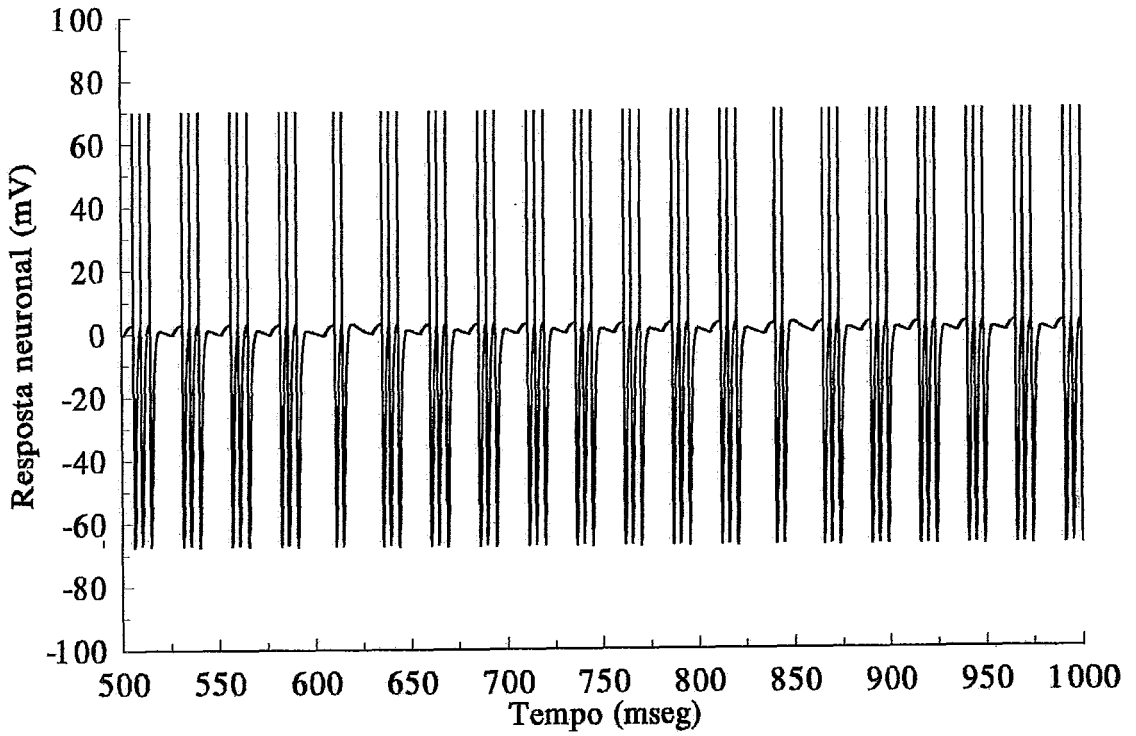


Figura IV.7c - Resposta dos neurônios da área V3 para o trajeto da luz verde depois da redução de g_{cb} .

