

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA**

Maurício Girardi Schappo

**TRANSIÇÕES DE FASE EM MODELOS DO CÉREBRO:
UMA ABORDAGEM COMPUTACIONAL**

Florianópolis

2016

Maurício Girardi Schappo

**TRANSIÇÕES DE FASE EM MODELOS DO CÉREBRO:
UMA ABORDAGEM COMPUTACIONAL**

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Física para a obtenção do Grau de Doutor em Física.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo H. R. Tragtenberg

Florianópolis

2016

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Girardi Schappo, Mauricio

Transições de fase em modelos do cérebro : Uma abordagem computacional / Mauricio Girardi Schappo ; orientador, Marcelo Henrique Romano Tragtenberg - Florianópolis, SC, 2016.

228 p.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Físicas e Matemáticas. Programa de Pós-Graduação em Física.

Inclui referências

1. Física. 2. Transições de Fase. 3. Criticalidade auto organizada. 4. Cérebro. 5. Córtex Visual. I. Henrique Romano Tragtenberg, Marcelo. II. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Física. III. Título.

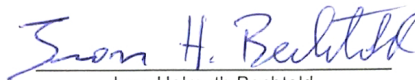
TRANSIÇÕES DE FASE EM MODELOS DO CÉREBRO: UMA ABORDAGEM COMPUTACIONAL

Maurício Girardi Schappo

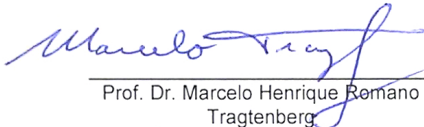
Esta Tese foi julgada adequada para a obtenção do título de **DOUTOR EM FÍSICA**, na área de concentração **Física da Matéria Condensada** e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Física.



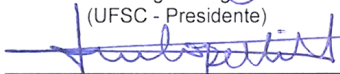
Prof. Dr. Marcelo Henrique Romano Tragtenberg
(UFSC - orientador)



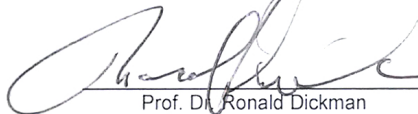
Ivan Helmuth Bechtold
(FSC/UFSC - Coordenador do Programa)



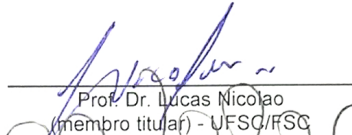
Prof. Dr. Marcelo Henrique Romano
Tragtenberg
(UFSC - Presidente)



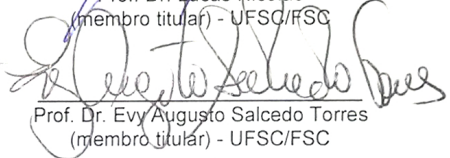
Prof. Dr. Mauro Copelli Lopes da Silva
(membro externo) - FSC/UFPE



Prof. Dr. Ronald Dickman
(membro externo) - FSC/UFMG



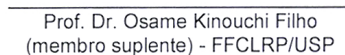
Prof. Dr. Lucas Nicolao
(membro titular) - UFSC/FSC



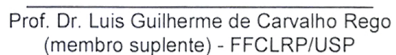
Prof. Dr. Evy Augusto Salcedo Torres
(membro titular) - UFSC/FSC



Profª. Drª. Marjha Hirota Magalhães
(membro titular) - FSC/UFSC



Prof. Dr. Osame Kinouchi Filho
(membro suplente) - FFCLRP/USP



Prof. Dr. Luis Guilherme de Carvalho Rego
(membro suplente) - FFCLRP/USP

A todos que contribuem para o avanço da ciência e esforçam-se para que o pensamento científico prevaleça.

AGRADECIMENTOS

- Ao prof. Marcelo H. R. Tragtenberg, ótimo orientador, pela paciência, pelas ideias e conversas e pelo companheirismo.

- A todos os membros da banca pela paciência e dedicação em ler este trabalho.

- Ao professor Leonel Teixeira Pinto da Engenharia Química e de Alimentos da UFSC e a Janaína Andreazza por cederem o código do modelo do córtex visual que estendemos e estudamos num dos capítulos deste trabalho.

- Aos estudantes de graduação e pós-graduação da sala da Mecânica Estatística da UFSC.

- A todos que, de alguma maneira, contribuem para a ciência e para a propagação do pensamento científico.

Sou grato a todos que me fizeram ver que o trabalho não engrandece o homem, e que a vida é mais do que ter uma profissão, uma casa, um carro e uma família.

Look again at that dot. That's here. That's home. That's us. On it everyone you love, everyone you know, everyone you ever heard of, every human being who ever was, lived out their lives. The aggregate of our joy and suffering, thousands of confident religions, ideologies, and economic doctrines, every hunter and forager, every hero and coward, every creator and destroyer of civilization, every king and peasant, every young couple in love, every mother and father, hopeful child, inventor and explorer, every teacher of morals, every corrupt politician, every "superstar", every "supreme leader", every saint and sinner in the history of our species lived there – on a mote of dust suspended in a sunbeam.

Carl Sagan

RESUMO

O ponto crítico termodinâmico é caracterizado por grandezas livres de escala e correlações de longo-alcance. Na última década, a hipótese de que o cérebro – um sistema fora do equilíbrio – é um sistema que se auto-organiza num estado análogo ao estado crítico termodinâmico tem sido amplamente discutida através de modelos e resultados experimentais. No entanto, os modelos utilizados para a verificação de resultados experimentais carecem de várias características de sistemas biológicos, como a estrutura da rede e a estrutura dos neurônios. Além disso, o ponto crítico nos modelos do cérebro é muitas vezes caracterizado de maneira displicente, levando em conta apenas a forma de lei de potência na distribuição de avalanches (eventos ou ondas) que se propagam no cérebro. Na primeira parte deste trabalho, estudaremos um modelo inspirado no córtex visual primário de mamíferos e caracterizaremos uma transição de fases inativa-ativa de segunda ordem que apresenta uma fase de Griffiths. Neste modelo, as avalanches emergem espontaneamente devido à competição entre excitação-dissipação nos dendritos e ao corpo extenso dos neurônios. Mostraremos que apesar da correlação de longo-alcance, do ruído aproximadamente $1/f$, do parâmetro de ordem contínuo e da susceptibilidade divergente, as avalanches não têm uma forma de lei de potência usualmente esperada para sistemas típicos criticamente auto-organizados. Na segunda parte, propomos um novo modelo de neurônio baseado em mapa. Caracterizaremos diversas das suas bifurcações e mostraremos que ele, até o momento, é o melhor compromisso entre tratabilidade analítica, eficiência computacional e riqueza de comportamentos dinâmicos com um espaço de parâmetros reduzido. Utilizaremos esse modelo como base de uma rede de neurônios para discutir como alguns parâmetros dinâmicos (como o tempo característico dos potenciais sinápticos, a estrutura da rede e o ruído sináptico) alteram a ordem da transição de fases e também seus expoentes críticos. Assim como no modelo do córtex visual, alguns regimes de parâmetros dessa rede de neurônios baseados em mapa apresentam transição de fase contínua (com susceptibilidade divergente), mas não reproduzem as avalanches distribuídas em lei de potência. Nossos resultados apontam para uma reformulação da abordagem do estado crítico do cérebro, já que o estado crítico em sistemas fora do equilíbrio nem sempre está conectado a avalanches distribuídas como leis de potência.

Palavras-chave: Transições de Fase. Criticalidade auto-organizada. Avalanches. Córtex Visual. Cérebro.

ABSTRACT

The thermodynamical critical point is characterized by scale-free quantities and long-range correlations. In the last decade, the hypothesis that the brain – an out of equilibrium system – is a self-organizing system that reaches a thermodynamical-critical-like state has been widely discussed through modeling and experimental results. However, the models used for replicating experimental data lack many biological features, such as the network and the neurons structure. In addition, the critical point in brain models is often ill-defined, taking into consideration only the power-law shape of the distribution of avalanches (events or waves) that spread throughout the brain. In the first part of this work, we are going to study a model for the primary visual cortex of mammals in order to characterize an inactive-active second order phase transition which also displays a Griffiths phase. In such model, the avalanches spontaneously emerge due to excitation-dissipation competition happening inside the dendrites and to the extended body of neurons. We are going to show that in spite of the long-range correlations, approximately $1/f$ noise, continuous order parameter and diverging susceptibility, the avalanches are not in the usual power-law shape expected for typical self-organized critical systems. In the second part, we propose a new map-based neuron model. We are going to characterize many of its bifurcations and show that it is the best trade-off between analytical tractability, computational efficiency and dynamical behavior diversity with a reduced parameter space. We connect these neurons into networks in order to discuss how dynamical parameters (such as the synaptic characteristic times, the network structure and the synaptic noise) alter the phase transition order and also its critical exponents. Similarly to the visual cortex model, some parameter regimes of this map-based network present a continuous phase transition (with diverging susceptibility), but fail to reproduce power-law avalanches. Our results point to a revision of the approach to the critical state in the brain, because out of equilibrium systems' critical point is not generally connected to power-law distributed avalanches.

Keywords: Phase transitions. Self-organized criticality. Avalanches. Visual cortex. Brain.

LISTA DE FIGURAS

| | | |
|-----------|---|-----|
| Figura 1 | Esboço do parâmetro de ordem como função de um parâmetro intensivo para transições de fase descontínuas e contínuas ... | 36 |
| Figura 2 | Comparação de uma lei de potência pura com uma lei de potência com corte exponencial | 53 |
| Figura 3 | Esquema geral das estruturas presentes num neurônio. . . | 68 |
| Figura 4 | Circuito proposto por Hodgkin e Huxley para descrever uma pequena área da membrana de um neurônio..... | 69 |
| Figura 5 | Potencial de ação e excitabilidade..... | 72 |
| Figura 6 | Comportamentos típicos de neurônios autônomos | 73 |
| Figura 7 | Esquema das sinapses elétrica e química | 74 |
| Figura 8 | Efeito de uma sinapse química na vizinhança de um neurônio | 78 |
| Figura 9 | Minirregiões do córtex cérebral humano e a rede do conectoma..... | 80 |
| Figura 10 | Rede quadrada com condição de contorno periódica e livre | 82 |
| Figura 11 | Rede de Barabási-Albert (livre de escala) | 83 |
| Figura 12 | Processo de ramificação e perfil temporal das avalanches do modelo do V1. | 92 |
| Figura 13 | Perfil espacial das avalanches do modelo do V1..... | 93 |
| Figura 14 | Parâmetro de ordem, susceptibilidade e cumulante de Binder do modelo do V1..... | 96 |
| Figura 15 | Distribuições de avalanches do modelo do V1..... | 98 |
| Figura 16 | Autocorrelação, espectro de potência, expoente da DFA e tempo de processamento do modelo do V1. | 101 |
| Figura 17 | Tempo característico de autocorrelação do modelo do V1 | 102 |
| Figura 18 | Variância do tempo de processamento da rede do V1.... | 104 |
| Figura 19 | Diagramas de bifurcação do modelo KT logístico..... | 115 |
| Figura 20 | Diagramas de bifurcação do modelo KTz logístico. | 117 |
| Figura 21 | Diagramas de bifurcação do intervalo entre disparos (ISI) do modelo KTz logístico. | 120 |
| Figura 22 | Bifurcações de ciclos-limite do modelo KTz logístico.... | 121 |
| Figura 23 | Diagramas de fase do modelo KT logístico..... | 124 |

| | | |
|-----------|--|-----|
| Figura 24 | Diagrama de fases do modelo KTz logístico..... | 126 |
| Figura 25 | Comportamentos dinâmicos do modelo KT(z) logístico. . | 129 |
| Figura 26 | Alguns comportamentos excitáveis do modelo KTz logístico..... | 130 |
| Figura 27 | Atrator estranho do modelo KT logístico..... | 133 |
| Figura 28 | Expoente de Lyapunov do modelo KT logístico..... | 135 |
| Figura 29 | Expoente de Lyapunov do modelo KTz logístico..... | 135 |
| Figura 30 | Eficiência computacional de modelos neuronais..... | 136 |
| Figura 31 | Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede quadrada | 149 |
| Figura 32 | Cumulante de Binder e ponto crítico das redes de KTz logístico..... | 151 |
| Figura 33 | Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches do modelo KTz logístico em rede quadrada para sinapses rápidas e ruído livre..... | 154 |
| Figura 34 | FSS da distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches do modelo KTz logístico em rede quadrada para sinapses rápidas e ruído proporcional..... | 155 |
| Figura 35 | Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches do modelo KTz logístico em rede de Barabási-Albert..... | 156 |
| Figura 36 | Elementos do modelo do V1 | 191 |
| Figura 37 | Colapso das distribuições cumulativas de tamanhos de avalanches no modelo do V1..... | 196 |
| Figura 38 | Relação de escala de Sethna para avalanches do modelo do V1..... | 197 |
| Figura 39 | Maior avalanche fracional no modelo do V1..... | 198 |
| Figura 40 | Susceptibilidade tradicional do modelo do V1..... | 199 |
| Figura 41 | Distribuições do intervalo entre disparos (ISI)..... | 204 |
| Figura 42 | Diagrama de fases do modelo KT hiperbólico para $H = I(t) = 0$ | 209 |
| Figura 43 | Diagramas de fases do modelo KT hiperbólico com $H \neq 0$ ($I(t) = 0$) para diferentes K | 210 |
| Figura 44 | Diagrama de fases do modelo KTz..... | 212 |
| Figura 45 | Dados crus e filtrados do parâmetro de ordem e da susceptibilidade da rede de KTz logístico..... | 217 |
| Figura 46 | Parâmetro de ordem, susceptibilidade e cumulante de Binder do modelo KTz logístico em rede quadrada para sinapses rápidas | |

| | |
|---|-----|
| e ruído livre | 218 |
| Figura 47 Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído proporcional e estímulo aleatório .. | 219 |
| Figura 48 Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído proporcional e estímulo inteligente. | 220 |
| Figura 49 Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído livre e estímulo aleatório | 221 |
| Figura 50 Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído livre e estímulo inteligente..... | 222 |
| Figura 51 Cumulante de Binder e sua derivada para rede BA com ruído livre..... | 223 |
| Figura 52 Cumulante de Binder e sua derivada para rede BA com ruído livre..... | 224 |
| Figura 53 Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches do modelo KTz logístico em rede quadrada para sinapses rápidas..... | 225 |
| Figura 54 Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches do modelo KTz logístico em rede quadrada..... | 226 |
| Figura 55 Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches do modelo KTz logístico em rede de Barabási-Albert..... | 227 |
| Figura 56 Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches do modelo KTz logístico em rede de Barabási-Albert com sinapses lentas | 228 |

LISTA DE TABELAS

| | | |
|----------|---|-----|
| Tabela 1 | Expoentes críticos do modelo do V1..... | 106 |
| Tabela 2 | Eficiência computacional de alguns modelos padrão para neurônio..... | 137 |
| Tabela 3 | Expoentes das transições de fases das redes de KTz logístico..... | 152 |
| Tabela 4 | Ligações do V1 por neurônio pré-sináptico..... | 192 |
| Tabela 5 | Ligações do V1 por neurônio pós-sináptico..... | 193 |
| Tabela 6 | Expoentes das distribuições de avalanches do modelo do V1..... | 197 |
| Tabela 7 | Parâmetros para reproduzir todos os comportamentos do KTz logístico..... | 206 |
| Tabela 8 | Corrente externa aplicada aos neurônios KTz, complementando a Tabela 7..... | 207 |

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

| | | |
|------|---|----|
| SOC | Criticalidade Auto-Organizada (do inglês <i>Self-Organized Criticality</i>) | 32 |
| FSS | Escala de tamanho finito. Do inglês, <i>Finite-Size Scaling</i> . . | 42 |
| DFA | Análise de Flutuações Destendenciada. Do inglês, <i>Detrended Fluctuation Analysis</i> | 51 |
| PDF | Função densidade de probabilidade, ou distribuição (do inglês <i>Probability Density Function</i>). | 52 |
| CDF | Função distribuição de probabilidade cumulativa (do inglês <i>Cumulative Distribution Function</i>). | 52 |
| fMRI | Imageamento por Ressonância Magnética Funcional. Do inglês, <i>functional Magnetic Resonance Imaging</i> | 58 |
| MEG | Magnetoencefalografia. | 58 |
| LFP | Técnica de medida de potenciais elétricos fisiológicos. Do inglês, <i>Local Field Potentials</i> | 58 |
| STDP | Plasticidade dependente do tempo de disparo (do inglês <i>Spike-Timing Dependent Plasticity</i>). | 58 |
| HH | Modelo de neurônio proposto por Hodgkin e Huxley (1952). . | 68 |
| EDO | Equação Diferencial Ordinária. | 69 |
| KT | Modelo de neurônio formal proposto por Kinouchi e Tragtenberg (1996). | 71 |
| KTz | Modelo de neurônio formal proposto por Kuva <i>et al.</i> (2001), baseado na proposta de Kinouchi e Tragtenberg (1996). | 71 |
| ts | <i>Time step</i> ou passo de tempo da simulação de um neurônio ou de uma rede | 71 |
| PSC | Corrente pós-sináptica (do inglês <i>Post-Synaptic Current</i>) . | 75 |
| PSP | Potencial pós-sináptico. Do inglês, <i>Post-Synaptic Potential</i> | 75 |
| WS | Modelo de rede proposto por Watts e Strogatz (1998) . . . | 81 |
| BA | Modelo de rede proposto por Barabási e Albert (1999). . . | 81 |
| CC | Condição de contorno de uma rede | 81 |
| V1 | Área visual primária. | 85 |
| V2 | Área secundária do córtex visual | 85 |

| | | |
|------|--|-----|
| EPSP | Potencial pós-sináptico excitatório. Do inglês, <i>Excitatory Postsynaptic Potential</i> | 85 |
| SIR | Modelos da classe susceptível-infectado-recuperado. | 89 |
| KT | Modelo de neurônio proposto por Kinouchi & Tragtenberg (1996). | 112 |
| FP | Ponto fixo de um sistema de mapas ou equações diferenciais ordinárias. | 112 |
| EAD | Pós-despolarização adiantada. Do inglês, <i>Early Afterdepolarization</i> | 112 |
| LC | Ciclos limite de um sistema dinâmico. | 115 |
| BS | Comportamento de <i>bursting</i> de um neurônio. | 118 |
| FS | Comportamento de disparos rápidos de um neurônio. | 118 |
| CS | Comportamento de disparos cardíacos de um neurônio. | 118 |
| ISI | Intervalo entre disparos. Do inglês, <i>interspike interval</i> | 119 |
| ACS | Disparos cardíacos aperiódicos do modelo KTz. | 119 |
| SO | Região de oscilações sublimiáres do modelo KTz logístico. | 122 |
| MCP | Ponto multi-crítico. | 125 |
| SB | Região de <i>bursts</i> lentos do modelo KTz logístico. | 127 |
| FLOP | Operações de ponto flutuante. Do inglês, <i>Floating-point Operations</i> | 136 |
| CSM | Mapa de sinapse química (do inglês <i>Chemical Synapse Map</i>) | 143 |
| CE | Região do diagrama de fases onde o modelo apresenta coexistência entre fases de ponto fixo e oscilações. | 209 |