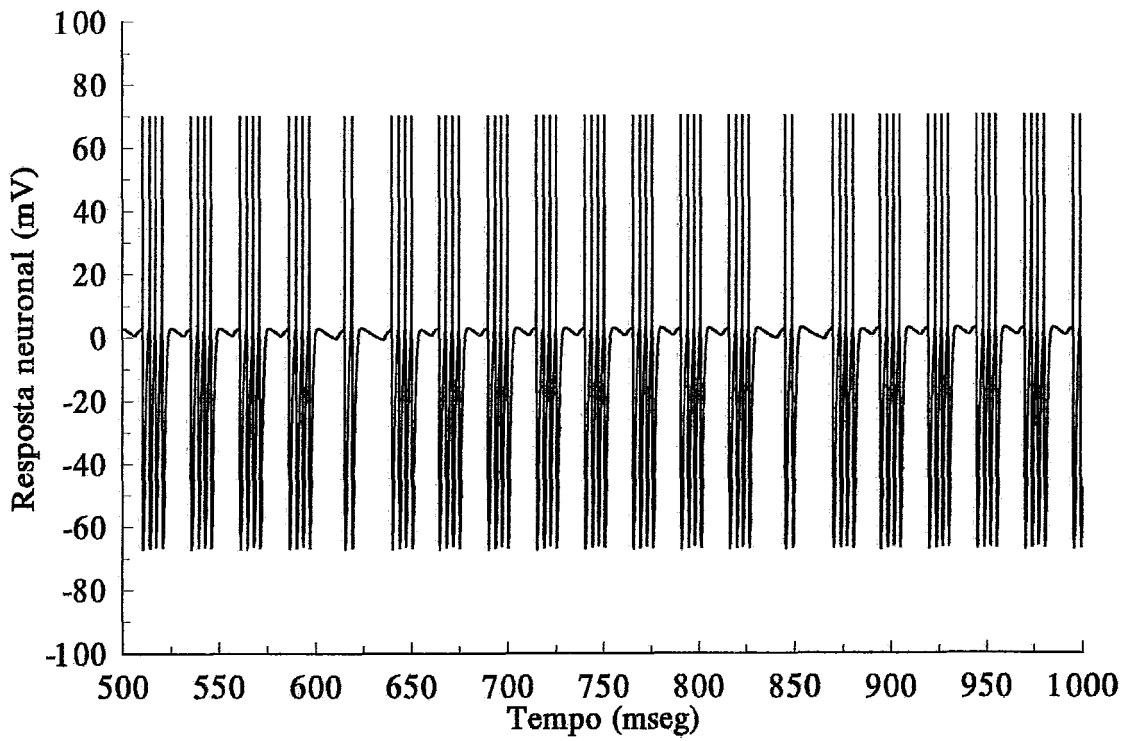


Figura IV.7d - Resposta do neurônio da área V4 para o trajeto da luz verde depois da redução de g_{cb} .