LISTA DE SÍMBOLOS

| | | |
|-----------------------|---|----|
| ξ | Comprimento de correlação do sistema..... | 36 |
| ν | Expoente crítico do comprimento de correlação | 36 |
| ρ | Parâmetro de ordem normalizado | 37 |
| β | Expoente crítico do parâmetro de ordem | 37 |
| χ | Susceptibilidade isotérmica a campo nulo | 37 |
| γ | Expoente crítico da susceptibilidade | 37 |
| H | Campo magnético externo num sistema termodinâmico de Ising | 37 |
| δ | Expoente crítico da isoterma na temperatura crítica | 37 |
| t | Temperatura reduzida | 37 |
| c_H | Calor específico a campo, H , nulo | 37 |
| α_c | Expoente crítico do calor específico | 37 |
| \vec{r} | Distância radial entre dois elementos de um sistema | 37 |
| $C(r)$ | Função de correlação de pares, ou correlação espacial | 37 |
| d | Dimensionalidade do sistema | 37 |
| η | Expoente crítico da função de correlação de pares | 37 |
| N | Quantidade total de elementos em um sistema qualquer | 41 |
| L | Comprimento característico de um sistema finito | 41 |
| $\mathcal{G}_X(x)$ | Função de escala da grandeza X | 43 |
| $\langle x^n \rangle$ | Momento de ordem n da variável estocástica x | 44 |
| U_n | Cumulantes do parâmetro de ordem | 44 |
| R_n | Razão entre momentos do parâmetro de ordem, independente do tamanho do sistema | 45 |
| U_4 | Cumulante de Binder de quarta ordem | 45 |
| $S(f)$ | Espectro de potência de um sinal temporal | 48 |
| $C(t)$ | Função de autocorrelação de um sinal temporal | 49 |
| b | Expoente do espectro de potência | 50 |
| θ | Expoente da função de autocorrelação | 50 |
| τ_c | Tempo característico da função de autocorrelação | 50 |
| D | Expoente do maior evento do sistema | 50 |
| $F(\Delta t)$ | Diferença quadrática média (flutuação) entre o sinal desten- | |

| | | |
|------------------|---|----|
| | denciado e sua tendência local – técnica de DFA..... | 52 |
| g | Expoente da DFA de um sinal temporal..... | 52 |
| s | Tamanho de uma avalanche..... | 52 |
| T | Duração de uma avalanche..... | 52 |
| $\{s_n\}$ | Conjunto de tamanhos de avalanches para uma dada simulação..... | 52 |
| $\{T_n\}$ | Conjunto de duração de avalanches para uma dada simulação..... | 52 |
| $\mathcal{P}(s)$ | Distribuição de tamanhos de avalanches..... | 52 |
| $\mathcal{P}(T)$ | Distribuição de duração de avalanches..... | 52 |
| $\mathcal{F}(s)$ | Distribuição acumulada de tamanhos de avalanches..... | 52 |
| $\mathcal{F}(T)$ | Distribuição acumulada de duração de avalanches..... | 52 |
| α | Expoente da distribuição de tamanhos de avalanches..... | 52 |
| τ | Expoente da distribuição de duração de avalanches..... | 52 |
| L | Comprimento linear de uma camada do modelo do V1..... | 86 |
| N | Quantidade total de neurônios na rede do modelo do V1..... | 86 |
| N_c | Quantidade de neurônios numa coluna do modelo do V1..... | 86 |
| l | Comprimento linear do campo excitatório de um neurônio numa camada adjacente do modelo do V1..... | 86 |
| $d_m^{(i)}(t)$ | Sinal no compartimento dendrítico m no instante t do neurônio i | 86 |
| $a_k^{(i)}(t)$ | Sinal no compartimento axônico k no instante t do neurônio i | 86 |
| $v_i(t)$ | Sinal no soma do neurônio i no instante t | 86 |
| λ | Constante de atenuação espacial da membrana de um neurônio do modelo do V1..... | 87 |
| E | Potencial pós-sináptico excitatório do modelo do V1..... | 87 |
| v_T | Limiar de excitabilidade de um neurônio do modelo do V1..... | 87 |
| R | Período refratário de um neurônio do modelo do V1 em passos de tempo..... | 87 |
| $A(t)$ | Atividade da rede do modelo do V1 no instante t | 88 |
| T_p | Tempo de processamento do modelo do V1..... | 89 |
| ρ | Densidade de sítios ativados (parâmetro de ordem) na transição de fases..... | 89 |
| $s(n)$ | Tamanho da avalanche n do modelo do V1..... | 90 |
| $T(n)$ | Duração da avalanche n do modelo do V1..... | 90 |
| M | Maior avalanche do modelo do V1..... | 91 |
| m | Maior avalanche fracional do modelo do V1..... | 91 |

| | | |
|--------------------|--|-----|
| $x(t)$ | Potencial de membrana do neurônio KTz (logístico e tanh).. | 113 |
| $y(t)$ | Variável auxiliar do neurônio KTz (logístico e tanh)..... | 113 |
| $z(t)$ | Variável lenta do neurônio KTz (logístico e tanh)..... | 113 |
| K | Parâmetro do neurônio KTz (logístico e tanh)..... | 113 |
| T | Parâmetro do neurônio KTz (logístico e tanh)..... | 113 |
| δ | Parâmetro do neurônio KTz (logístico e tanh)..... | 113 |
| λ | Parâmetro do neurônio KTz (logístico e tanh)..... | 113 |
| x_R | Parâmetro do neurônio KTz (logístico e tanh)..... | 113 |
| Λ | Autovalores da matriz Jacobiana do modelo KTz logístico.. | 114 |
| λ_L | Expoentes de Lyapunov do modelo KTz logístico..... | 134 |
| $x_i(t)$ | Potencial de membrana do neurônio i no tempo t | 143 |
| $y_i(t)$ | Variável auxiliar do neurônio i no tempo t | 143 |
| $z_i(t)$ | Corrente lenta do neurônio i no tempo t | 143 |
| $I_i(t)$ | Corrente total sobre o neurônio i | 143 |
| $I_{ext}(t)$ | Corrente externa sobre o neurônio i | 143 |
| $Y_{ij}(t)$ | Corrente sináptica do neurônio j sobre o neurônio i | 143 |
| $G_{ij}(t)$ | Condutância da sinapse química..... | 143 |
| J | Intensidade do acoplamento da sinapse química numa rede homogênea (parâmetro de acoplamento)..... | 143 |
| $\epsilon_{ij}(t)$ | Ruído uniforme com amplitude R do acoplamento sináptico. | 143 |
| R | Amplitude do ruído do acoplamento sináptico..... | 144 |

SUMÁRIO

| | | |
|----------|--|----|
| 1 | Introdução | 29 |
| 2 | Fundamentação Teórica | 35 |
| 2.1 | Transições de Fase e Criticalidade | 35 |
| 2.1.1 | Parâmetro de ordem e suas flutuações | 38 |
| 2.1.2 | Sistemas finitos | 41 |
| 2.1.3 | Cumulantes do parâmetro de ordem | 44 |
| 2.2 | Criticalidade Auto-Organizada | 46 |
| 2.2.1 | Espectro de potência, autocorrelação e flutuações temporais | 48 |
| 2.2.2 | Distribuições de avalanches | 52 |
| 2.2.3 | Propriedades da Auto-Organização Crítica | 55 |
| 2.2.4 | Considerações sobre a existência de SOC na natureza | 57 |
| 2.2.4.1 | O caso do cérebro | 58 |
| 2.2.4.2 | Avalanches sem lei de potência? | 65 |
| 2.3 | Modelos de Neurônios e Sinapses | 67 |
| 2.3.1 | Neurônios | 67 |
| 2.3.2 | Sinapses | 73 |
| 2.3.2.1 | Sinapses elétricas | 75 |
| 2.3.2.2 | Sinapses químicas | 75 |
| 2.4 | Redes | 79 |
| 2.4.1 | Redes Regulares | 81 |
| 2.4.2 | Rede de Barabási-Albert | 82 |
| 3 | Fase de Griffiths e correlações em um modelo do Córtex Visual | 85 |
| 3.1 | Dinâmica do modelo | 86 |
| 3.2 | Observáveis | 88 |
| 3.3 | Perfil Espaço-Temporal das Avalanches | 91 |
| 3.4 | Aproximando o ponto de transição de fases | 94 |
| 3.5 | Parâmetro de ordem e susceptibilidade | 95 |

| | | |
|----------|--|------------|
| 3.6 | Distribuições de avalanche | 97 |
| 3.7 | Correlações e espectro de potência | 100 |
| 3.8 | Tempo de processamento | 103 |
| 3.9 | Efeitos de tamanho pequeno e classe de universalidade | 104 |
| 3.10 | Considerações finais sobre o modelo do V1 | 105 |
| 4 | Um modelo de neurônio eficiente com dinâmica rica | 111 |
| 4.1 | O modelo KTz logístico | 113 |
| 4.1.1 | Pontos fixos e bifurcações | 114 |
| 4.1.1.1 | Caso I | 114 |
| 4.1.1.2 | Caso II | 117 |
| 4.1.2 | Diagramas de fase | 123 |
| 4.1.2.1 | Caso I | 123 |
| 4.1.2.2 | Caso II | 125 |
| 4.2 | Comportamentos neuronais | 127 |
| 4.2.1 | Caso I | 128 |
| 4.2.2 | Caso II | 128 |
| 4.2.3 | Atratores caóticos | 134 |
| 4.3 | Eficiência computacional | 135 |
| 4.4 | Considerações finais sobre o KTz logístico | 138 |
| 5 | Transição de fase de uma rede de neurônios baseados em mapa | 141 |
| 5.1 | Descrição do modelo | 142 |
| 5.2 | Observáveis | 146 |
| 5.3 | Parâmetro de ordem, susceptibilidade e cumulante de Binder | 149 |
| 5.4 | Avalanches | 153 |
| 5.5 | Considerações finais sobre as transições de fases nas redes de neurônios KTz logístico | 157 |
| 6 | Considerações finais e Perspectivas | 161 |
| | REFERÊNCIAS | 165 |
| | APÊNDICE A – Estrutura e outros dados do modelo de Andreadza e Pinto (V1) | 191 |

| | |
|---|------------|
| APÊNDICE B - Métodos para análise de sistemas dinâmicos e KTz tanh | 203 |
| APÊNDICE C - Resultados de todos os casos da rede de neurônios KTz logístico | 217 |

1 INTRODUÇÃO

Para entender o cérebro em toda a sua complexidade, é preciso entender também a sua origem e função biológica. O que guia a evolução do cérebro são as necessidades básicas para a sobrevivência (i.e. alimentar-se e reproduzir-se). Os animais precisam desenvolver estratégias tanto na busca de alimentos, quanto na busca de um parceiro sexual. Boas estratégias selecionam aqueles que vão sobreviver e procriar, passando seus genes adiante. O cérebro deve ser um sistema capaz de interpretar e interagir com o ambiente que o cerca, sendo este extremamente heterogêneo. Portanto, deve ser um sistema nem muito rígido (i.e. ordenado), nem muito aleatório. A fronteira entre estados ordenados e desordenados, muitas vezes se dá através de uma *transição de fase crítica*.

A estratégia para conseguir alimentos consiste em procurá-los ou cultivá-los. Portanto, podemos organizar nossa análise com base em dois casos hipotéticos, extremos e opostos: caso (a) há alimentos em abundância no planeta, sempre com a mesma regularidade espacial e periodicidade temporal, sendo possível sempre identificar com precisão onde e quando será possível consegui-los ou encontrá-los; e caso (b) há alimentos esporadicamente no planeta, sem nenhum período definido e sem nenhuma regularidade espacial, ou seja, os alimentos aparecem e somem como um *processo de Markov*, e não é possível prever de maneira nenhuma quando esses eventos ocorrerão. Em ambas as situações, porém, nenhuma estratégia é necessária para conseguir alimentos: em (a), a regularidade é tamanha que, os alimentos numa dada região do planeta não acabam; em (b), a ausência completa de regularidade faz com que a busca por alimentos seja uma questão de sorte e, portanto, o problema se torna uma caminhada aleatória até achar algum alimento.

No entanto, sabemos que as condições climáticas e geológicas não permitem que nem (a), nem (b) ocorram. A disponibilidade de alimentos varia com o tempo e com a região do planeta, tendo fortes influências de diversos fatores como chuvas, geadas, a química do solo, a ação humana, etc. Portanto, a realidade é algo entre a total ordem e a total desordem, de modo que seja possível ter controle apenas sobre parte do processo de busca e cultivo de alimentos. E para que esse controle seja possível, é preciso ter, por exemplo, uma memória de onde e quando os alimentos estavam disponíveis, bem como das condições climáticas e geológicas ao longo do tempo, possibilitando o desenvolvimento de uma estratégia para a alimentação. A nossa memória é, assim, resultado de

um complexo jogo de *adivinhação*, já que apesar da periodicidade de alguns desses fatores (como o clima), há sempre incertezas nesses processos (a previsão do tempo nem sempre acerta se vai chover!). O cérebro deve ser, então, capaz de otimizar a quantidade de estados metaestáveis (a memória), podendo passear nesses estados para gerar o melhor repertório de comportamentos possível. Este raciocínio é devido a Chialvo [1]. É fato que esse estado crítico (entre ordem e desordem) otimiza a quantidade de estados metaestáveis em processos de ramificação [2] – e a atividade no cérebro pode ser pensada como um processo de ramificação já que cada neurônio propaga o sinal para seus vizinhos e assim por diante [3]. O estado crítico (entre ordem e desordem), inclusive, foi mostrado emergir naturalmente para as espécies que evoluem e melhor se adaptam a ambientes heterogêneos [4].

Na verdade, a ideia de uma mente crítica foi inicialmente discutida por Turing [5], através de uma analogia com um processo de ramificação (modelo que conhecidamente apresenta uma transição de fase crítica) [6]:

Podemos “injetar” uma ideia na máquina [inteligente], e ela responderá de alguma maneira e retornará a quiescência, como uma corda de piano atingida por um martelo. Podemos pensar também num aglomerado de átomos com massa menor que a crítica: uma ideia injetada corresponde a um neutron externo atingindo o aglomerado. Cada neutron causa uma perturbação que eventualmente se desfaz. Se, entretanto, o tamanho do aglomerado é suficientemente aumentado, a perturbação causada pelo neutron externo vai aumentar e aumentar até que todo o aglomerado seja destruído. Será que existe um fenômeno correspondente para mentes, e para máquinas [inteligentes]? Parece haver um para a mente humana. A maioria das mentes parece ser “subcrítica”, i.e., correspondendo nessa analogia a aglomerados de massa subcrítica. Uma ideia apresentada para essa mente vai, em média, dar origem a menos de uma ideia como resposta. Uma porção bem pequena [de mentes] são supercríticas. Uma ideia apresentada para tais mentes pode dar origem a uma “teoria” inteira consistindo de ideias secundárias, terciárias e até mais remotas. A mente dos animais parece ser definitivamente subcrítica. (*tradução livre*)

Turing [5] propõe que uma certa *ordem flexível* deve reger o comportamento de um cérebro inteligente:

Comportamento inteligente presumivelmente fica fora do comportamento completamente disciplinado envolvido na com-

putação [de programas por computadores], mas apenas levemente fora, tal que não se torne comportamento aleatório [...] É provavelmente sábio incluir algum elemento aleatório numa máquina que aprende. Um elemento aleatório é útil quando buscamos por soluções de problemas. Suponha por exemplo que queiramos achar um número entre 50 e 200 que seja igual ao quadrado da soma de seus dígitos, podemos começar em 51, depois tentar 52 e assim por diante até achar um número. De modo alternativo, podemos escolher números aleatórios até achar um que satisfaça o problema. (*tradução livre*)

O autor, considerado o pai da computação, discutiu de maneira heurística como a inteligência de uma máquina se distinguiria da inteligência de humanos. A conclusão é que para que o aprendizado de uma máquina seja ótimo (ou seja, para que a máquina seja inteligente), ela não deve ser regida por regras completamente deterministas e fixas (i.e. a máquina não deve ser um sistema ordenado). Ao invés disso, a máquina deve estar sujeita a flutuações que eventualmente podem guiá-la na direção de soluções melhores para os problemas propostos. Da mesma maneira que o cérebro humano, conjectura Turing. Uma maneira de visualizar essa afirmação é através do modelo de Hopfield [7] para memórias associativas. Hopfield propôs um modelo baseado no modelo de Ising, onde cada memória é um mínimo da função Hamiltoniana do sistema [8, 9]. Um sistema ordenado teria um dos seus estados muito estável (dado por um mínimo global profundo da Hamiltoniana). Dentro desse paradigma, podemos pensar que aprender é reajustar os parâmetros de interação entre neurônios (os J_{ij} em modelos tipo Ising) [10]. Esse processo é conhecido como *plasticidade sináptica* e, portanto, modifica a *paisagem* da função Hamiltoniana (acentuando alguns mínimos e/ou diminuindo outros). Uma máquina inteligente (ou nosso cérebro) deve passear por esses mínimos (as memórias) até encontrar as ferramentas necessárias para solucionar um problema qualquer. Para que a máquina não fique presa numa solução única e seja capaz de procurar soluções possivelmente melhores que as já encontradas, é preciso que haja um certo ruído no sistema capaz de propiciar a exploração do espaço de fases. Entretanto, se esse ruído for muito grande, o passeio pelos mínimos acaba se tornando um passeio aleatório. O sistema, para otimizar sua busca, deve portanto permanecer num equilíbrio delicado entre ordem (dada pela paisagem da Hamiltoniana que evolui no tempo lentamente conforme o indivíduo apreende novos conhecimentos) e desordem (dada por uma certa aleatoriedade intrínseca da dinâmica do sistema). De

fato, essas ideias guiam o desenvolvimento de algoritmos de inteligência artificial até hoje [9, 11].

Complexidade é, por assim dizer, um estado no meio de uma transição entre regimes de ordem e desordem. Um sistema complexo é um sistema que se encontra na borda do caos, pois é apenas parcialmente previsível. Pensando em termos de uma transição de fase em um sistema *longe do equilíbrio*¹, é preciso haver um mecanismo que mantenha o sistema preso em torno desse estado complexo. O processo de levar e prender um sistema em torno de um estado através de *forças internas* e da interação com o seu ambiente, é chamado de *auto-organização*.

Ainda não há uma teoria geral o suficiente que se aplique a todos os sistemas complexos, mas em 1987, Bak *et al.* propuseram a teoria da Criticalidade Auto-Organizada (do inglês, SOC), que identifica esse estado particular de sistemas complexos com um *estado crítico*, em analogia com as transições de segunda ordem termodinâmicas. Essa hipótese é mais do que uma analogia, pois muitos sistemas complexos apresentam características chave de sistemas termodinâmicos críticos: invariância de escala e correlações temporal e espacial de longo alcance. A SOC pretende descrever sistemas cuja atividade se dá em forma de *avalanches* [12, 14–16]. Avalanches são eventos rápidos e catastróficos em forma de rajadas. Estas, por sua vez, são entrecortadas por longos períodos sem atividade. Um exemplo desse tipo de comportamento aparece em pilhas de areia, sistema originalmente estudado por Bak *et al.* [13]. Nela, a areia é adicionada lentamente, formando um monte. Há deslizamentos de areia esporadicamente (avalanches) sempre que a inclinação do monte for maior que um dado limiar. A pilha se auto-organiza, portanto, com inclinação sempre em torno do limiar *crítico*. As avalanches na pilha de areia, nesse regime, têm seus tamanhos e durações distribuídos de acordo com uma *lei de potência*, além de apresentarem correlações de longo alcance. Essas características definiriam um *estado crítico*.

O estado crítico é responsável por diversas vantagens para o processamento do cérebro: o intervalo de sensibilidade das redes é otimizado [17], os processos de aprendizado e memória são otimizados [18, 19], o poder computacional do cérebro é melhorado [20] e a flexibilidade para o processamento de informação é melhorada [21]. Além disso, mostraremos no Capítulo 3 que o tempo de processamento do nosso modelo de córtex visual é localmente minimizado dentro do estado crítico e próximo à transição de fases. Todas essas características apontam para o estado

¹É preciso distinguir sistemas *fora do equilíbrio* de sistemas *longe do equilíbrio*: a palavra *fora* pode dar a ideia de que o sistema tende a retornar ao estado de equilíbrio termodinâmico, enquanto que a palavra *longe* remete a um sistema preso em algum estado estável, porém fora do equilíbrio termodinâmico [12].

crítico como de fato uma vantagem evolutiva para o cérebro.

A partir dos anos 90, propôs-se que a teoria de SOC explicasse a atividade cerebral [22–24]. Essa hipótese é bastante natural: já que o cérebro é um sistema que certamente se auto-organiza, restaria então detectar as características de sistemas SOC em experimentos com animais. Na última década apareceram as primeiras *avalanches neurais* em tecido cortical *in vitro* [3]. Junto com elas, apareceram diversos trabalhos teórico-computacionais que propõem diferentes mecanismos causadores dessa auto-organização com atividade *autossimilar* (ou com lei de potência). Entretanto, muitos modelos e experimentos se baseiam apenas na distribuição de avalanches do sistema para distinguir se ele é crítico ou não. Este é um critério que recentemente tem sido questionado [25–27]. No Capítulo 2 faremos uma breve revisão de como se caracteriza o estado crítico termodinâmico e discutiremos as medidas de SOC. Em seguida, faremos uma vasta revisão dos principais resultados que ligam o cérebro à SOC.

No Capítulo 3 mostraremos que o nosso modelo do sistema visual apresenta todas as características esperadas de sistema SOC, e reproduz vários resultados experimentais. Apesar de que as avalanches desse modelo não apresentam um perfil de lei de potência claro (porém, mostramos que as distribuições escalam com o tamanho do sistema, o que é esperado na criticalidade). No Capítulo 4, estudaremos a fundo um novo modelo de neurônio, capaz de apresentar diversos tipos de comportamentos excitáveis e autônomos com um conjunto reduzido de parâmetros, além de demonstrar uma boa performance computacional e ter todos os seus pontos fixos e auto-valores analíticos. O Capítulo 5 é dedicado a estudar transições de fases em redes desse novo modelo de neurônio, controlando parâmetros que modificam a dinâmica do sistema. Mostraremos que alguns parâmetros dinâmicos microscópicos são importantes para moldar a transição de fases e que mesmo que a transição seja aparentemente contínua (ou crítica), as avalanches podem estar distribuídas sem lei de potência. Esses últimos resultados são preliminares. Essa discrepância entre a continuidade do parâmetro de ordem e a forma das distribuições de avalanches pode indicar que ou a transição é de primeira ordem fraca, ou que leis de potência nem sempre estão ligadas à criticalidade.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Este capítulo é dedicado a discutir conceitos e definições que servirão de base para os três capítulos seguintes. A Seção 2.1 traz uma breve descrição dos conceitos necessários para descrever transições de fase, focando, principalmente, em transições de segunda ordem. A Seção 2.2 revisa a teoria de SOC e seus principais conceitos, bem como métodos para analisar e discutir a criticalidade na Neurociência. Na Seção 2.3, usamos o modelo de neurônio de Kinouchi & Tragtenberg estendido [28] e a discretização da corrente sináptica proposta por Kuva *et al.* [28] para descrever alguns fenômenos fundamentais para o estudo de redes neurais. Finalmente, a Seção 2.4 introduz a teoria de redes regulares e complexas – o substrato que liga os neurônios através de sinapses.

2.1 TRANSIÇÕES DE FASE E CRITICALIDADE

Uma *fase* é um estado macroscópico de um dado sistema. Para cada sistema, é possível definir uma *função fundamental* das suas variáveis macroscópicas – ou parâmetros de controle – que assume diferentes valores para cada uma de suas fases [29]. Ao modificar os parâmetros do sistema muito lentamente, essa função muda de valores continuamente e o sistema pode transitar entre diferentes fases. A *variação* dos pontos extremos dessa função em relação a cada um dos parâmetros do sistema é o que determina uma *transição de fases* [29]. Apesar de nem sempre ser possível determinar diretamente essa função fundamental que descreve o sistema, é sempre possível medir como algumas quantidades macroscópicas se modificam em função da variação de parâmetros de controle. Algumas dessas quantidades macroscópicas medidas são definidas como *derivadas* dessa função fundamental e servem para determinar as fases e caracterizar as transições de fase.

O exemplo mais intuitivo é a água, que apresenta pelo menos três fases (líquida, gasosa e sólida) e um estado *crítico* na transição líquido-vapor. Variamos a *temperatura*, T , e a *pressão*, P , e verificamos que a água transita entre suas diferentes fases através da medida da sua *densidade*, $\rho(T, P)$. Já que estamos variando T e P , convém representar a água através da sua energia livre de Gibbs, $\mathcal{G}(T, P, N)$, que é uma das possíveis representações para a função fundamental do sistema (N é a quantidade de partículas no sistema). A densidade é definida como uma derivada de *primeira ordem* da energia livre: $\rho \equiv N/V \equiv N[\partial\mathcal{G}/\partial P]^{-1}$ [29]. A densidade da água nas três fases usuais é sensivelmente diferente: vapor

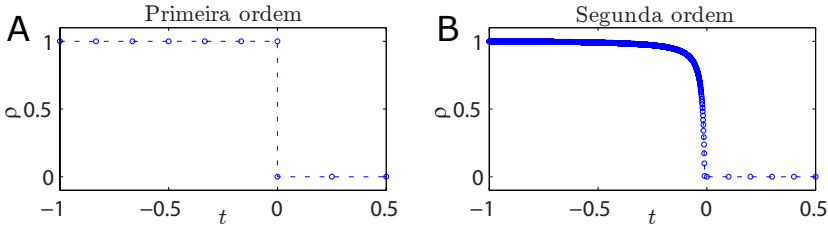


Figura 1. Esboço do parâmetro de ordem ρ como função de um parâmetro intensivo t para transições de fase descontínuas (A) e contínuas (B). A transição ocorre em $t = 0$. A linha tracejada serve apenas como guia para os olhos.

de água flutua sobre gelo e água líquida, enquanto que gelo flutua sobre água líquida. E mais: ao variar a temperatura ou a pressão, a densidade varia descontinuamente entre essas fases, sendo estas portanto *transições de fase de primeira ordem* (e.g. Fig. 1A). Quando a não-analiticidade se apresenta numa derivada de *segunda ordem* da função fundamental, o sistema apresenta um *estado crítico* e uma *transição de fase de segunda ordem* (e.g. Fig. 1B). No caso da água, as densidades das fases líquida e vapor variam continuamente com T e P e a diferença entre elas vai a zero sobre um ponto crítico, (T_c, P_c) , no final da linha da transição líquido-vapor. A susceptibilidade (ou compressibilidade, no caso da água) isotérmica, χ , é definida como proporcional à segunda derivada da energia livre de Gibbs. E sobre o ponto crítico, a descontinuidade aparece justamente na divergência de χ .

A diferença entre densidades de líquido e vapor da água é chamada de *parâmetro de ordem* da transição, pois ela é um observável que traz informação sobre a ordem subjacente do sistema. Transições em outros sistemas são descritas por outros parâmetros de ordem: a magnetização em materiais magnéticos, a polarização espontânea de um material ferroelétrico, a densidade de uma dada espécie em ligas binárias, etc [29]. A Fig. 1 mostra exemplos da variação do parâmetro de ordem em transições de primeira e de segunda ordem em função de um parâmetro de controle genérico t . As transições ocorrem em $t = 0$. Usaremos ρ para simbolizar o parâmetro de ordem de uma transição de fases.

Transições de segunda ordem são especiais porque próximo ao ponto de transição ($t \rightarrow 0$), o comprimento de correlação diverge de acordo com uma lei de potência:

$$\xi \sim |t|^{-\nu}. \quad (2.1)$$

Ou seja, quaisquer dois componentes do sistema se encontram correlacionados possibilitando a propagação de flutuações por todo o sistema.

A lei de potência divergente do comprimento de correlação faz com que as outras quantidades termodinâmicas do sistema também sejam livres de escala (i.e. se comportem como leis de potência) quando $t \rightarrow 0$. Cada uma dessas quantidades define um *expoente crítico* [30–32]:

- parâmetro de ordem (Fig. 1B):

$$\rho \sim |t|^\beta, \quad (2.2)$$

- susceptibilidade (ou compressibilidade) isotérmica a campo nulo:

$$\chi \sim |t|^{-\gamma}, \quad (2.3)$$

- isoterma crítica ($t = 0$):

$$H \sim |\rho|^\delta \text{sgn}(\rho), \quad (2.4)$$

- calor específico a campo nulo:

$$c_H \sim |t|^{-\alpha_c}, \quad (2.5)$$

- correlação de pares:

$$C(r) \sim \frac{\exp(-r/\xi)}{r^{d-2+\eta}}, \quad (2.6)$$

onde α_c , β , γ , δ , ν e η são os expoentes críticos, d é a dimensionalidade do sistema, $\text{sgn}(x)$ é a função sinal, r uma distância radial em relação a um elemento qualquer do sistema, H é um campo externo (por exemplo, um campo magnético ou um campo de pressões para ímãs ou fluidos, respectivamente) e t é um parâmetro de controle que tende a zero sobre o ponto crítico (e.g. a temperatura de um ímã ou a temperatura da água/de um fluido). É importante notar que o campo H é uma variável acoplada (ou *conjugada*) a ρ .

Os expoentes críticos obedecem a vínculos bem definidos, chamados de *relações de escala* [30, 32]. Essas relações são derivadas a partir da hipótese de que os potenciais termodinâmicos são funções homogêneas generalizadas. Esses vínculos tornam possível calcular todos os expoentes do sistema a partir de apenas três deles [30, 32]. Conjuntos distintos de valores para os expoentes definem distintas *classes de universalidade* [31]. Sistemas diferentes, num primeiro olhar, podem pertencer à mesma classe de universalidade. Geralmente, as classes de

universalidade de sistemas em equilíbrio são definidas pela dimensionalidade do sistema, pela dimensionalidade do parâmetro de ordem, pela simetria do parâmetro de ordem e pelo alcance das interações. Sistemas de uma mesma classe são, portanto, equivalentes do ponto de vista macroscópico. Por exemplo, supondo que o cérebro apresente uma transição de fase de segunda ordem, podemos determinar sua classe de universalidade. Assim, poderíamos estudar sistemas mais simples, pertencentes à mesma classe de universalidade do cérebro, com a certeza de que os resultados obtidos nesses sistemas se estendem para o cérebro.

A teoria descrita até aqui foi desenvolvida para tratar de sistemas termodinâmicos em equilíbrio [29, 30]. Contudo, as mesmas noções podem ser generalizadas para transições de fase longe do equilíbrio [33–35], como é o caso do cérebro. Nas próximas seções, veremos que o cérebro é um sistema dinâmico, sendo os neurônios dotados de membranas com propriedades extremamente não-lineares e conectados por ligações com dinâmica própria. Todo esse sistema ainda está sujeito a diversos tipos de ruído: desde flutuações quânticas nos íons intra e intercelulares, até perda de moléculas neurotransmissoras durante as sinapses e desordem estrutural, caracterizada por redes complexas.

2.1.1 Parâmetro de ordem e suas flutuações

O parâmetro de ordem e a sua susceptibilidade associada são, respectivamente, derivadas de primeira e de segunda ordem da energia livre do sistema, conforme vimos no exemplo da água. Nesta seção, derivaremos uma maneira de calcular o parâmetro de ordem e a susceptibilidade a partir de dados simulacionais. Utilizaremos como base o modelo de Ising, mas o raciocínio pode ser aplicado a diversos sistemas termodinâmicos [36]. Ainda, mostraremos que a susceptibilidade está intimamente ligada à correlação de pares, fazendo com que as flutuações do sistema sejam importantes numa transição de fases de segunda ordem.

A energia livre $\mathcal{G}(T, H, N)$ é uma função composta por uma soma de termos do tipo $-XH$, em que H é um campo externo (parâmetro de controle) e X é uma quantidade que responde às variações de H [36]. No caso da água, X é o volume e H é a pressão; em imãs, H é um campo magnético externo e X , a magnetização. Definindo a *função de partição* como

$$\mathcal{Z}(T, H, N) = \sum_k \exp(-\beta E_k) , \quad (2.7)$$

onde E_k é a energia associada ao estado microscópico k e $\beta = (k_B T)^{-1}$ é proporcional ao inverso da temperatura do sistema (k_B é a constante de Boltzmann); podemos estimar as derivadas da energia livre [termo dominante da série na Eq. (2.7)], definida como:

$$\mathcal{G}(T, H, N) = -\frac{1}{\beta} \ln \mathcal{Z}(T, H, N) . \quad (2.8)$$

A função de partição é a soma dos pesos estatísticos de se encontrar o sistema em cada um dos seus estados, k .

Para tanto, sabemos que a probabilidade de observar um estado k do sistema é proporcional ao peso de Boltzmann, $P_k = \exp(-\beta E_k)$ e, assim, a média de uma quantidade termodinâmica X é simplesmente

$$\langle X \rangle = \frac{1}{\mathcal{Z}} \sum_k X_k \exp(-\beta E_k) , \quad (2.9)$$

onde X_k é o valor da quantidade X no estado k . Essa média pode ser escrita como [usando as Eqs. (2.7) e (2.8)]:

$$\langle X \rangle = \frac{1}{\beta \mathcal{Z}} \frac{\partial \mathcal{Z}}{\partial H} \quad (2.10)$$

$$= \frac{1}{\beta} \frac{\partial \ln \mathcal{Z}}{\partial H} \quad (2.11)$$

já que a energia E_k tem termos do tipo $-X_k H$.

Portanto a primeira derivada da energia livre com relação a H é [colocando a Eq. (2.8) na Eq. (2.11)]:

$$\frac{\partial \mathcal{G}}{\partial H} = -\langle X \rangle , \quad (2.12)$$

e a segunda derivada é simplesmente a derivada de $\langle X \rangle$ com relação a H :

$$\frac{\partial^2 \mathcal{G}}{\partial H^2} = -\frac{\partial \langle X \rangle}{\partial H} = -\frac{\partial}{\partial H} \left(\frac{1}{\beta \mathcal{Z}} \frac{\partial \mathcal{Z}}{\partial H} \right) \quad (2.13)$$

$$\Rightarrow \frac{\partial^2 \mathcal{G}}{\partial H^2} = -\beta \left(\langle X^2 \rangle - \langle X \rangle^2 \right) . \quad (2.14)$$

Assim, a susceptibilidade, $\chi \equiv -N^{-1} \partial^2 \mathcal{G} / \partial H^2$, é dada simplesmente

¹Não confundir o $\beta = (k_B T)^{-1}$ desta seção com o expoente crítico β definido na Eq. (2.2).

pelas flutuações do parâmetro de ordem $\rho \equiv X/N$:

$$\rho = \frac{\langle X \rangle}{N} , \quad (2.15)$$

$$\chi = \beta N \left(\langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2 \right) , \quad (2.16)$$

e N é a quantidade de elementos no sistema. A divisão por N serve simplesmente para normalizar o parâmetro de ordem.

Uma das principais características do estado crítico é a possibilidade de propagação de perturbações locais por todo o sistema através de interações de curto alcance. Uma maneira de quantificar as flutuações que propagam uma perturbação local é por meio da *função de correlação de pares* [Eq. (2.6)], definida como:

$$C(r) \equiv \langle (x_i - \langle x_i \rangle) (x_j - \langle x_j \rangle) \rangle , \quad (2.17)$$

onde x_i é o estado local do sítio i , r é uma distância em relação a qualquer sítio do sistema e a média é uma média de *ensemble* sobre todas as observações de x_i e x_j separados por uma distância r .

A susceptibilidade dada na Eq. (2.16) pode ser reescrita usando o fato de que a variável X é simplesmente a soma dos estados locais do sistema $X \equiv \sum_i x_i$:

$$\begin{aligned} \chi &= \beta \langle (X - \langle X \rangle) (X - \langle X \rangle) \rangle \\ &= \beta \left\langle \left(\sum_i x_i - \left\langle \sum_i x_i \right\rangle \right) \left(\sum_j x_j - \left\langle \sum_j x_j \right\rangle \right) \right\rangle \\ &= \beta \sum_{i,j} \langle (x_i - \langle x_i \rangle) (x_j - \langle x_j \rangle) \rangle \\ &= \beta \sum_{i,j} C(r) . \end{aligned}$$

Se o sistema é invariante por translação (i.e. é possível colocar o eixo de referência para medir r sobre qualquer sítio do sistema), então a soma da equação anterior pode ser simplificada para $\sum_{i,j} C(r) = N \sum_i C(r)$. Ainda, se o sistema for muito grande e os sítios muito próximos, a soma sobre i pode ser substituída por uma integral sobre o volume do sistema d -dimensional [31]:

$$\chi \sim N \int_0^{\infty} C(r) r^{d-1} dr . \quad (2.18)$$

Para que a susceptibilidade divirja sobre o ponto crítico, a integral da Eq. (2.18) também deve divergir. Essa condição é satisfeita se, tomando $C(r)$ dado na Eq. (2.6), $\eta < 2$.