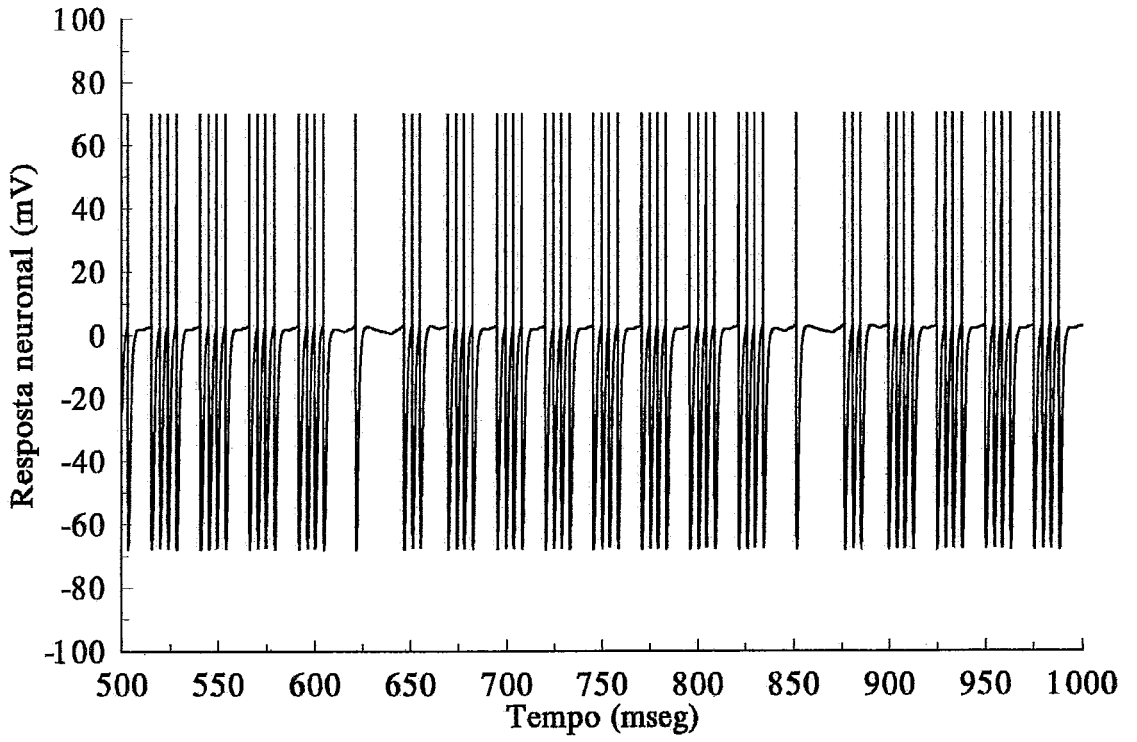


Figura IV.7e - Resposta do neurônio da área IT após a redução de g_{cb} .

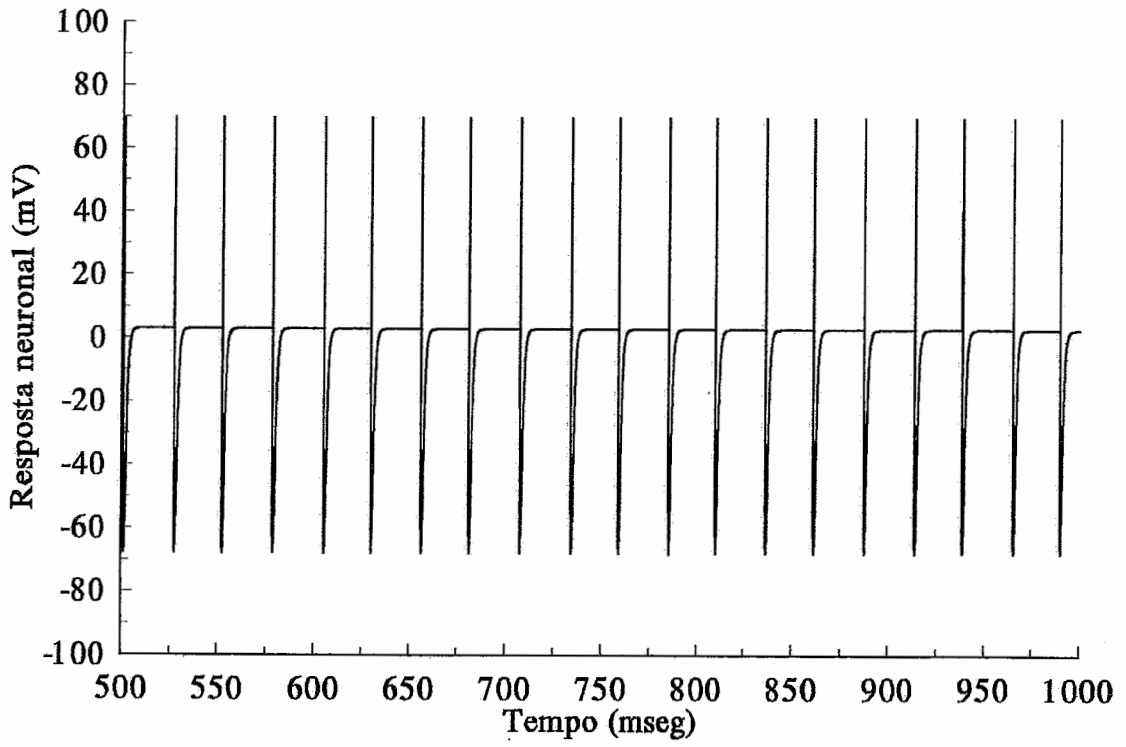


Figura IV.8a - Resposta dos neurônios da área V1 para o trajeto da luz vermelha depois da redução de g_{cb} .