A Eq. (2.18) nos diz que, no ponto crítico, as flutuações se tornam muito importantes, e acabam propagando sinais pela rede em todas as escalas do sistema. Apesar das ligações de curto alcance, a rede acaba atingindo estados macroscópicos de aglomerados sujeitos à correlação de longo alcance. Entretanto, esses estados correlacionados críticos se dissipam rapidamente, dando lugar a outros estados igualmente correlacionados. O estado macroscópico do sistema, apesar de correlacionado, fica mudando continuamente devido às flutuações nos seus estados microscópicos, mantendo o parâmetro de ordem nulo. A sensibilidade do sistema a flutuações é, portanto, máxima no estado crítico. Essas ideias nortearam Bak *et al.* [13] a propor que sistemas auto-organizados (fora do equilíbrio termodinâmico) são críticos, desde que apresentem ordem fractal de longo alcance na propagação dessas flutuações microscópicas. Essa proposta ficou conhecida como a teoria da *Criticalidade Auto-Organizada* (do inglês, SOC), sendo a primeira teoria a tentar explicar de maneira unificada sistemas que apresentam correlação de longo alcance. Ela será brevemente revisada na próxima seção.

As médias das Eqs. (2.15) e (2.16) são tomadas sobre o *ensemble* de estados de equilíbrio. Entretanto, é possível generalizar essas definições para sistemas fora do equilíbrio. Neste caso, é preciso fazer uma amostragem significativa das quantidades ρ e χ pois não conhecemos *a priori* as suas respectivas distribuições. Nos resultados desta tese, as médias serão tomadas sobre várias realizações do sistema para cada conjunto de parâmetros de controle. Assim, nosso critério para determinar a criticalidade dos sistemas estudados será verificar se ρ e χ , definidos nas Eqs. (2.15) e (2.16), seguem a forma de lei de potência das Eqs. (2.2) e (2.3).

2.1.2 Sistemas finitos

Os resultados discutidos nas seções anteriores são obtidos para $t \rightarrow 0$ (aproximando-se do ponto crítico) com a quantidade de elementos do sistema, N , tendendo a infinito (este limite é conhecido como limite termodinâmico). Somente assim é que o comprimento de correlação, ξ , vai a infinito e o sistema ganha essa ordem de longo alcance.

Na prática, simulações computacionais são feitas em sistemas finitos, dotados de um comprimento característico, L . Uma rede hiper-cúbica tem, por exemplo, $N = L^d$ elementos, sendo a maior distância

entre dois elementos dada por $\sqrt{d}L$. As funções termodinâmicas dadas nas Eqs. (2.2) a (2.5) devem ser então modificadas através de hipótese de *escala de tamanho finito* (do inglês, FSS) [32, 36, 37]. Sistemas finitos devem ter quantidades finitas por dois motivos: a soma dos estados x_i será sempre finita e nenhuma flutuação irá se propagar por distâncias maiores que o comprimento do sistema. Desenvolveremos o FSS apenas do parâmetro de ordem e da sua susceptibilidade associada, pois estas são as quantidades que nos interessam. Outras quantidades podem ser trabalhadas de maneira análoga.

Perto do ponto crítico ($|t| \rightarrow 0$), podemos escrever o parâmetro de ordem [Eq. (2.2)] e a susceptibilidade [Eq. (2.3)] em função de ξ :

$$\rho \sim \xi^{-\beta/\nu} \quad (2.19)$$

$$\chi \sim \xi^{\gamma/\nu} \quad (2.20)$$

onde usamos $|t| \sim \xi^{-1/\nu}$ [Eq. (2.1)]. Aqui, ξ é o valor do comprimento de correlação do sistema crítico infinito, então ξ deve divergir quando $|t| = 0$. Porém, em sistemas finitos nem ρ deve ir a zero, nem χ deve divergir com $\xi \rightarrow \infty$, pois o comprimento de correlação efetivo deve ser da ordem de L , $\xi_{ef} \sim L$ [36]. Introduzimos, então, a hipótese de FSS através das *funções de escala* que limitam os valores de ρ e χ à medida que ξ diverge [36, 37]:

$$\rho(t; L) = \xi^{-\beta/\nu} \tilde{\rho}(L/\xi) \quad (2.21)$$

$$\chi(t; L) = \xi^{\gamma/\nu} \tilde{\chi}(L/\xi) \quad (2.22)$$

onde explicitamos a dependência das funções no parâmetro de controle, t , e no tamanho do sistema, L , e as funções de escala $\tilde{\rho}(x)$ e $\tilde{\chi}(x)$ devem obedecer [36, 37]:

$$\tilde{\rho}(x) \sim \begin{cases} \text{constante, se } x \gg 1 \ (L \gg \xi) \\ x^{-\beta/\nu}, \text{ se } x \rightarrow 0 \ (L \ll \xi) \end{cases} \quad (2.23)$$

$$\tilde{\chi}(x) \sim \begin{cases} \text{constante, se } x \gg 1 \ (L \gg \xi) \\ x^{\gamma/\nu}, \text{ se } x \rightarrow 0 \ (L \ll \xi) \end{cases} \quad (2.24)$$

tal que $\rho \sim L^{-\beta/\nu}$ e $\chi \sim L^{\gamma/\nu}$ são valores finitos quando $\xi \rightarrow \infty$.

Como não sabemos quanto vale ξ , convém reescrever as Eqs. (2.21) e (2.22) substituindo ξ através da Eq. (2.1) e definindo uma nova função de escala através de $\tilde{\chi}(x) = x^{\gamma/\nu} \mathcal{G}_\chi(x^{1/\nu})$; a função $\mathcal{G}_\chi(x^{1/\nu})$ deve satisfazer $\mathcal{G}_\chi(x^{1/\nu}) = (x^{1/\nu})^{-\gamma}$ para $x \gg 1$ e $\mathcal{G}_\chi(x^{1/\nu}) = \text{constante}$ para $x \rightarrow 0$ (similarmente para ρ , trocando γ por $-\beta$) para que as condi-

ções das Eqs. (2.23) e (2.24) sejam satisfeitas. Assim, podemos escrever explicitamente a dependência de ρ e χ em L :

$$\rho(t; L) = L^{-\beta/\nu} \mathcal{G}_\rho(L^{1/\nu}|t|) , \quad (2.25)$$

$$\chi(t; L) = L^{\gamma/\nu} \mathcal{G}_\chi(L^{1/\nu}|t|) . \quad (2.26)$$

Na prática, basta simular o sistema para diferentes L e medir as grandezas ρ e χ de acordo com o descrito na seção anterior. No ponto crítico $|t| = 0$ (portanto $\mathcal{G}_{\rho,\chi}(0)$ é uma constante) ρ e χ devem escalar unicamente com L , sendo possível calcular β/ν e γ/ν através de um simples ajuste de reta num gráfico log-log.

O ponto crítico e o expoente ν também podem ser estimados através da hipótese de FSS. De maneira geral, o ponto crítico ocorre para um parâmetro de controle $T > 0$, onde T é, por exemplo, a temperatura do sistema. Então t é, na verdade, apenas a distância relativa do ponto crítico $t = (T - T_c)/T_c$, onde T_c é o valor de T no ponto crítico. Porém, sistemas finitos apresentam um ponto crítico aparente, localizado em $T_{\max}(L)$, onde a função susceptibilidade (que é finita) atinge seu máximo. Como efetivamente $\xi \sim L$, podemos escrever [usando a Eq. (2.1)]:

$$\xi(t) = aL \quad (2.27)$$

$$\Rightarrow \xi(T_{\max}(L) - T_c) = |T_{\max}(L) - T_c|^{-\nu} = aL \quad (2.28)$$

$$\Rightarrow T_{\max}(L) = T_c \pm a^{-1/\nu} L^{-1/\nu} , \quad (2.29)$$

onde a é só uma constante de proporcionalidade e o sinal na Eq. (2.29) descreve o deslocamento do máximo de χ para a direita ou para a esquerda. O ajuste da Eq. (2.29) fornece estimativas para T_c e ν . Porém, essas estimativas nem sempre são confiáveis, já que correções podem ser feitas a essa equação [37, 38]. Por exemplo, podemos escrevê-la como: $T_{\max}(L) = T_c \pm a^{-1/\nu} L^{-1/\nu} (1 + bL^{-w})$ [38, p.80].

Com os expoentes β , γ e ν determinados no ponto crítico, é possível isolar as funções de escala nas Eqs. (2.25) e (2.26), $\mathcal{G}_\rho(u) \sim L^{\beta/\nu} \rho$ e $\mathcal{G}_\chi(u) \sim L^{-\gamma/\nu} \chi$, e plotá-las em função do parâmetro de controle rescalado, $u = L^{1/\nu}|t|$. As curvas obtidas para diferentes L devem *colapsar* umas sobre as outras. Inclusive, é também possível fazer o processo contrário: ajustar os três expoentes tal que se obtenha o melhor colapso da função de escala.

2.1.3 Cumulantes do parâmetro de ordem

Outra maneira de estimar o expoente ν e o valor de T_c é através do *cumulante de Binder* [39]. Nesta seção, apresentamos os cumulantes do parâmetro de ordem, definindo o cumulante de Binder de quarta ordem que pode servir para calcular ν e T_c . As flutuações de ρ nos permitem defini-lo como uma *variável estocástica* com distribuição de probabilidade $\mathcal{P}(\rho)$. A transformada de Fourier de $\mathcal{P}(\rho)$ define a *função característica*, $F(v)$ [40]:

$$F(v) = \int_{-\infty}^{+\infty} \mathcal{P}(\rho) e^{iv\rho} d\rho, \quad (2.30)$$

onde i é a unidade imaginária, v é a frequência associada a ρ e ρ é um dado valor assumido pelo parâmetro de ordem. A função $F(v)$ pode ser geralmente escrita como uma série de potências nos momentos de ρ através da expansão de $e^{iv\rho}$ [40]:

$$F(v) = 1 + \sum_{n=1}^{+\infty} \frac{(iv)^n}{n!} \langle \rho^n \rangle, \quad (2.31)$$

onde $\langle \rho^n \rangle$ é o momento de ordem n do parâmetro de ordem.

Da Eq. (2.31), definimos os cumulantes da distribuição, U_n , escrevendo essa expansão de uma maneira mais conveniente:

$$F(v) = \exp \left(\sum_{n=1}^{+\infty} \frac{(iv)^n}{n!} K_n \right), \quad (2.32)$$

e comparamos termo a termo o logaritmo das Eqs. (2.31) e (2.32), obtendo:

$$U_1 = \langle \rho \rangle, \quad (2.33)$$

$$U_2 = \langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2, \quad (2.34)$$

e assim por diante. Note que o primeiro cumulante, U_1 na Eq. (2.33), é apenas o primeiro momento de ρ , enquanto que o cumulante U_2 [Eq. (2.34)] é a variância de ρ .

Fazendo uso da Eq. (2.25) e organizando engenhosamente os momentos do parâmetro de ordem, podemos escrever um cumulante que seja independente de L mesmo para sistemas finitos [39]. Em sistemas

finitos, o parâmetro de ordem é dado por $\rho \sim L^{-\beta/\nu}$ sobre o ponto crítico [Eq. (2.25)]. A razão de dois momentos quaisquer do parâmetro de ordem é, portanto:

$$\frac{\langle \rho^n \rangle^a}{\langle \rho^c \rangle^b} \propto L^{(-\beta/\nu)(na-bc)}, \quad (2.35)$$

onde n , a , b e c são parâmetros arbitrários. Se a diferença $(na - bc) = 0$, então a razão entre os momentos $\langle \rho^n \rangle^a$ e $\langle \rho^c \rangle^b$ é independente de L .

Assim, podemos definir uma série de razões, R_n , independentes de L :

$$R_1 = \frac{\langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2}{\langle \rho \rangle^2}, \quad (2.36)$$

$$R_2 = \frac{\langle \rho^4 \rangle}{\langle \rho^2 \rangle^2}, \quad (2.37)$$

$$R_3 = \frac{\langle \rho^3 \rangle}{\langle \rho \rangle^3}, \quad (2.38)$$

e assim por diante. Essa série de razões pode ser usada para definir os cumulantes restantes. Em particular, o cumulante U_4 , introduzido por Binder [38, 39], é dado por $U_4 = 1 - \frac{R_2}{3}$:

$$U_4 = 1 - \frac{\langle \rho^4 \rangle}{3 \langle \rho^2 \rangle^2}. \quad (2.39)$$

Por construção, as razões R_n não dependem de L e, portanto, U_4 também não depende de L . Assim, a hipótese de FSS para U_4 é apenas:

$$U_4(t; L) = \mathcal{G}_{U_4} \left(L^{1/\nu} |t| \right), \quad (2.40)$$

cuja derivada em relação a t é:

$$\frac{\partial U_4}{\partial t}(t; L) = L^{1/\nu} \frac{\partial \mathcal{G}_{U_4}}{\partial t} \left(L^{1/\nu} |t| \right). \quad (2.41)$$

Sobre o ponto crítico, $t = 0$ e, portanto, $\partial \mathcal{G}_{U_4}(0)/\partial t$ é uma constante, bastando ajustar curva de $\partial U_4/\partial t \sim L^{1/\nu}$ para obter ν . O ponto crítico, T_c , é o ponto em que as razões $R_2(t; L)$ [ou $U_4(t; L)$] se cruzam [38, 39]. Apesar de melhorar a estimativa de T_c , a estimativa de ν pode não ser boa, pois é preciso efetuar a derivada de U_4 [Eq. (2.41)] numericamente.

2.2 CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA

Leis de potência são muito comuns na natureza, aparecendo na descrição de fenômenos tão diversos quanto avalanches em pilhas de areia [12, 15], avalanches em pilhas de arroz [41], incêndios em florestas [42, 43], distribuição de velocidades das formigas num formigueiro [44], distribuição da magnitude de terremotos [45], crescimento de superfícies [15], vórtices em supercondutores [15], erupções solares [46], distribuição de preços de ações [47], distribuição da conectividade em redes sociais [48], evolução, ecossistemas, epidemias [49], avalanches neurais [1, 50, 51], etc. Inspirados pela teoria de sistemas críticos discutida na seção anterior – a qual prevê que grandezas termodinâmicas sejam dadas por leis de potência sobre o ponto crítico devido a correlações de longo alcance das flutuações do sistema – Bak *et al.* [13] propuseram que muitos desses sistemas pudessem ser entendidos como sistemas que alcançaram o estado crítico de maneira *auto-organizada*.

Bak *et al.* [13] estudaram um autômato celular que ficou conhecido como *modelo de pilha de areia*. As regras são simples: em cada instante, um grão é adicionado aleatoriamente a uma das N pilhas. Se a quantidade de grãos excede um limiar pré-estabelecido em uma dada pilha, a distribuição externa de grãos para e a pilha desmorona enviando um grão para cada um dos seus vizinhos. Cada vizinho deve desmoronar também caso se torne instável, num processo recursivo. A distribuição externa de grãos só volta a acontecer quando não há mais sítios instáveis. A quantidade de grãos que desmoronaram (ou foram redistribuídos) é o tamanho de uma *avalanche* e a quantidade de passos de tempo necessária para redistribuir esses grãos é a duração da avalanche. O sistema opera sobre uma rede quadrada, então os grãos das bordas da rede, ao serem redistribuídos, caem fora do sistema. Interessantemente, a distribuição de tamanhos e duração dessas avalanches segue uma lei de potência cuja única escala característica é dada pelo tamanho linear do sistema. E mais, cada avalanche ocorre devido a uma pequena *perturbação* no sistema. Portanto, ter uma distribuição de lei de potência no espaço e no tempo que se estende até a borda do sistema significa que uma flutuação pode se propagar por todo o sistema! Isso é exatamente o que ocorre com as flutuações de sistemas críticos em equilíbrio, conforme discutimos no final da Subseção 2.1.1.

Esse padrão espaço-temporal *fractal*, expresso através de leis de potência na distribuição de tamanhos e duração de eventos (como avalanches, erupções solares, vórtices em supercondutores, etc), significa que as propriedades se mantêm as mesmas independentemente da por-

ção do sistema que estamos observando. Isso é outro indicativo de que os diversos constituintes do sistema devem estar correlacionados de alguma maneira, tanto espacial quanto temporalmente. Esse raciocínio, de fato, é muito próximo do que mostramos ocorrer num sistema crítico em equilíbrio, em que a susceptibilidade (que pode ser vista como uma certa correlação média entre as flutuações) diverge a partir de uma lei de potência e , portanto, perturbações podem se propagar por toda a extensão do sistema.

Porém, os sistemas listados que exibem esses eventos *livres de escala* estão fora do equilíbrio e , portanto, algum processo deve tê-los guiado até esse estado fractal. Bak *et al.* [13] então sugeriram que, devido a interações puramente internas, esses sistemas se organizam em torno de um estado estacionário caracterizado por eventos distribuídos através de leis de potência e *ruído*² $1/f$. A presença dessa ordem fractal espacial e desse ruído na série temporal de eventos (que indica fractalidade temporal [53]) indica forte correlação espacial e temporal no sistema e , por isso, o estado estacionário deveria ser *crítico*. Mesmo que Mandelbrot [54], através da sua geometria fractal, já tivesse descrito de maneira satisfatória diversos exemplos na natureza onde há auto-similaridade espaço-temporal, só através da SOC é que houve uma primeira tentativa no sentido de entender porque essas estruturas ocorrem [12].

Obter uma lei de potência do tipo $S(f) \sim 1/f$ como espectro de potência significa que o sinal temporal é composto de infinitos períodos diferentes, sendo todos não-negligenciáveis para compor a dinâmica do sistema que está gerando o sinal transformado [14, p.22]. Em outras palavras, há fractalidade na variação temporal do sinal. Portanto, esse tipo de ruído geralmente indica [15, p.9]: forte correlação temporal; ausência de escala de tempo característica; e correlação de longo alcance. Apesar de Jensen *et al.* [55] terem mostrado que o ruído na proposta original de Bak *et al.* é, na verdade, $1/f^2$, há outros exemplos onde há ruído $1/f$ em modelos de SOC [56, 57].

Em geral, a SOC é obtida em modelos teóricos, e muitas vezes esses modelos ou não são rigorosamente críticos, ou não são rigorosamente auto-organizados [12]. Devido a essa dificuldade de se achar traços de criticalidade em vários sistemas experimentais, há muitos questionamentos sobre se esses sistemas de ordem espaço-temporal fractal seriam mesmo críticos [12]. De qualquer maneira, Pruessner [12, p.4] traz três justificativas para o estudo dessa teoria:

²Ruído $1/f$ significa que a densidade espectral, ou espectro de potência (ver Subseção 2.2.1), apresenta a forma $S(f) \propto 1/f^b$, geralmente com $0.5 \leq b \leq 1.5$. Situa-se entre o ruído branco ($S(f) = \text{constante}$) e o ruído Browniano ($S(f) \propto 1/f^2$) [52].

1. historicamente, foi a primeira tentativa de explicar a ubiquidade do ruído $1/f$ na natureza;
2. após o trabalho de Mandelbrot [54], estava clara a presença dos fractais na natureza; porém, a SOC trouxe um mecanismo plausível que gera essas estruturas, mudando o foco de “*Por que há invariância de escala na natureza?*” para “*A natureza é crítica?*” [49];
3. por último e principalmente, a ideia de SOC traz à tona a ideia de *universalidade*: a partir do momento que se mostra que um sistema observado é SOC, e se determina sua classe de universalidade, é possível estudá-lo através de sistemas mais simples da mesma classe de universalidade, e em menor escala (dada a invariância de escala); Estes, além de mais facilmente reproduzíveis em laboratório e em simulações (já que têm menor tamanho), ainda podem fornecer *insights* e explicações sobre o sistema originalmente observado.

O ordenamento espaço-temporal fractal do sistema é caracterizado por eventos cujos tamanhos e durações são distribuídos na forma de leis de potência. As subseções a seguir descrevem ferramentas utilizadas para caracterizar ordem de longo alcance (espectro de potência e correlações temporais) e organização fractal no sistema (distribuição de eventos). Essas ferramentas, em conjunto com aquelas discutidas na seção anterior serão utilizadas nos próximos capítulos para caracterizar as transições de fase dos modelos estudados.

2.2.1 Espectro de potência, autocorrelação e flutuações temporais

A proposta inicial de Bak *et al.* [13] foi um mecanismo para explicar o ruído $1/f$ no espectro de potência de diversos sistemas na natureza. Contudo, Jensen *et al.* [55] logo mostraram que o ruído na pilha de areia de Bak *et al.* é, na verdade, $1/f^2$. De qualquer maneira, não é possível obter o espectro $1/f^2$ da pilha de areia através de uma simples superposição linear de avalanches (a menos que se consiga explicar a suposição *ad hoc* de os tempos de correlação entre as avalanches estarem distribuídos de acordo com uma lei de potência [15, p.144]).

O espectro de potência, $S(f)$, do sinal temporal $s(t)$ – e.g. a sequência de tamanhos s de avalanches no instante t – é definido como:

$$S(f) \equiv \left| \int_{-\infty}^{\infty} s(t) \exp(-2\pi i f t) dt \right|^2, \quad (2.42)$$

onde i é a unidade imaginária, t é o tempo e f são as frequências que compõem $s(t)$. Portanto, $S(f)$ é uma medida de quanto uma dada frequência f contribui para $s(t)$, em energia por unidade de tempo (por isso também é conhecido como densidade espectral).

Abrindo a Eq. (2.42),

$$\begin{aligned} S(f) &= \left| \int_{-\infty}^{\infty} s(t) \exp(-2\pi i f t) dt \right|^2, \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} s(t) s(t') \exp(-2\pi i f (t - t')) dt' dt, \\ &= \int_{-\infty}^{\infty} \left[\int_{-\infty}^{\infty} s(t) s(t - \Delta t) dt \right] \exp(-2\pi i f \Delta t) d(\Delta t) \\ &\quad (\text{com } \Delta t = t - t'), \end{aligned}$$

sendo a parte entre colchetes a própria definição da *função de autocorrelação*, $C(\Delta t)$, a menos de uma constante:

$$C(t) \equiv \langle s(t_0) s(t_0 - t) \rangle - \langle s(t_0) \rangle^2, \quad (2.43)$$

e logo:

$$S(f) = \int_{-\infty}^{\infty} C(t) \exp(-2\pi i f t) dt, \quad (2.44)$$

vemos que o espectro de potência é a transformada de Fourier da função de autocorrelação (resultado conhecido como Teorema de Wiener-Khintchine). O termo $\langle s(t_0) \rangle^2$ da função de autocorrelação, quando colocado na Eq. (2.44), contribui apenas para $S(0)$ e pode ser negligenciado.

A função de correlação mede o quanto uma flutuação em $t = 0$, $C(0) = \langle s(t_0)^2 \rangle - \langle s(t_0) \rangle^2$, decai com a distância temporal t dessa flutuação. Então, a relação dada na Eq. (2.44) justifica o interesse de um espectro de potência com a forma $1/f$: já que $C(t)$ é a transformada inversa de $S(f)$, um decaimento $1/f$ indica um decaimento logarítmico da correlação temporal [15]. Esse decaimento extremamente lento da correlação é um indício de que o sistema propaga suas flutuações não só por longas distâncias, mas também por longos tempos e, portanto, cada configuração do sistema guarda uma certa *memória* de muitas configurações anteriores [15].

Quando medimos o espectro de potência de um sinal temporal, obtemos

$$S(f) \sim 1/f^b, \quad (2.45)$$

para um certo intervalo de frequências $f_0 < f < f_1$. As frequências de corte f_0 e f_1 aparecem devido ao sistema, em geral, ser finito e, portanto, nem períodos muito curtos e nem períodos muito longos podem compor o sinal temporal. O expoente b define a característica do sinal e $b \approx 1$ define o ruído rosa (i.e. $1/f$). Ruído branco tem $b = 0$ (todos os períodos aparecem igualmente no sinal) e ruído Browniano tem $b = 2$ (os períodos aparecem aleatoriamente no sinal). Tomando $S(f)$ dado na Eq. (2.45) e aplicando a inversa da transformada na Eq. (2.44), obtemos a autocorrelação da forma $C(t) \sim t^{-\theta}$ que, em sistemas finitos, está sujeita a um corte exponencial [34, 36]:

$$C(t) \sim t^{-\theta} \exp(-t/\tau_c), \quad (2.46)$$

onde τ_c é o tempo característico do sistema. Os expoentes θ e b devem seguir aproximadamente a relação:

$$\theta + b = 1. \quad (2.47)$$

O tempo característico de autocorrelação também está sujeito a correções de tamanho finito. Sobre o ponto crítico, τ_c deve obedecer a lei de escala:

$$\tau_c \sim L^z, \quad (2.48)$$

onde L é o tamanho do sistema e z é o expoente dinâmico que não é universal e depende da dinâmica microscópica do sistema [34, 36]. Entretanto, existem alguns sistemas em que a fase crítica ocorre numa região estendida de parâmetros, ao invés de em um único ponto crítico. Essa fase crítica estendida é conhecida como *fase de Griffiths* [58], pois Griffiths [59] mostrou que num dado sistema magnético com diluição nas interações, existe uma região estendida de não-analiticidade da sua função fundamental (aquela estudada na seção anterior). Nesses sistemas, o tempo característico não obedece à Eq. (2.48), mas sim a exponencial estendida

$$\tau_c \sim \exp(kL^D), \quad (2.49)$$

onde k é uma constante qualquer e D é um expoente que define a dimensionalidade do maior *cluster* do sistema [58, 60, 61]. Na subseção seguinte veremos que o maior cluster é, na verdade, a maior *avalanche* (ou evento) que ocorre no sistema. A fase de Griffiths só pode ser ob-

servada através de uma média de *ensemble* sobre a desordem *quenched* nas ligações do sistema [62].

Existe, ainda, uma outra medida de *fractalidade temporal* que é complementar ao espectro de potência e à autocorrelação: a análise de flutuações destendenciada³ (do inglês, DFA). Ela foi inicialmente proposta por Peng *et al.* [53] para estudar correlações de longo-alcance em séries temporais do batimento cardíaco medido usando eletrocardiogramas. A principal vantagem da DFA é que pode ser aplicada a séries temporais não-estacionárias – aquelas em que há uma certa tendência tal que a média, a variância ou outra medida estatística variam com o tempo. Essa tendência pode ser gerada, por exemplo, por um ruído de fundo que se soma ao ruído intrínseco de um sistema dinâmico ou fora do equilíbrio. A DFA, portanto, elimina o ruído de fundo (a tendência) e fornece uma estimativa da fractalidade do ruído intrínseco da série temporal. Ela já foi aplicada com sucesso para mostrar que séries temporais obtidas por eletroencefalograma apresentam correlação de longo-alcance [63].

Para calcular a DFA basta dividir o tempo total da medida em janelas, ajustar uma reta nessa janela aos dados para capturar sua tendência, subtrair a tendência da janela e calcular a raiz quadrática média da flutuação dentro dessa janela. Matematicamente, significa obter a média de uma série $s(t)$ (onde t é um tempo discreto),

$$\langle s \rangle = \frac{1}{T_p} \sum_{t=1}^{T_p} s(t) , \quad (2.50)$$

onde T_p é o tempo total usado para medir $s(t)$. Depois, substituímos a série $s(t)$ original pela soma cumulativa de $s(t) - \langle s \rangle$ para cada instante t :

$$\bar{s}(t) = \sum_{t'=1}^t [s(t') - \langle s \rangle] , \quad (2.51)$$

onde $t = 1, \dots, T_p$ e $\bar{s}(t)$ é a soma cumulativa do sinal destendenciado.

Agora, dividimos o tempo total T_p em várias janelas, cada uma de tamanho Δt . Para a janela n de comprimento Δt , ajustamos uma reta para o sinal $\bar{s}(t)$ para obter a componente y da reta dentro dessa janela, que chamaremos de $y_{\Delta t}^{(n)}(t)$. Agora basta calcular a raiz quadrática média (que será uma função do nosso parâmetro livre Δt) da diferença entre

³Por ser jargão, é preferível se referir a esta análise apenas como DFA (do inglês *Detrended Fluctuation Analysis*).

$\bar{s}(t)$ e $y_{\Delta t}^{(n)}(t)$ para cada t :

$$F(\Delta t) = \sqrt{\frac{1}{T_p} \sum_{n=1}^{n_{total}} \left\{ \sum_{t=(n-1)\Delta t+1}^{n\Delta t} \left[\bar{s}(t) - y_{\Delta t}^{(n)}(t) \right]^2 \right\}}, \quad (2.52)$$

onde n_{total} é o total de janelas com comprimento Δt . Repetimos esse procedimento para vários tamanhos de janela Δt . A função $F(\Delta t)$ é esperada se comportar como:

$$F(\Delta t) \sim (\Delta t)^g. \quad (2.53)$$

O expoente g nos dá informação sobre a correlação do sinal original $s(t)$ [53, 63, 64]: $g < 1/2$: anti-correlacionado; $g \simeq 1/2$: descorrelacionado (ruído branco); $g > 1/2$: correlacionado; $g \simeq 1$: ruído $1/f$ (ruído rosa); $g > 1$: sinal não-estacionário, não-limitado; $g \simeq 3/2$: ruído Browniano.

2.2.2 Distribuições de avalanches

O número, s , de elementos que atinge o limiar no curso de uma avalanche é o tamanho da avalanche. A duração de uma avalanche é T . Após um longo período de tempo, teremos dois conjuntos de amostras, $\{s_n\}$ e $\{T_n\}$. Cada um gera um histograma para estimar as funções densidade de probabilidade (do inglês, PDF), ou *distribuições*, $\mathcal{P}(s)$ e $\mathcal{P}(T)$. Também é possível estimar as distribuições cumulativas de probabilidade (do inglês, CDF), ou *distribuições acumuladas*⁴, $\mathcal{F}(s)$ e $\mathcal{F}(T)$.

No limite de sistemas infinitos, as avalanches poderiam atingir tamanhos e ter duração infinitos. Portanto, as distribuições de s e t seriam dadas por *leis de potência* puras:

$$\mathcal{P}(s) \sim s^{-\alpha}, \quad (2.54)$$

$$\mathcal{P}(T) \sim T^{-\tau}, \quad (2.55)$$

Porém, essas distribuições devem ser corrigidas para sistemas finitos (de comprimento característico L). Já que o comprimento de correlação é finito, existe um tamanho máximo (ou *tamanho de corte*) e uma duração máxima (ou *duração de corte*), $s_c(L)$ e $T_c(L)$ respectivamente, a partir dos quais essas leis de potência não valem mais [12]. Então, devemos

⁴Note que a distribuição cumulativa que nos interessa neste trabalho é a distribuição cumulativa superior, definida como: $\mathcal{F}(x) \equiv \int_x^\infty \mathcal{P}(x') dx'$.

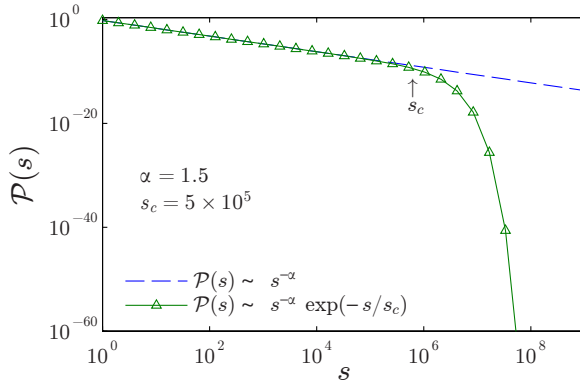


Figura 2. Comparação de uma lei de potência pura (—), Eq. (2.54), com uma lei de potência com corte exponencial (— \triangle —), Eq. (2.56) com $\mathcal{G}_s(s/s_c) = \exp(-s/s_c)$. Parâmetros $\alpha = 1.5$ e $s_c = 5 \times 10^5$.

reescrever essas distribuições [12]:

$$\mathcal{P}(s; L) \sim s^{-\alpha} \mathcal{G}_s(s/s_c(L)), \quad s > s_0, \quad (2.56)$$

$$\mathcal{P}(T; L) \sim t^{-\tau} \mathcal{G}_T(T/T_c(L)), \quad T > T_0, \quad (2.57)$$

onde introduzimos as funções de escala $\mathcal{G}_s(x)$ e $\mathcal{G}_T(x)$, análogas às introduzidas nas Eqs. (2.25) e (2.26). Em geral, as Eqs. (2.56) valem apenas a partir de um tamanho ou duração mínimos, s_0 e T_0 , respectivamente. A Fig. 2 ilustra a diferença entre leis de potência, Eq. (2.54), e leis de potência com escala, Eq. (2.56).

O tamanho e a duração de corte devem estar relacionados, respectivamente, com o comprimento de correlação, ξ , e com o tempo de autocorrelação, τ_c [Eq. (2.48)], e, por isso, devem ser proporcionais a uma potência de L :

$$s_c(L) \sim L^D, \quad (2.58)$$

$$T_c(L) \sim L^z, \quad (2.59)$$

onde D e z expressam a dimensionalidade das avalanches no espaço e no tempo, respectivamente. O expoente D é o mesmo que deve ocorrer na exponencial estendida de uma fase de Griffiths [Eq. (2.49)], pois s_c é o maior evento no sistema. O expoente z é o expoente dinâmico introduzido anteriormente [12]. Da mesma maneira que podemos colapsar as funções de escala para ρ e χ , podemos testar ou determinar os expoentes α , τ , D e z através do colapso das funções $\mathcal{G}_s(u)$ e $\mathcal{G}_T(u)$ dadas nas Eqs. (2.56) e (2.57).

Uma relação de escala entre os expoentes α e τ pode ser obtida através da relação $\int_0^\infty \mathcal{P}(s)ds = \int_0^\infty \mathcal{P}(T)dT$, usando-se as Eqs. (2.56) e (2.57) e assumindo que $s \propto T^a$ (então $ds \propto aT^{a-1}dT$):

$$\begin{aligned} \int_0^\infty \mathcal{P}(T^a)T^{a-1}dT &= \int_0^\infty \mathcal{P}(T)dT, \\ \Rightarrow (T^a)^{-\alpha} T^{a-1} &\sim T^{-\tau}, \\ T^{-a\alpha+a-1} &\sim T^{-\tau}, \end{aligned}$$

e, portanto,

$$a = \frac{1 - \tau}{1 - \alpha}. \quad (2.60)$$

A Eq. (2.60) é conhecida como relação de escala de Sethna [65], apesar de uma semelhante ter sido inicialmente proposta por Bak *et al.* [13, 66]. Alguns autores usam essa relação como prova da criticalidade de um sistema que apresenta leis de potência nas suas distribuições de tamanhos e duração de avalanches [67].

Outra maneira de visualizar as leis de potência é através da distribuição cumulativa complementar, $\mathcal{F}(s)$, definida por:

$$\mathcal{F}(s) \equiv \int_s^{+\infty} \mathcal{P}(x)dx, \quad (2.61)$$

que representa a probabilidade de encontrar um evento de qualquer tamanho maior que s . Por simplicidade, chamaremos a função definida na Eq. (2.61) por *distribuição acumulada*.

A distribuição acumulada da Eq. (2.54), para $\alpha > 1$, considerando que esse comportamento de lei de potência é válido somente para $s < s_c$, é [68]:

$$\begin{aligned} \mathcal{F}(s) &= A \int_s^{s_c} x^{-\alpha} dx \\ \Rightarrow \mathcal{F}(s) &= -\frac{A s_c^{-\alpha+1}}{\alpha-1} + \frac{A}{\alpha-1} s^{-\alpha+1}, \end{aligned} \quad (2.62)$$

onde A é uma constante de proporcionalidade. $\mathcal{F}(s)$ é também uma lei de potência decrescente, mas deslocada de uma constante $-A s_c^{-\alpha+1}/(\alpha-1)$, com expoente $1 - \alpha$.

Na prática, uma estimativa de $\mathcal{P}(s)$ é obtida através de um histograma, o qual depende de parâmetros arbitrários como a largura da janela do histograma, Δs . Diferentes valores para Δs fornecem formas diferentes para o histograma. Um refinamento do histograma pode ser feito através de Δs exponencialmente variável, de modo que para s grande Δs é exponencialmente grande, reduzindo assim o ruído devido à baixa amostragem nesses intervalos de s [12, 69]. Por outro lado, uma estimativa da distribuição acumulada pode ser calculada diretamente através da amostra $\{s_n\}$, sem depender de parâmetros arbitrários. A distribuição cumulativa é uma função contínua, apresenta ruído drasticamente reduzido, tem um corte muito bem definido para $s > s_c$ e seu cálculo não depende da escolha de Δs [69].

O método para calcular $\mathcal{F}(s)$ a partir de $\{s_n\}$ consiste em: (I) organizar o conjunto $\{s_n\}$ em ordem decrescente, tal que $s_1 > s_2 > s_3 > \dots$ (estes valores serão a abscissa); (II) associar um número de ordem a cada s_n , em ordem crescente; e (III) dividir o número de ordem do passo II pela quantidade total de dados, N_{aval} (estes valores serão a ordenada). Ao final, teremos um conjunto de pares ordenados, $\{(s_n, n/N_{aval})\}$. Caso o valor s_k se repita q vezes ($s_k = s_{k+1} = \dots = s_{k+q}$), então se deve pegar apenas o par $(s_{k+q}, (k+q)/N_{aval})$, ignorando todos os outros $q-k-1$ valores repetidos. Intuitivamente, o número de ordem associado a cada s_n significa a quantidade de eventos cujo tamanho é maior ou igual a s_n [69].