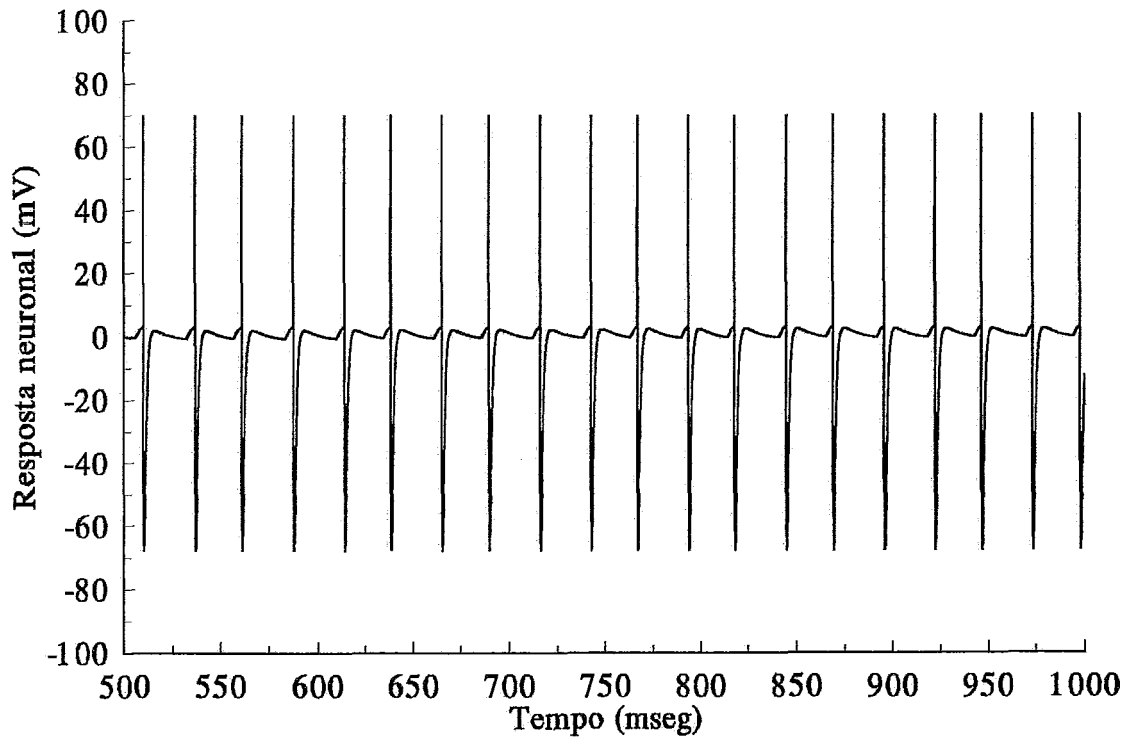


Figura IV.8b - Resposta dos neurônios da área V2 para o trajeto da luz vermelha após a redução de g_{cb} .