2.2.3 Propriedades da Auto-Organização Crítica

Abaixo listamos algumas características que aparecem com frequência em sistemas que apresentam SOC nos estudos feitos até hoje. São elas [12, p.7–11]:

- auto-organização;
 - O estado crítico, em geral, é obtido através do ajuste de parâmetros (como temperatura, campo magnético, pressão, etc). Um sistema SOC deve apresentar auto-organização em direção ao estado crítico por meio de, por exemplo, uma equação de movimento para um desses parâmetros.
- muitos (mas finitos) graus de liberdade localmente interagentes;
 - Os sistemas SOC são compostos de muitos corpos interagindo cada um com seus primeiros vizinhos. Cada grau de liberdade é uma variável dinâmica que representa uma quantidade no

sistema. Por exemplo, energia do sítio, força exercida sobre o sítio, número de partículas no sítio, etc. O tamanho finito do sistema é necessário para dissipar energia, permitindo fluxo de energia. Sistemas auto-organizados são, geralmente, dissipativos [70].

- limiares locais;
 - A presença de limiares locais é consequência da não-linearidade de cada componente (ou grau de liberdade) do sistema. Funcionam como gatilhos, disparando as avalanches sempre que são atingidos.
- forçamento externo lento
 - O meio externo influencia esporadicamente o sistema através de estímulos localizados. O sistema, por sua vez, acumula essa tensão gerada pelos estímulos nas variáveis dinâmicas. Quando o limiar é atingido, uma avalanche é disparada.
- relaxação rápida;
 - Uma vez atingido o limiar, uma avalanche é disparada. Essa avalanche se espalha rapidamente através de outros elementos da rede, restabelecendo o estado quiescente meta-estável. Junto com o forçamento lento, essas duas condições caracterizam uma *separação de escalas temporais*.
- regras simples e dinâmica complexa emergente;
 - os graus de liberdade, ou elementos dos sistema, são descritos por equações ou regras simples, mas fortemente não-lineares; apesar da interação local entre elementos, as avalanches podem se propagar e afetar o sistema como um todo; i.e., existe uma dinâmica coletiva, de onde emerge uma interação forte de longo alcance, apesar das interações reais serem apenas locais. Alguns autores colocam este fenômeno anedoticamente: “*o sistema é mais do que a soma de suas partes*” [71].
- independência de condições iniciais;
 - O sistema deve, espontaneamente, gerar avalanches e atingir o estado quiescente meta-estável, independentemente do seu estado inicial.

Basicamente, SOC é um fenômeno que nasce da interação de muitos corpos. Não é, contudo, um comportamento completamente aleatório e, sim, um comportamento dinâmico estacionário – pois prevalece

mesmo perante perturbações externas – definido em termos dos padrões espaço-temporais (e.g. avalanches) que podem ser medidos no sistema. Podemos pensar que cada estado meta-estável do sistema, entre duas avalanches, retém a memória de todas as avalanches que já se propagaram pelo sistema. O rastro das avalanches gera, portanto, a estabilidade espaço-temporal expressa por correlações de longo alcance.

As propriedades listadas muitas vezes ocorrem em conjunto naturalmente. Por exemplo, os graus de liberdade do sistema geralmente estão interligados através de regras simples (interação entre os elementos) e, ao mesmo tempo, são não-lineares o suficiente para que o sistema tenha limiares locais; o forçamento externo e a relaxação rápida são condições impostas sobre o sistema através de uma única regra. No caso da pilha de areia, só há deposição de areia sobre a pilha se o sistema não estiver relaxando. Essa regra impõe indiretamente a separação de escalas temporais: a escala de forçamento e a escala de relaxação, e como resultado se pode separar as avalanches umas das outras. Em sistemas reais, porém, nem sempre é possível observar essa separação de escalas temporais claramente, mas ainda é possível determinar o tamanho das avalanches ao tratar os dados, mesmo que esse tratamento dependa de parâmetros *ad hoc*.

2.2.4 Considerações sobre a existência de SOC na natureza

Inicialmente proposta como uma possível explicação para o ruído $1/f$ presente em diversos fenômenos naturais, a teoria de SOC vem se mostrando muito mais restrita do que inicialmente se esperava [12]. Em parte porque nem todo sistema (experimental ou teórico) que apresenta avalanches distribuídas como leis de potência também apresenta ruído $1/f$ (a pilha de areia, por exemplo, exhibe ruído $1/f^2$); em parte porque ainda não foi possível obter uma teoria geral que prevê o estado SOC a partir de uma transição de fase ordinária para sistemas com as características listadas na subseção anterior [12] (é fácil achar ou sistemas críticos fora do equilíbrio ou sistemas auto-organizados, mas sistemas que se auto-organizam no estado crítico de maneira estável, mesmo que teoricamente, são difíceis de encontrar). Talvez estejamos procurando por SOC através dos ingredientes errados. A teoria de SOC estaria, portanto, incompleta. De qualquer maneira, a ideia de SOC pode servir como uma inspiração para buscar explicações mais completas sobre a auto-organização de sistemas em estados de ordem fractal.

Apesar da presença do ruído $1/f$ ter se tornado algo secundário nos estudos de SOC, alguns experimentos e observações trazem leis de

potência que apresentam claramente a propriedade de escala [12]: meios granulares (e.g. pilhas de arroz), supercondutores, a lei de Gutenberg-Richter para a magnitude de terremotos e dados da precipitação em alguns locais do planeta. Dados confiáveis sobre a dinâmica cerebral (ou de cultura de tecidos cerebrais) só começaram a aparecer nas últimas duas ou três décadas, principalmente com o advento das técnicas de imageamento por ressonância magnética funcional (do inglês, fMRI) e Magnetoencefalografia (do inglês, MEG), e com o aperfeiçoamento das medidas de potenciais elétricos usando arranjos multi-eletrodos (técnica conhecida como *local field potentials*, ou LFP). Diversos modelos de neurônios, sinapses, formação de memórias e funcionamento de subsistemas nervosos apresentam intrinsecamente as características necessárias para obter um sistema SOC. Portanto, a seguir faremos uma breve revisão dos resultados que corroboram a hipótese de um cérebro operando próximo da ou na criticalidade.

2.2.4.1 O caso do cérebro

A estrutura do cérebro é composta por cerca de 86 bilhões de neurônios [72], atingindo uma densidade de aproximadamente 10^5 células por mm^2 de tecido cortical. Cada célula está sujeita a, em média, de 10^3 a 10^4 sinapses, sendo a maioria delas locais (em um raio de aproximadamente 3 mm). Algumas sinapses são, contudo, de longo alcance [73]. Essa estrutura possibilita a formação de memória, seja em padrões temporais, como nos estados de *policronização* [74], seja em padrões espaciais, através do mecanismo de plasticidade sináptica [9, 75, 76]. Correlações espaço-temporais de longo alcance [64, 77–82] revelam um ordenamento global do sistema, apesar da aparente desordem nas conexões.

Ainda, há vários mecanismos responsáveis pela plasticidade sináptica, entre eles o *redimensionamento sináptico*⁵, a plasticidade dependente do tempo de disparo (do inglês, STDP) e a redistribuição sináptica [75]. Todos eles são evidência da *auto-organização* constante do cérebro, cogitando-se que são os mecanismos responsáveis pela memória, pelo processamento de informação [9, 75, 76], e pela adaptatividade de sistemas sensoriais, como o sistema visual [83].

A desordem das conexões está naturalmente presente dado o caráter complexo da conectividade entre as diferentes regiões do cérebro (que discutiremos na Seção 2.4). Essas conexões mudam em diferentes escalas de tempo através de mecanismos de plasticidade [9, 75, 76]

⁵Do inglês *synaptic scaling*.

(desde milissegundos até horas e dias). Uma medida de longo tempo da atividade do cérebro poderia capturar uma amostragem significativa de diferentes configurações da desordem do cérebro, onde poderia ser possível identificar uma região de Griffiths. Entretanto, essa fase ainda não foi observada experimentalmente. A caracterização de uma fase de Griffiths no cérebro fortaleceria a hipótese do cérebro crítico, já que faria com que o estado crítico fosse mais facilmente obtido a partir de mecanismos de ajuste grosso (ao invés de ajuste fino), os quais são comumente presentes em sistemas biológicos [62].

Neurônios, quando estimulados, liberam neurotransmissores na fenda sináptica, possibilitando a passagem do sinal de uma célula para a outra e, conseqüentemente, a propagação do sinal pela rede. Entretanto, a quantidade de neurotransmissores em cada terminal sináptico é limitada e, portanto, existe uma quantidade máxima de neurotransmissores que podem ser liberados no meio extra-celular. Da mesma maneira, a baixa atividade de um dado neurônio aumenta a disponibilidade de neurotransmissores em seus terminais do axônio [84]. A liberação e recaptação de neurotransmissores, além da troca de íons através das membranas dos neurônios conectados, dá origem a um ruído sináptico [9, 85–87]. Este ruído se origina principalmente da perda de neurotransmissores na fenda sináptica após a passagem de um sinal e faz com que a intensidade da sinapse varie estocasticamente com o tempo.

Esses mecanismos sugerem que a atividade cerebral deve ocorrer através de um *equilíbrio dinâmico*, dissipando atividade ou propagando atividade conforme as condições locais de cada sinapse. Usando dados de fMRI, Lombardi *et al.* [88] mostraram que a probabilidade de se obter uma avalanche maior que o tamanho médio de avalanches aumenta significativamente após uma avalanche menor que a média; e, também, a probabilidade de se obter uma avalanche menor que a média aumenta significativamente após obter uma avalanche maior que a média. As seqüências de sucessivas avalanches pequenas ou grandes são extremamente improváveis. Essas observações corroboram a ideia do equilíbrio homeostático do cérebro em torno de um estado estacionário auto-organizado.

Medidas experimentais mostram que a atividade no cérebro se propaga por meio de ondas de disparo intermitentes [3, 89–91]. Essas ondas são originadas por estímulos externos (provenientes do sistema nervoso periférico) ou por flutuações locais. Devido à sua intermitência e ausência de um tamanho definido, Beggs e Plenz [3] batizaram essas ondas de *avalanches neurais* (certamente inspirados pelos trabalhos anteriores de Bak *et al.* [13]).

Os mamíferos estão sujeitos a diferentes condições externas du-

rante seu desenvolvimento, ainda assim seus cérebros apresentam padrões muito similares tanto funcional quanto anatomicamente. É possível, por exemplo, identificar áreas responsáveis por cada um dos sentidos nos cérebros de todos os mamíferos. Portanto, o cérebro se desenvolve de maneira estável (i.e. previsível até certo ponto) apesar das possíveis e prováveis diferenças nas células que formam os sistemas nervosos dos diferentes animais. Essas características do cérebro indicam uma certa independência das condições iniciais e das condições externas [92]. Ainda, o tempo de amadurecimento do cérebro é tão maior quanto maior for o cérebro da espécie [93], da mesma maneira que em alguns modelos de SOC, o estado crítico demora tanto mais tempo para se desenvolver quanto maior o sistema [94].

O sistema auditivo é capaz de identificar sons cuja intensidade varia por milhões e milhões de decibéis. Trabalhos teóricos e experimentais mostraram que o estado crítico otimiza o intervalo de resposta de uma rede de neurônios a estímulos externos [17, 95]. O estado crítico também otimiza processos de aprendizagem [19], quantidade de memória [18, 96], o poder computacional do cérebro [20] e a flexibilidade para o processamento de informação [2, 21]. No Capítulo 3 veremos que o estado crítico também minimiza localmente o tempo de processamento da rede.

A proposta teórica de que o cérebro está operando num estado criticamente auto-organizado já tem mais de vinte anos [22, 23]. As primeiras observações de ruído $1/f$ [77, 97] e indícios de atividade livre de escala [98] no cérebro vieram logo depois. Contudo, as primeiras avalanches neurais distribuídas em lei de potência só foram observadas por Beggs e Plenz [3] em tecido cortical *in vitro* (através de medidas de LFP de baixas frequências) quase uma década depois. Desde então, uma diversidade enorme de modelos para redes de neurônios têm sido propostos. A grande maioria deles reproduz a distribuição de avalanches inicialmente observada em LFPs, mas raros apresentam ruído $1/f$ ou são auto-organizados.

Os eletrodos de LFP medem o potencial elétrico local no meio extra-celular. O sinal de cada eletrodo pode fornecer ou a intensidade de potenciais pós-sinápticos de sinapses sincronizadas (usando um *filtro passa-baixa*) ou os potenciais de ação de neurônios (usando um *filtro passa-alta*) [99]. Devido à baixa frequência dos potenciais pós-sinápticos, eles sofrem menor atenuação ao se propagar pelo meio extra-celular e, por isso, o sinal passa-baixa dos LFP capta atividade dos neurônios próximos, mas também daqueles relativamente distantes. Por outro lado, a alta frequência dos potenciais de ação faz com que eles sejam atenuados muito rapidamente, sendo captados apenas pelos eletrodos extremamente próximos do neurônio que disparou.

Beggs e Plenz [3] usaram filtro passa-baixa para tratar seus dados experimentais e, portanto, a atividade captada pode envolver um grande número de neurônios em volta do eletrodo. Alguns anos depois ao realizar experimentos com macacos *in vivo*, Priesemann *et al.* [100] notaram que se os eletrodos que medem os LFPs estiverem muito distantes um do outro, as avalanches obtidas não seguem uma lei de potência (mesmo usando filtro passa-baixa). Priesemann *et al.* compararam seus dados experimentais com modelos bem estabelecidos de SOC, porém os autores mediram a atividade de apenas alguns sítios desses modelos de modo a imitar o posicionamento dos eletrodos nos cérebros dos macacos. Os modelos de SOC sujeitos a essa *subamostragem* também não apresentaram lei de potência. A explicação sugerida é que a distribuição de avalanches deverá ser enviesada, já que os eletrodos captam poucos neurônios do sistema como um todo. Portanto, avalanches menores são mais frequentes do que se fossem distribuídas com lei de potência. Priesemann *et al.* sugeriram, então, que mesmo um sistema crítico não deve apresentar leis de potência na distribuição de avalanches caso o sistema esteja sujeito a medidas subamostradas⁶. O cérebro é um ótimo exemplo de sistema subamostrado, pois apesar de ter quase 100 bilhões de neurônios, apenas uma pequena fração de seus neurônios pode ter a atividade capturada.

Ribeiro *et al.* [101] obteve sinais LFP de duas áreas do cérebro de ratos principalmente em dois estados (comportando-se livremente e anestesiados). Aplicando um filtro passa-alta, Ribeiro *et al.* garantiu que estava gravando a atividade apenas dos neurônios bem próximos de cada eletrodo e, portanto, distribuições de avalanches subamostradas seriam esperadas. De fato, a distribuição de avalanches de ratos em comportamento livre mostrou uma forma lognormal. Ainda assim, todas as distribuições colapsaram sobre uma única distribuição, quando as grandezas foram reescaladas de maneira apropriada [101]. Para explicar os dados, os autores estudaram um autômato celular probabilístico que, quando completamente amostrado no estado crítico, apresenta distribuição lei de potência para os tamanhos de avalanche. Ao imitar o posicionamento de eletrodos na rede e capturar a atividade de apenas alguns elementos do autômato celular, a distribuição de avalanches se tornou exatamente igual às distribuições obtidas experimentalmente. Aparentemente, o problema de subamostragem estaria resolvido, se não fossem os resultados obtidos para ratos anestesiados. Nessas condições, as avalanches, mesmo subamostradas, apresentaram distribuições lei de potência [101]. O mesmo autômato celular, mas rodando em redes complexas,

⁶Uma *amostra* do sistema é o conjunto dos estados de todos os elementos do sistema em um dado instante. Uma *subamostra* do sistema é o conjunto dos estados de apenas uma parcela muito pequena dos elementos do sistema num dado instante.

também não apresenta subamostragem na forma de lei de potência [102].

Em trabalhos anteriores, nós mostramos que o ruído sináptico pode causar avalanches críticas e suavizar uma transição de fases (o que será tratado em mais detalhes no Capítulo 5). Também confirmamos a hipótese da subamostragem numa rede de neurônios modelados por mapas conectados por sinapses químicas com ruído em redes quadradas. Curiosamente, nós também descobrimos que é possível obter uma lei de potência para avalanches subamostradas, desde que seja mantida uma certa coerência na contagem de neurônios de cada avalanche [103]: se a atividade dos neurônios não considerados na contagem de avalanches for levada em conta apenas para agrupar as avalanches no tempo, a subamostragem da rede mantém o caráter lei de potência da distribuição original, e ainda é possível colapsar as avalanches das amostras e subamostras juntas numa única função de escala (conforme o esperado para sistemas críticos e discutido na Subseção 2.2.2). Apesar desta maneira de realizar a subamostragem não ser o que realmente ocorreria nas medidas experimentais, ela fornece uma pista de que a anestesia, para manter o caráter de lei de potência em condições de subamostragem, deve manter uma certa coerência temporal na atividade dos neurônios que gera as avalanches.

A separação de escalas temporais, típica em modelos de SOC, nem sempre pode ser detectada no cérebro. Avalanches podem ser iniciadas simultaneamente em regiões diferentes do sistema e, eventualmente, elas se sobrepõem. Desde as primeiras medidas de avalanches neurais por Beggs e Plenz [3], o procedimento escolhido para amostrar as avalanches é dividir o tempo em janelas de tamanho dado pela distância temporal média entre eventos na atividade total das medidas [3, 101]. A escolha do tamanho dessas janelas modifica a distribuição de avalanches, seja ela completamente ou subamostrada. Priesemann *et al.* [104] estudaram experimental (LFP de humanos, ratos, gatos e macacos) e teoricamente esse efeito. Priesemann *et al.* adicionaram um processo de Poisson em cada pilha de areia do modelo de Bak *et al.* [13], eliminando a separação de escalas temporais. Nessas condições, a melhor descrição dos dados experimentais se deu quando o modelo é levemente subcrítico [104], além de ter sido possível identificar a variação da distribuição de avalanches em relação ao tamanho das janelas temporais de contagem de avalanches.

Shew *et al.* [67] estudaram o sinal LFP no córtex visual de tartarugas com a retina sujeita a um estímulo constante. Os autores notaram que no início do estímulo, a atividade era tão alta quanto o contraste do estímulo apresentado a retina e a distribuição das avalanches não seguia lei de potência. Porém, após algum tempo, ainda com o estímulo presente, os padrões de disparo mudavam de modo que as avalanches

ficavam mais esparsamente distribuídas no tempo e as distribuições de tamanho e duração de avalanches se convertiam em leis de potência. Shew *et al.* confirmaram esse estudo através de um modelo de campo médio e mostraram que os expoentes das distribuições obtidas seguem a relação de escala de Sethna [Eq. (2.60)], tanto experimental quanto teoricamente.

Nem sempre é possível obter leis de potência para avalanches neurais *in vivo* [105]. Hahn *et al.* estudaram avalanches no córtex visual de gatos através de medidas LFP, mas tomaram cuidado para reduzir os efeitos da subamostragem. Ainda assim, nem todos os gatos mostraram leis de potência na distribuição de avalanches neurais. De qualquer maneira, recentemente alguns autores contestaram a presença de lei de potência nas distribuições de avalanche como sendo uma boa medida da criticalidade [25–27]. Esse assunto será retomado brevemente na Subseção 2.2.4.2 a seguir.

Do ponto de vista meso e macroscópico, Haimovici *et al.* [106], através de fMRI do cérebro humano no *estado de repouso*⁷, mostraram que a correlação espacial escala com o tamanho do sistema. Os autores também propuseram um modelo de autômato celular sobre a rede do *conectoma*⁸ (com neurônios de período refratário estocástico) e obtiveram uma lei para a correlação espacial desse sistema correspondente à experimental. Utilizando MEG, Shriki *et al.* [109] obtiveram também lei de potência para medidas de avalanches do cérebro humano no estado de repouso. Também foi possível obter relações de escala entre os expoentes β e γ (Subseção 2.1.2) através dos mesmos dados experimentais e de dados de LFP para macacos [110]. Entretanto, é importante destacar que o conectoma não é uma estrutura de conexão entre neurônios. As parcelas do cérebro conectadas através do conectoma são grupos de milhões de neurônios. Portanto, as correlações, avalanches e expoentes medidos nesses experimentos são decorrentes da atividade média de cada nó do conectoma como um elemento excitável *per se*.

Há várias revisões que discutem em mais detalhes alguns modelos, resultados e consequências do estado crítico (e, em alguns trabalhos particulares, do estado SOC) em redes de neurônios e outros sistemas em geral [1, 12, 15, 50, 51, 111–114]. Em linhas gerais, todos esses resultados experimentais sugerem que há algo em comum entre sistemas SOC e o cérebro. Mesmo que a teoria de SOC não seja a mais adequada para

⁷O cérebro está no estado de repouso quando não recebe estímulos externos através do sistema nervoso periférico. Geralmente, é apresentado ruído branco por vias auditivas e/ou visuais.

⁸O conectoma é uma rede empiricamente derivada das conexões neuroanatômicas humanas [107, 108].

estudar o cérebro, ou que as avalanches não sejam a melhor maneira de determinar o estado crítico, é fato que o cérebro tende a se auto-organizar em estados que apresentam ordem de longo alcance, seja em dados eletrofisiológicos ou em dados de fMRI. Portanto, uma caracterização precisa do estado crítico em sistemas complexos fora do equilíbrio ainda é necessária. Apesar de teoricamente essa caracterização ser factível, experimentalmente é um trabalho muito custoso – principalmente nas escalas microscópicas.

Conforme sugerem os trabalhos de Haimovici *et al.* [106] e de Shriki *et al.* [109], o cérebro consciente em repouso, saudável, deve estar num estado crítico, ou flutuar em torno desse estado [88]. A falta de criticalidade pode estar relacionada à epilepsia [3, 115], à esquizofrenia [116], a estados inconscientes [117], a depressão [118], a depressão alastrante e a hiperatividade. Portanto, um estudo das transições de fase no cérebro e, em particular, a caracterização detalhada do estado crítico em sistemas complexos fora do equilíbrio, pode ajudar a:

- desenvolver novos e melhores métodos para avaliar e tratar doenças ou distúrbios cerebrais;
 - se o estado saudável do cérebro consciente é crítico, então poderemos avaliar as condições da criticalidade para determinar a saúde cerebral, bem como estudar métodos para restabelecer a criticalidade, caso o cérebro esteja operando em outro regime.
- desenvolver técnicas para restabelecer o estado saudável do cérebro;
 - as causas das avalanches críticas são várias, entre elas a plasticidade [18], dinâmica de neurotransmissores [119–121], a topologia da rede [116], o caráter inibitório ou excitatório das sinapses [122, 123], ruído nas sinapses [68, 101], período refratário variável [106], etc. O estudo desses mecanismos pode revelar maneiras de quantificar o quão fora do estado crítico se encontra o cérebro e como é possível restabelecer esse estado.
- ter novos *insights* sobre os mecanismos do cérebro.
 - caso o cérebro seja um sistema no estado crítico, inferir sua classe de universalidade pode trazer vantagens como a reprodutibilidade do cérebro em menor escala no laboratório através de outros sistemas que compartilham da mesma classe de universalidade; o que, por sua vez, forneceria uma nova maneira de analisar os mecanismos do cérebro e realizar os dois estudos mencionados acima.

2.2.4.2 Avalanches sem lei de potência?

Touboul e Destexhe [25] constestaram a presença de leis de potência nas avalanches como argumento cabal para provar a criticalidade do cérebro, seja em culturas de neurônios ou *in vivo*. Os autores mostraram que a distribuição de avalanches obtida através de LFP poderia ser ajustada a uma lei de potência, mas também poderia ser ajustada a uma distribuição exponencial, já que a forma da distribuição depende de alguns detalhes *ad hoc*, como o limiar para que um pico de LFP seja considerado um disparo. Para sustentar essas afirmações, os autores estudaram dois modelos distintos: uma soma de processos de Poisson (cada um com uma taxa diferente, conhecido como *processo de Disparo* ou *shot noise*) e um processo de Ornstein-Uhlenbeck⁹. Ambos os modelos apresentam distribuições exponenciais de avalanches, as quais se confundem com leis de potência para valores altos do limiar de disparo.

Mais recentemente, Touboul e Destexhe [27] estudaram um conjunto de processos de Poisson independentes, cada um representando um neurônio puramente estocástico independente. Eles verificaram que esse sistema pode apresentar distribuições de tamanho e duração de avalanches com leis de potência, obedecendo a relação de Sethna [Eq. (2.60)], apenas se as taxas do processo de Poisson forem rigorosa e unicamente escolhidas através de um processo de Ornstein-Uhlenbeck, tal que seja possível separar as avalanches visivelmente. Mais uma vez, os autores mostraram que podem existir sistemas não-críticos por construção que apresentam leis de potência (ou falsas leis de potência) nas avalanches.

Por outro lado, Taylor *et al.* [26] mostraram que um dado sistema crítico, por construção, apresenta leis de potência nas suas distribuições de avalanche que não passam em testes estatísticos rigorosos, como os propostos por Clauset *et al.* [125]. Até porque, a distribuição de avalanches do sistema estudado por Taylor *et al.* é dada por funções que lembram leis de potência apenas visualmente. Esses testes são os mesmos utilizados por Touboul e Destexhe [25] para identificar uma boa lei de potência nas distribuições de disparos de LFP e nos modelos derivados de processo de Poisson. Portanto, Taylor *et al.* afirma que um ajuste de lei de potência para as avalanches não passar nesses testes não deve ser argumento para rejeitar a criticalidade do sistema, conforme sustentam Touboul e Destexhe. Dada essa ambiguidade envolvendo a distribuição de avalanches, Taylor *et al.* [26] advoga que marcadores de criticalidade

⁹Um processo de Ornstein-Uhlenbeck descreve o movimento de uma partícula Browniana massiva sob influência de atrito [124]. O processo é estacionário, Gaussiano e Markoviano.

mais bem estabelecidos devem ser usados, como a divergência da susceptibilidade (que vimos na Seção 2.1) ou o *retardamento crítico*¹⁰ (do inglês *critical slowing down*).

Bak *et al.* [13] inicialmente propuseram que essa *dinâmica livre de escala* (identificada através de avalanches lei de potência) ocorreria naturalmente num sistema com correlações temporais de longo-alcance (i.e. um sistema crítico fora do equilíbrio). A presença dessa auto-correlação (que se mostra através do ruído $1/f$), apesar de medida em diversos sistemas naturais [52], dificilmente se verificou em modelos ditos criticamente auto-organizados [12]. Agora, os trabalhos de Taylor *et al.* [26] e Touboul e Destexhe [27] forçam uma revisão extensiva da teoria de Bak *et al.*: existem diversos sistemas críticos fora do equilíbrio [34] e também existem diversos sistemas auto-organizados [70], e também é possível haver modelos criticamente auto-organizados [12, 18, 121]. Mas, de maneira geral, a assinatura dessa auto-organização crítica não é, simplesmente, uma distribuição de avalanches lei de potência. Em outras palavras, a correlação de longo-alcance típica de sistemas críticos não necessariamente implica em um padrão fractal espaço-temporal de um dado sistema nas suas distribuições de tamanho e duração de avalanches.

Apesar da ambiguidade na forma de lei de potência, a hipótese de FSS deve se manter para as distribuições de tamanho e duração de avalanches sobre o ponto crítico. Ou seja, deve existir um tamanho de corte nas distribuições que vai a infinito conforme o sistema aumenta de tamanho. Isso decorre diretamente da divergência do comprimento (e do tempo) de correlação no ponto crítico. Por mais que Touboul e Destexhe [27] tenham mostrado que um conjunto de processos de Poisson independentes seja capaz de gerar avalanches lei de potência, eles não mostraram como essas avalanche escalam com o tamanho do sistema. Certamente, Touboul e Destexhe precisam escolher com precisão as taxas dos processos de Poisson de modo a manter a lei de potência ao aumentar o sistema (se é que será possível manter a lei de potência nesse caso). Num sistema crítico, em contrapartida, não é preciso reajustar nenhum parâmetro do sistema ao aumentá-lo: as grandezas (susceptibilidade, tamanho de corte das avalanches, etc) escalam naturalmente de acordo com as leis que vimos na Seção 2.1 e na Subseção 2.2.2. Ainda, o modelo de Touboul e Destexhe não é capaz de descrever as correlações de longo alcance presentes no cérebro tipicamente obtidas por diferentes grupos e discutidas anteriormente.

A existência de sistemas não-críticos com avalanches lei de po-

¹⁰Retardamento crítico, ou *critical slowing down*, é a divergência do tempo de autocorrelação, τ_c [Eq. (2.48)], conforme o sistema se aproxima do ponto crítico.

tência [27] e a existência de sistemas críticos sem lei de potência nas avalanches [26] em modelos de redes de neurônios força a caracterização da criticalidade do cérebro através de métodos unanimemente aceitos. Por isso, neste trabalho buscaremos transições de fase de segunda ordem através da variação contínua de um parâmetro de ordem junto à divergência da sua susceptibilidade associada. Não nos preocuparemos em modelar a auto-organização nos sistemas que estudaremos, apesar de que vários mecanismos típicos da auto-organização estão presentes no cérebro (como vimos na subseção anterior). Estudaremos também como as distribuições de avalanche escalam com o tamanho do sistema e se modificam de acordo com algum parâmetro de controle (tipicamente, uma intensidade de acoplamento sináptico).

2.3 MODELOS DE NEURÔNIOS E SINAPSES

Apesar de ser formado por diversos tipos de células, o elemento mais importante do sistema nervoso é o neurônio. Principalmente porque os neurônios são capazes de transportar sinais elétricos por grandes distâncias, possibilitando a formação de circuitos neuronais e estruturas corticais e mantendo o sistema nervoso coerentemente conectado como um todo [126, p.1]. Assim, nos limitaremos a aceitar como modelo fundamental do cérebro, ou de subsistemas do cérebro, uma rede de neurônios, pois é através dela que a informação é processada e propagada e as memórias são guardadas [9, 126, 127].

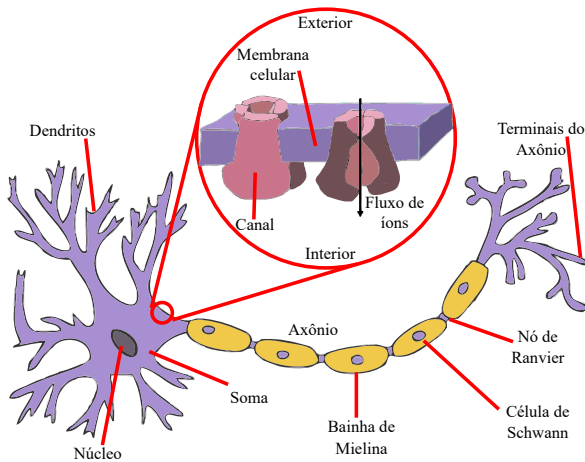
Numa rede, os neurônios se conectam através de estruturas chamadas de *sinapses*. Elas se apresentam de duas maneiras fundamentalmente diferentes: as sinapses químicas e as sinapses elétricas (ou *gap junctions*, do inglês). As duas servem para propagar o sinal elétrico da membrana de um neurônio para a de outro. Nas próximas subseções, serão revisados rapidamente os conceitos básicos do funcionamento de neurônios e sinapses. Esses conceitos servirão de base para introduzirmos um novo modelo de neurônio no Capítulo 4 e para estudarmos a dinâmica de redes de neurônios nos Capítulos 3 e 5.

2.3.1 Neurônios

Existem vários tipos diferentes de neurônios, com diferentes funções e morfologias. A Fig. 3 mostra um esquema simplificado das estruturas presentes nos neurônios. Essas estruturas são comuns a todos os neurônios de interesse neste trabalho. Duas características são essenciais

ao propor qualquer tipo de modelo para algum objeto: a sua estrutura e a sua função quando inserido num meio. No caso de um neurônio, a variável de interesse é o potencial elétrico de sua membrana, já que é essa a grandeza através da qual ele interage com seus vizinhos [127]. É possível propôr modelos que descrevam desde a difusão de íons através da membrana do neurônio até a sua morfologia e organização espacial. Porém, é preciso ter em mente que modelagens muito detalhadas se tornam computacionalmente caras e analiticamente intratáveis [128, 129].

Há duas maneiras para abordar a modelagem de neurônios de compartimento único: (1) parte-se da equação de Hodgkin-Huxley (HH), reduzindo-a a modelos simples; ou (2) constrói-se o modelo a partir de uma equação matemática simples capaz de reproduzir o fenômeno de interesse (i.e. a função do neurônio que se quer modelar, como a propagação do potencial de ação do espaço, ou a forma do potencial de ação no tempo, etc) [129]. Na primeira, o modelo resulta de uma engenharia reversa, onde são identificadas as características estruturais e funcionais mais importantes e o resto é descartado. Na segunda, o modelo parte de uma equação simples onde são adicionados termos para reproduzir as características funcionais e/ou estruturais desejadas. Na primeira abordagem, pode-se também construir modelos mais complexos a partir do modelo de HH [129].



Fonte:

<http://en.wikipedia.org/wiki/File:Neuron_Hand-tuned.svg>

Figura 3. Esquema geral das estruturas presentes num neurônio. Detalhe: canais iônicos (conjuntos de proteínas) por onde ocorre a difusão dos íons através da membrana. Esses canais estão espalhados por toda a membrana do neurônio e não possuem, necessariamente, densidade uniforme.

Hodgkin e Huxley [130] estudaram como o potencial elétrico medido na membrana do neurônio varia em função das correntes iônicas. Para isso, eles injetaram eletrodos numa região muito pequena do axônio gigante de uma lula e realizaram dois procedimentos distintos: manter a corrente fixa a variar o potencial; ou manter o potencial fixo e variar a corrente injetada. Assim, Hodgkin e Huxley obtiveram um modelo para a variação do potencial elétrico na membrana do axônio do neurônio em função do tempo. O modelo de HH consiste num circuito elétrico com um capacitor (para estabelecer o potencial de repouso da membrana) e um par resistor+fonte para cada canal iônico de interesse (sódio, Na^+ , e potássio, K^+). Os outros íons são levados em conta pelo canal de vazamento, com índice L (ver Fig. 4). As condutâncias dos canais iônicos são funções do tempo e do potencial de membrana, V . O resultado é um conjunto de quatro equações diferenciais ordinárias (EDO) extremamente não-lineares [103, 127]. O modelo de HH deu origem a uma família de modelos *baseados em condutância*, cujos parâmetros podem ser diretamente medidos ou calculados a partir de montagens experimentais.

Apesar de ser muito bem detalhado, o modelo HH descreve apenas uma pequena região da membrana celular do neurônio. É possível estender o modelo espacialmente, de acordo com a morfologia do neurônio descrito, conectando tantos circuitos de HH em paralelo quantos forem necessários. Esses modelos estendidos espacialmente são chamados de *modelos compartimentais* [127]. Ainda assim, os modelos compartimentais baseados em condutância continuam sendo simplificações, pois são espacialmente discretos [129].

A abordagem através de modelos por condutância, apesar de bem desenvolvida, apresenta algumas limitações [128, 129]:

- Modelos do tipo HH consistem em muitas EDO's não-lineares aco-

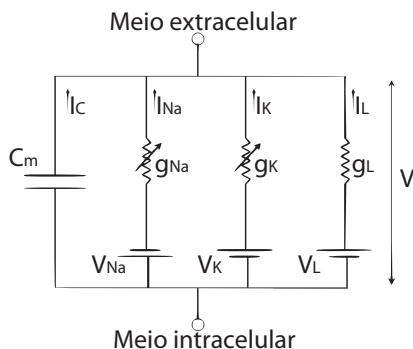


Figura 4. Circuito proposto por Hodgkin e Huxley [130] para descrever uma pequena área da membrana de um neurônio. g_i é a condutância para o íon $i \neq L$, V_i é o potencial de Nernst para o íon $i \neq L$, I_i é a corrente do íon $i \neq L$, V é o potencial de membrana, C_m é a capacitância da membrana. O índice L indica o canal de vazamento, por onde passam outros íons diferentes de Na^+ e de K^+ .

pladas: a simulação de um único neurônio é ordens de magnitude mais custosa do que de modelos mais simples;

- Os dados biofísicos para ajustar os parâmetros (como capacitância, resistências axiais, densidade de canais iônicos, etc.) são escassos e são frequentemente obtidos de diversas montagens experimentais diferentes (com animais diferentes, experimentos *in vitro*, etc.). A maioria dos intervalos utilizados para cada parâmetro são simplesmente palpites bem informados;
- O espaço de parâmetros desses modelos é enorme e sofre do chamado *mal da dimensionalidade* [131]. É muito custoso traçar diagramas de fase completos, já que p parâmetros, por exemplo, resultam em $p(p-1)/2$ planos de parâmetros. O modelo HH, com apenas dois canais iônicos, tem pelo menos $p = 40$ parâmetros [127];
- O conjunto de parâmetros para reproduzir um dado padrão de disparos é subdeterminado. Isso significa que o mesmo comportamento dinâmico pode ser atingido por diferentes conjuntos de parâmetros. Portanto, ajustar esses parâmetros para o comportamento do neurônio pode causar problemas, à medida que o comportamento se reproduz, mas o conjunto de parâmetros não generaliza bem o neurônio real, já que o modelo pode responder diferentemente do neurônio real para outros tipos de entrada.

Outras abordagens de cima para baixo partem do modelo HH, simplificando-o até obter um modelo que reproduz o fenômeno de interesse [129], como o caso do modelo de FitzHugh [132] e Nagumo *et al.* [133] (ambos são o mesmo modelo, mas o trabalho do primeiro é teórico e o do segundo, experimental), o modelo de Morris e Lecar [134] e o modelo de Izhikevich [135]. Por outro lado, a abordagem de baixo para cima começa com McCulloch e Pitts [136]. Esses autores começaram com uma expressão muito simples: um neurônio de dois estados (como um *spin* de Ising) onde 0 representa quiescência e 1 representa disparos a uma taxa constante. Este modelo funciona com tempo discreto e, portanto, é equivalente a um mapa [129].