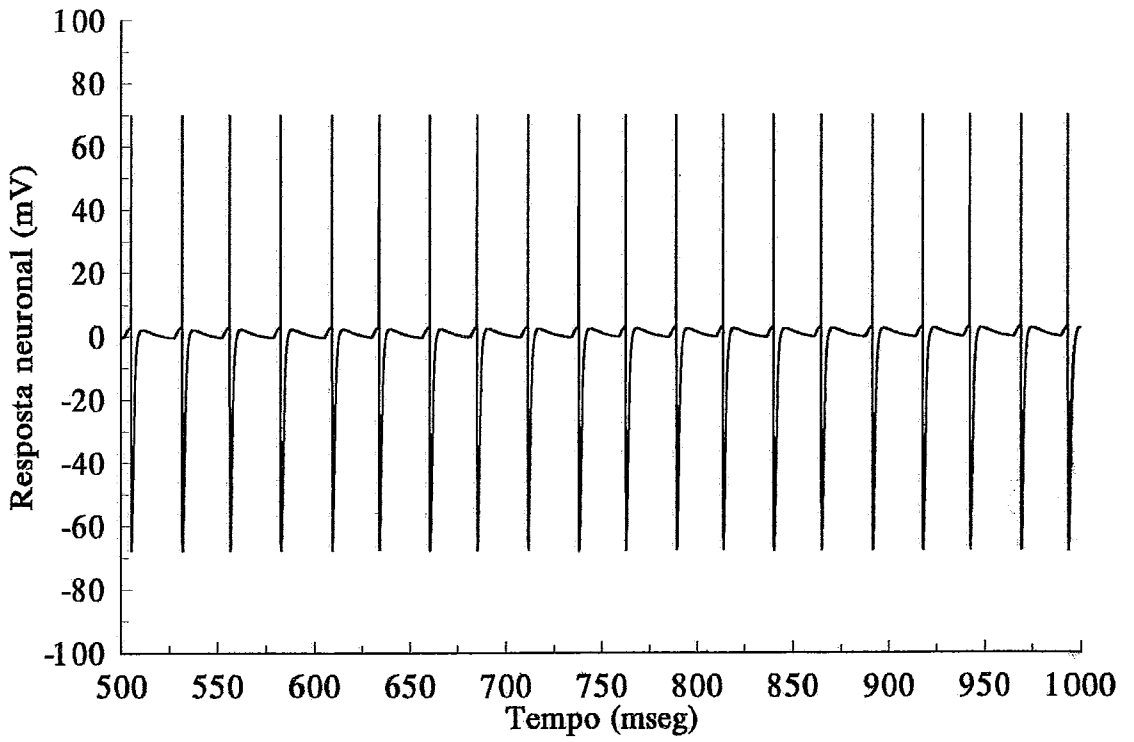


Figura IV.8c - Resposta dos neurônios da área V3 para o trajeto da luz vermelha após a redução de g_{cb} .

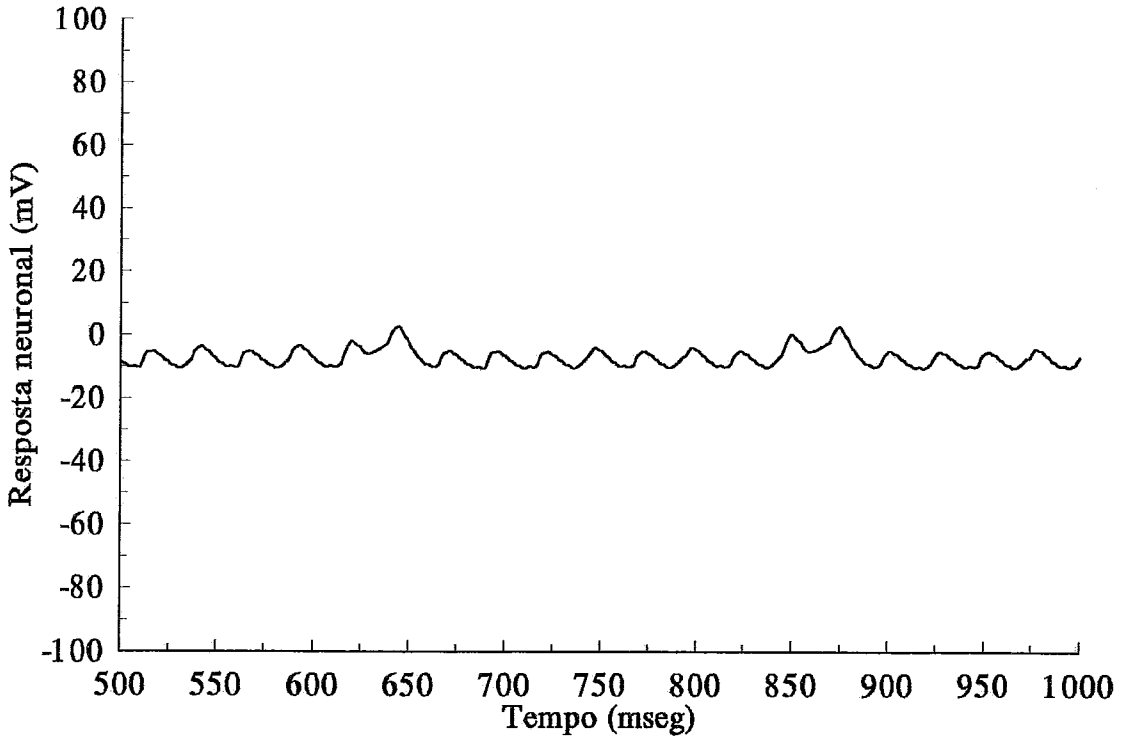


Figura IV.8d - Resposta do neurônio da área V4 para o trajeto da luz vermelha após a redução de g_{cb} .

CAPÍTULO V

Conclusões

A contribuição do modelo é a associação das principais idéias discutidas atualmente sobre a focalização da atenção e o problema de ligação, tarefas executadas pelo cérebro no processo de percepção. Um trajeto cortical conhecido, relacionado com estes fenômenos, foi escolhido e modelado de acordo com algumas hipóteses plausíveis e de acordo com evidências experimentais. A rede neuronal de células piramidais foi montada e os sinais propagados entre as áreas do córtex visual primário e infero-temporal foram analisados.

Foi suposto que as projeções do córtex visual primário para o infero-temporal são convergentes de acordo com dados neuroanatômicos e segundo a teoria da formação de macro-características. Como consequência, os neurônios da área infero-temporal podem representar as células *grandmother* capazes de reconhecer padrões visuais como uma única entidade. Com o suporte de dados experimentais, foi postulado que o caminho do córtex visual primário para o córtex infero-temporal é percorrido por estímulos específicos, ou a seletividade da atenção não seria possível.

Uma hipótese importante do modelo é a necessidade de inibição mútua em algum ponto do trajeto, e de acordo com dados registrados na literatura essa área provável é a área visual V4. Esta suposta inibição mútua tem um papel relevante na focalização da atenção, visto que resolve o problema de ambigüidade entre os estímulos focalizados pela atenção e os não focalizados.

O modelo simplificado de cinco correntes iônicas concentradas no corpo somático e a hipótese de uniformidade eletrofisiológica parecem ser suficientes para simular o comportamento dual das células piramidais. Quando todas as células piramidais apresentam um comportamento de acomodação, os estímulos presentes no campo visual são transmitidos para o córtex infero-temporal onde eles são integrados em um único padrão representando uma determinada entidade. Como células de um determinado trajeto e em um nível de hierarquia inferior, aqui tomada como sendo a área V2, mudam seu comportamento de acomodado para o comportamento em rajada devido à diminuição da intensidade da corrente transiente de potássio (I_C), o sinal que se propaga

para a área infero-temporal é alterado, levando diretamente à intensificação da competição em V4. O trajeto onde o sinal em rajada se propaga ganha a competição, inibindo o outro caminho que transporta o estímulo não focalizado. A atenção está associada à atividade explosiva dos neurônios em V2, os quais são capazes de ganhar na referida competição e certamente transmitir esses estímulos para o córtex infero-temporal. Como os neurônios de V2 têm um refinado campo receptivo, o efeito da focalização da atenção é produzido, realçando as características do trajeto em relação ao restante da cena.

Resumidamente, a atenção pode se dar através da interrupção de um processo normal do mecanismo de ligação causada pela mudança do comportamento de uma classe de células piramidais. O mecanismo fisiológico que produz estas mudanças está aberto para discussões, mas um bom começo pode ser o estudo das projeções de V2 vindas de outras áreas corticais ou motoras relacionadas com a atenção.

Finalmente, a propagação da atividade explosiva das células piramidais pode ser a alteração necessária para abrir o canal talâmico que é comumente associado com a focalização da atenção. Além disso, a propagação da atividade explosiva das células piramidais pode também representar a origem das oscilações em fase (sincronizadas) observadas nas regiões corticais.

Bibliografia

- [1] Stryker, M. P. (1989) - **Is Grandmother an Oscillation?**, Nature, Vol. 338, pp. 297-298.
- [2] Desimone, R. ; Wessinger, M.; Thomas, L., Schneider, W. (1990) - **Attentional Control of Visual Perception: Cortical and Subcortical Mechanisms**, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Vol. LV, pp. 963-971.
- [3] Van Essen, D. C.; Felleman, D. J.; DeYoe, E. A.; Olavarria, J. ; Knierim, J. (1990) - **Modular and Hierarchical Organization of Extrastriate Visual Cortex in Macaque Monkey**, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Vol. LV, pp. 679-696.
- [4] Gross, C. G.; Rocha Miranda, C. E.; Bender, D. B. (1972) - **Visual Properties of Neurons in Inferotemporal Cortex of the Macaque**, Journal of Neurophysiology, No. 35, pp. 96-111.
- [5] Perrett, D. I.; Rolls, E. T.; Caan, W. (1982) - **Visual Neurones Responsive to Faces in Monkey Temporal Cortex**, Experimental Brain Research, No. 47, pp. 329-342.
- [6] Malsburg, C.; Schneider, W. (1986) - **A Neural Cocktail-party Processor**, Biological Cybernetics, Vol. 54, pp. 29-40.
- [7] Crick, F. (1984) - **Function of the Thalamic Reticular Complex: The Searchlight Hypotheses**, Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A., Vol. 81, pp. 4586-4590.
- [8] Carvalho, L. A. V. (1994) - **Modeling the Thalamocortical Loop**, International Journal of Bio-Medical Computing , em vias de publicação.

- [9] Damasio, A. (1989) - **The Brain Binds Entities and Events by Multiregional Activation from Convergence Zones**, Neural Computation, No. 1, pp. 123-132.
- [10] Gray, C. M. ; König, P.; Engel, A. K. ; Singer, W. (1989) - **Oscillatory Responses in Cat Visual Cortex Exhibit Inter-columnar Synchronization which Reflects Global Stimulus Properties**, Nature, Vol. 338, pp. 334-337.
- [11] Crick, F.; Koch, C. (1990) - **Some Reflections on Visual Awareness**, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Vol. LV, pp. 953-962.
- [12] Douglas, Rodney J.; Martin, Kevan A. A. (1990) - **The Synaptic Organization of The Brain**, Ed. Shepherd, G. M., Oxford University Press, pp. 389-420.
- [13] Powell, T. P. S. (1981) - **Certain Aspects of the Intrinsic Organization of the Cerebral Cortex**, New York, Raven Press, pp. 1-19.
- [14] Ham, Arthur W. (1963) - **Histologia**, Editora Guanabara Koogan S.A., 2.a edição brasileira traduzida da 4.a edição americana, pp. 93-96.
- [15] Schmidt, R. F. (1979), **Neurofisiologia**, Editora Pedagógica e Universitária Ltda E.P.U. e Editora Springer Ltda, São Paulo, 4.a edição brasileira traduzida da 4.a edição alemã, pp. 23-119.
- [16] Berman, N. J.; Bush, P. C.; Douglas, R. J. (1989) - **Adaptation and Bursting in Neocortical Neurons May be Controlled by a Single Fast Potassium Conductance**, Quarterly Journal of Experimental Physiology, No. 74, pp. 223-226.
- [17] Schwindt, P. C.; Spain, W. J.; Foehring, R. C.; Statsfrom, C. E. ; Chubb, M. C.; Crill, W. E. (1988) - **Multiple Potassium Conductances and Their Functions in Neurons From Cat Sensorimotor Cortex In Vitro**, Journal of Neurophysiology, No. 59, pp. 424-449.
- [18] McCormick, D. A.; Connors, B. W.; Lighthall, J. W.; Prince, D.A. (1985) - **Comparative Electrophysiology of Pyramidal and Sparsely Spiny Stellate Neurons of the Neocortex**, Journal of Neurophysiology, No. 59, pp. 782-806.

- [19] Connors, B. W.; Gutnick, M. J.; Prince, D. A. (1982) - **Electrophysiological Properties of Neocortical Neurons in Vitro**, *Journal of Neurophysiology*, No. 48, pp. 1302-1320.
- [20] Gray, C. M.; Singer, W. (1989) - **Stimulus-specific Neuronal Oscillations in Orientation Columns of Cat Visual Cortex**, *Proceedings of National Academy of Science of the U.S.A.*, Vol. 86, pp. 1698-1702.
- [21] Bruce, C.; Desimone, R.; Gross, C. G. (1981) - **Visual Properties of Neurons in a Polysensory Area in Superior Temporal Sulcus of the Macaque**, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 46, No. 2, pp. 369-384.
- [22] Wise, S. P.; Desimone, R. (1988) - **Behavioral Neurophysiology: Insights into Seeing and Grasping**, *Science*, Vol. 242, pp. 736-740.
- [23] Boussaoud, D.; Ungerleider, L. G.; Desimone, R. (1990) - **Pathways for Motion Analysis: Cortical Connections of the Medial Superior Temporal and Fundus of the Superior Temporal Visual Areas in the Macaque**, *Journal of Comparative Neurology*, No. 296, pp. 462-495.
- [24] Moran, J.; Desimone, R. (1985) - **Selective Attention Gates Visual Processing in the Extrastriate Cortex**, *Science*, Vol. 229, pp. 782-784.
- [25] Singer, W.; Gray, C.; Engel, A.; Konig, P.; Artola, A.; Brocher, S. (1990) - **Formation of Cortical Cell Assemblies**, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, Vol. LV, pp. 939-952.
- [26] Gilbert, C. D.; Hirsch, J. A.; Wiesel, T. N. (1990) - **Lateral Interactions in Visual Cortex**, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, Vol. LV, pp. 663-677.
- [27] Mac Gregor, R. J. (1987) - **Neural and Brain Modeling**, Academic Press Inc., pp. 209-316.

GLOSSÁRIO**Nomenclatura e Parâmetros utilizados**

[Ca]	Concentração intracelular de cálcio	(mM)
C	Capacitância da membrana somática	(1 μ F.cm ⁻²)
E _K	Potencial de reversão para o íon K ⁺	(-80mV)
E _l	Potencial de reversão para a corrente I _l	(0mV)
E _{syn}	Potencial de reversão para a corrente I _{syn}	(40 mV)
f	Função limiar para a corrente I _{ahp}	
g _c	Condutância para a corrente I _c	(m.mhos.cm ⁻²)
g _{cb}	Constante de proporcionalidade para o aumento de g _c (3)	
g _K	Condutância para a corrente I _K	(m.mhos.cm ⁻²)
g _{ahp}	Condutância da corrente I _{ahp}	(m.mhos.cm ⁻²)
g _l	Condutância para corrente I _l	(1m.mhos.cm ⁻²)
g _{syn}	Condutância da corrente I _{syn}	(m.mhos.cm ⁻²)
g _{synb}	Condutância maximal da corrente I _{syn}	(m.mhos.cm ⁻²)
I _{ahp}	Corrente lenta de potássio	(μ A.cm ⁻²)
I _c	Corrente transiente de potássio	(μ A.cm ⁻²)
I _K	Corrente retificadora de potássio	(μ A.cm ⁻²)
I _l	Corrente de vazamento	(μ A.cm ⁻²)
I _{Na}	Corrente de sódio	(μ A.cm ⁻²)
I _{syn}	Corrente de indução sináptica	(μ A.cm ⁻²)
N	Número de spikes pré-sinápticos antes do tempo t	
r	Resposta neuronal	(mV)
s	Função limiar para corrente I _{Na}	
t	Tempo	(ms)
t _i	Tempo quando o i-ésimo spike pré-sináptico ocorre	(ms)

t_p	Tempo de pico para a função alfa	(30ms)
V	Potencial de membrana	(mV)
V_{max}	Valor de pico para o potencial de ação	(70mV)
β_{Ca}	Taxa de concentração de cálcio	(100)
β_K	Taxa de aumento para g_K	(5000)
β_{ahp}	Taxa de aumento para g_{ahp}	(500)
τ_{Ca}	Tempo de relaxação para bomba de cálcio	(500ms)
τ_K	Tempo de g_K	(0.3ms)
τ_{ahp}	Tempo de g_{ahp}	(2ms)
θ	Limiar para abertura do canal de sódio	(3mV)
θ_{Ca}	Limiar para abertura do canal de cálcio	(0.01nmol)