É possível construir em cima do neurônio de McCulloch-Pitts, adicionando termos de memória (i.e. uma recursividade na variável do potencial de membrana), e criar um elemento com uma dinâmica muito rica. Nesses modelos mais aprimorados, a variável de saída é contínua, não discreta, e representa o potencial da membrana do neurônio (similar ao modelo HH). Nessa mesma abordagem de baixo para cima, surgiram

outros modelos baseados em mapa, como o modelo de Chialvo [137], o modelo de Kinouchi e Tragtenberg [138] (KT), o modelo de Kuva *et al.* [28] (KTz), o modelo de Rulkov [139] e o modelo de Courbage *et al.* [140]. Para uma revisão histórica dessa linha, o leitor é remetido ao trabalho de Girardi-Schappo *et al.* [129]. Em todos esses, a variável de interesse é o próprio potencial de membrana do neurônio.

De maneira geral, podemos separar os neurônios em dois grandes grupos: os *modelos biológicos* e os *modelos formais*. Os biológicos são aqueles derivados de processos físico-químicos, portanto seus parâmetros são diretamente comparáveis com experimentos. Os formais são modelos que reproduzem os comportamentos dinâmicos dos neurônios, mas seus parâmetros não possuem uma ligação direta com experimentos (apesar de poderem ser mapeados nos parâmetros biológicos [103]). Dos modelos listados acima, apenas os modelos de Hodgkin e Huxley [130], o modelo de FitzHugh-Nagumo [132, 133] e de Morris e Lecar [134] são biológicos. Todos os outros são formais, tendo sido inspirados no modelo de HH ou obtidos a partir de estruturas matemáticas simples.

Os modelos formais são úteis para entender a dinâmica dos neurônios do ponto de vista analítico, através das bifurcações dos pontos fixos e ciclos limite [141, 142], obtendo conhecimento sobre porquê os neurônios apresentam comportamentos de *excitabilidade*, *bursting*, *caos*, *ressonância*, etc. Esses modelos também são úteis para simulações de grande escala, pois são muito mais baratos computacionalmente [129]. Aprofundaremos essa discussão e usaremos essas ferramentas para estudar o neurônio proposto no Capítulo 4.

Neste capítulo, adotaremos a notação: $x_i(t) \rightarrow$ potencial elétrico da membrana do neurônio i no instante t medido em *timesteps* (ts); $I_{ext}(t) \rightarrow$ corrente externa aplicada por um eletrodo (ou proveniente de algum ruído externo ao neurônio ou à rede de neurônios). O índice i , portanto, identifica o neurônio numa rede. Vamos, também, assumir que o neurônio é apenas um ponto, desprezando sua extensão espacial, salvo quando explicitamente mencionado (caso do Capítulo 3).

A Fig. 5(a) mostra como tipicamente varia o potencial da membrana de um neurônio, $x_i(t)$, quando recebe um pulso de corrente elétrica como estímulo externo do tipo:

$$I_{ext}(t) = I_0 \delta_{t,t_0} , \quad (2.63)$$

com $t_0 = 10$ ts, onde δ_{t_1,t_2} é o delta de Kronecker. Esse pico é comumente denominado *potencial de ação*, ou simplesmente *spike* ou *disparo*. Logo após o disparo, o sistema entra num estado refratário (cuja duração se encontra destacada nessa mesma figura entre o potencial de membrana

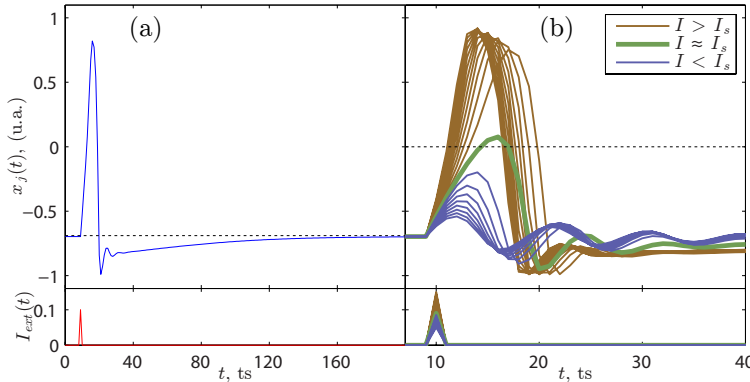


Figura 5. $x_j(t)$ é o potencial elétrico da membrana (topo) e $I_{ext}(t) = I_0 \delta_{t,10}$ é o estímulo externo. (a) Potencial de ação típico (topo) de um neurônio excitável após estímulo externo ($I_0 = 0.1$). (b) Potenciais de ação (topo) devido a diferentes estímulos externos; As curvas azuis não representam disparo ($I_0 < I_s$); curvas laranja representam disparos ($I_0 > I_s$); a curva verde é o limiar $I_0 \approx I_s$.

e a linha pontilhada), em que o neurônio fica imune a qualquer estímulo externo [126, 127]. Algumas células refratárias podem disparar quando o estímulo for suficientemente grande, mas não é algo comum.

O potencial de ação é causado por um desequilíbrio elétrico momentâneo, que por sua vez é causado pela diferença na concentração de íons entre os meios intra e extracelular. Essa diferença causa uma despolarização da membrana que pode ser suficientemente grande para causar o disparo. Após o disparo, as bombas iônicas entram em ação para restaurar o equilíbrio elétrico e, por isso, o neurônio passa pelo período refratário. Entretanto, essas bombas constituem o *transporte ativo de íons* e não entram nas equações de HH [127].

Nem todos os estímulos externos geram disparos – Fig. 5(b). Apenas estímulos de intensidade maior que o *limiar de excitabilidade* ($I_0 > I_s$) é que causarão disparos. Os outros estímulos causarão, em geral, oscilações sublimiáres ou simplesmente uma pequena perturbação na membrana. Neurônios que disparam para estímulos externos são chamados de *excitáveis* [126]. A excitabilidade é consequência de uma *bifurcação* na solução da equação que descreve o neurônio [126, 141, 142]. Um neurônio excitável pode responder de diversas maneiras a diferentes estímulos externos. Veremos isso com mais profundidade no Capítulo 4.

Por outro lado, há neurônios que apresentam comportamento autônomo, e.g. os neurônios *marca-passo* [138]. Vários desses comportamentos estão representados na Fig. 6. Nesses regimes, o neurônio não precisa de nenhum tipo de estímulo externo para realizar seus potenciais de ação. Em geral, os potenciais de ação podem ser periódicos e rápidos ou len-

tos. Podem, também, vir em grupos, ou *rajadas de disparos (bursting)*, que otimizam a transferência de informação entre dois neurônios [143]. O potencial de membrana do neurônio pode variar de maneira caótica, ou também apresentar pequenas oscilações (i.e. oscilações *sublimiaries*). Neurônios cardíacos têm disparos parecidos com os da Fig. 6(e) [144].

2.3.2 Sinapses

No cérebro, os neurônios propagam os seus potenciais de membrana pela rede através de estruturas conhecidas como *sinapses*. As sinapses são ligações entre dois neurônios, podendo ligar axônios a axônios, dendritos, soma, outras sinapses, diretamente na corrente sanguínea ou ao meio extra-celular. As sinapses mais comuns no cérebro de mamíferos ligam terminais do axônio de um neurônio aos dendritos do outro (essas estruturas podem ser localizadas, para um mesmo neurônio, na Fig. 3). O neurônio que envia a sinapse é comumente chamado de *pré-sináptico* e o neurônio que a recebe, *pós-sináptico* [145]. A passagem do potencial de ação do neurônio pré-sináptico para o pós-sináptico pode ser direta (i.e. através das *sinapses elétricas*, ou *gap junctions* [146]) ou indireta (i.e. através das *sinapses químicas* [145]). A Fig. 7 mostra um esquema do funcionamento de ambos os tipos de sinapse.

A maioria dos modelos de neurônios propostos traz uma maneira particular de inserir a corrente elétrica externa (devida a interações sinápticas ou a estímulos externos) nas suas equações. Em todas elas, podemos assumir que há uma corrente elétrica total, $I_i(t)$, na membrana

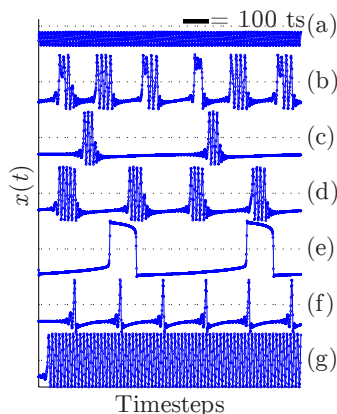
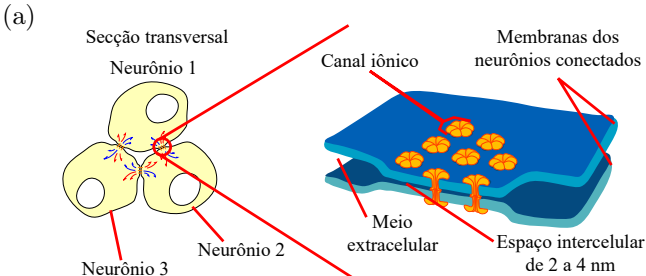
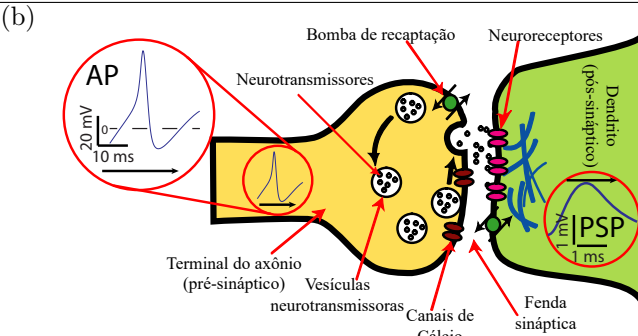


Figura 6. Comportamentos típicos de neurônios autônomos. (a) oscilações sublimiaries; (b) *bursting* caótico; (c) *bursting* lento; (d) *bursting*; (e) disparos cardíacos; (f) disparos lentos; (g) disparos rápidos.



Fonte: <http://en.wikipedia.org/wiki/File:Gap_cell_junction-en.svg>



Fonte: <http://en.wikipedia.org/wiki/File:Synapse_Illustration_unlabeled.svg>

Figura 7. (a) Esquema da sinapse elétrica: as membranas de ambos os neurônios estão conectadas através de *gap junctions*, que permite a troca de íons entre as duas células e propaga o potencial de ação. (b) Esquema da sinapse química: o potencial de membrana se propaga pelo axônio do neurônio pré-sináptico na direção dada pela seta preta no detalhe (amarelo), liberando moléculas neurotransmissoras que são captadas pelos neuroreceptores dos dendritos do neurônio pós-sináptico (verde), gerando um potencial pós-sináptico no dendrito do neurônio vizinho. AP→potencial de ação; PSP→potencial pós-sináptico.

do neurônio i [129]:

$$I_i(t) = I_{ext}(t) + \sum_{\langle j \rangle} Y_{ij}(t), \quad (2.64)$$

onde $I_{ext}(t)$ é o estímulo externo, $Y_{ij}(t)$ é a corrente sináptica do neurônio j (pré-sináptico) sobre o neurônio i (pós-sináptico) e a soma é sobre os primeiros vizinhos. Para uma revisão sobre diversos modelos de acoplamentos entre neurônios e seus usos, o leitor é direcionado a Roth e van Rossum [147] e a Girardi-Schappo *et al.* [129].

As sinapses têm duas funções básicas: excitar ou inibir o neurônio vizinho. Sinapses excitatórias despolarizam a membrana do neurônio pós-sináptico, de modo a promover (ou facilitar) um potencial de ação. Sinapses inibitórias hiperpolarizam a membrana do neurônio pós-

sináptico, de maneira a inibir a geração de um potencial de ação. Porém, alguns neurônios são também excitáveis por correntes negativas (que hiperpolarizam suas membranas), desde que a corrente tenha magnitude suficientemente grande. Dessa maneira, quando a corrente inibidora cessa, o potencial de membrana, ao retornar para seu valor de repouso, realiza um *disparo de rebote* (do inglês *rebound spike*) antes de atingir o equilíbrio [126] – ver Fig. 8, curva sólida com $G = -0.008$.

2.3.2.1 Sinapses elétricas

O acoplamento *difusivo, elétrico* ou por *gap junction*, é intermediado por um canal especial formado por proteínas conexas [146] – ver Fig. 7(a). Esses são canais passivos entre células vizinhas, permitindo fluxo de íons e pequenas moléculas entre ambas. Por conectar diretamente a membrana dos neurônios vizinhos, a velocidade da passagem do potencial de ação é maior do que nas sinapses químicas.

A *corrente pós-sináptica* (do inglês, PSC) de sinapses elétricas Ohmicas é geralmente modelada por [146]:

$$Y_{ij}(t) = G_{ij} [x_j(t) - x_i(t)] , \quad (2.65)$$

onde x_i é o potencial de membrana pós-sináptico, x_j é o potencial de membrana pré-sináptico e $G_{ij} > 0$ é a condutância total da *gap junction* (ou *constante de acoplamento*). Se a Eq. (2.65) não levar em conta o termo $-x_i(t)$ (o potencial da membrana do neurônio que recebe a conexão), o acoplamento é dito ser *acoplamento por pulso* (ou *pulse coupling*) [129].

2.3.2.2 Sinapses químicas

Quando há uma ligação química – Fig. 7(b) – as membranas de ambos os neurônios não se tocam, mas ficam muito próximas formando a *fenda sináptica*. O potencial de ação do neurônio pré-sináptico libera moléculas *neurotransmissoras* nessa fenda. O neurônio pós-sináptico possui moléculas *neurorreceptoras*. Pode-se pensar nessas moléculas como um par chave-fechadura: cada tipo de molécula neurotransmissora só é captada por um tipo correspondente de molécula neurorreceptora. Todas essas moléculas são proteínas [145].

Os neurorreceptores do neurônio pós-sináptico desencadeiam nele uma reação química, gerando um potencial pós-sináptico (do inglês,

PSP) no dendrito dessa célula através de uma PSC. Esse potencial gerado eventualmente se soma com outros potenciais provenientes de outras sinapses durante sua propagação até o corpo celular. No corpo celular, um potencial de ação pode ser iniciado caso o potencial que o atingiu seja maior que um limiar (caso o neurônio seja excitável, como vimos – Fig. 5). Por fim, os neurotransmissores se desligam dos neuroreceptores e voltam para dentro de novas vesículas no neurônio pré-sináptico. Há perdas no processo de liberação e recaptação de neurotransmissores [9, 145, 148]. A resposta do neurônio pós-sináptico sujeito a uma sinapse química é mais demorada do que quando sujeito a uma sinapse elétrica.

A PSC de uma sinapse química é dada por [147]:

$$Y_{ij}(t) = G_{ij}(t) [x_i(t) - E_j] , \quad (2.66)$$

onde $G_{ij}(t)$ é a condutância da sinapse, $x_i(t)$ é o potencial de membrana pós-sináptica e E_j é o potencial de reversão. O valor de E_j define o caráter excitatório ou inibitório da sinapse. O potencial de reversão é o valor de potencial a partir do qual o fluxo iônico inverte, fazendo com que o potencial de membrana tenda a voltar para o equilíbrio. Modelos que descrevem a corrente sináptica através da Eq. (2.66) são chamados de *baseados em condutância*.

A condutância, $G_{ij}(t)$, é dada por uma das seguintes maneiras [129, 147]:

- uma subida instantânea seguida de um decaimento exponencial:

$$G_{ij}(t) = [G_{ij}(t_j) + \Delta G] \exp\left(-\frac{t-t_j}{\tau}\right) \Theta(t-t_j) , \quad (2.67)$$

onde ΔG é o incremento instantâneo em $G_{ij}(t)$ quando há disparo no neurônio pré-sináptico j no tempo t_j , τ é o tempo de decaimento característico e $\Theta(t)$ é a função de Heaviside;

- uma função *alfa* (subida e descida suaves):

$$G_{ij}(t) = \bar{G}_{ij} \frac{t-t_j}{\tau} \exp\left(-\frac{t-t_j}{\tau}\right) , \quad (2.68)$$

onde \bar{G}_{ij} é o parâmetro de escala da condutância e τ é o tempo de decaimento característico;

- uma diferença de exponenciais:

$$G_{ij}(t) = \bar{G}_{ij} \left[\exp\left(-\frac{t-t_j}{\tau_f}\right) - \exp\left(-\frac{t-t_j}{\tau_g}\right) \right], \quad (2.69)$$

onde \bar{G}_{ij} é o parâmetro de normalização e escala da condutância e τ_f e τ_g são os tempos característicos de subida e decaimento da sinapse, respectivamente.

As Eqs. (2.67) a (2.69) são funções bem definidas, mas, na prática, são difíceis de implementar numa simulação. Por isso, as condutâncias são incluídas na simulação através de duas EDO's acopladas,

$$\begin{aligned} \frac{dG_{ij}}{dt} &= -\frac{1}{\tau_f} G_{ij} + h_{ij}, \\ \frac{dh_{ij}}{dt} &= -\frac{1}{\tau_g} h_{ij} + \bar{G}_{ij} \Theta(x_j), \end{aligned} \quad (2.70)$$

onde $\Theta(x)$ detecta o disparo no neurônio vizinho. Discretizando essas EDO's,

$$\begin{aligned} G_{ij}(t + \Delta t) &= \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau_f}\right) G_{ij}(t) + \Delta t h_{ij}(t), \\ h_{ij}(t + \Delta t) &= \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau_g}\right) h_{ij}(t) + \Delta t \bar{G}_{ij} \Theta(x_j(t)), \end{aligned} \quad (2.71)$$

onde Δt é o passo de tempo. Essas equações apresentam duas soluções: Eq. (2.68) para $\tau_f = \tau_g = \tau$ e Eq. (2.69) para $\tau_f \neq \tau_g$.

Ainda, a PSC de uma sinapse química pode ser modelada, em boa aproximação, diretamente pela Eq. (2.70) ou pela Eq. (2.71) [28, 147], dando origem aos *modelos baseados em corrente*. Ou seja,

$$\begin{aligned} Y_{ij}(t + \Delta t) &= \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau_f}\right) Y_{ij}(t) + \Delta t h_{ij}(t), \\ h_{ij}(t + \Delta t) &= \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau_g}\right) h_{ij}(t) + \Delta t G_{ij} \Theta(x_j(t)), \end{aligned} \quad (2.72)$$

onde G_{ij} agora é uma constante de acoplamento (a condutância) e $Y_{ij}(t)$ é a PSC. Neste caso, o caráter inibitório ou excitatório da sinapse é dado pelo sinal de G_{ij} , assim como nas sinapses elétricas.

A Fig. 8(a) mostra uma rede simples, onde há um neurônio central (preto, índice 1) enviando sinapses para outros quatro neurônios (índices 2, 3, 4 e 5). Os neurônios mostrados em azul (2 e 3) recebem sinapses inibitórias, enquanto que os em laranja (4 e 5) recebem sinapses excitató-

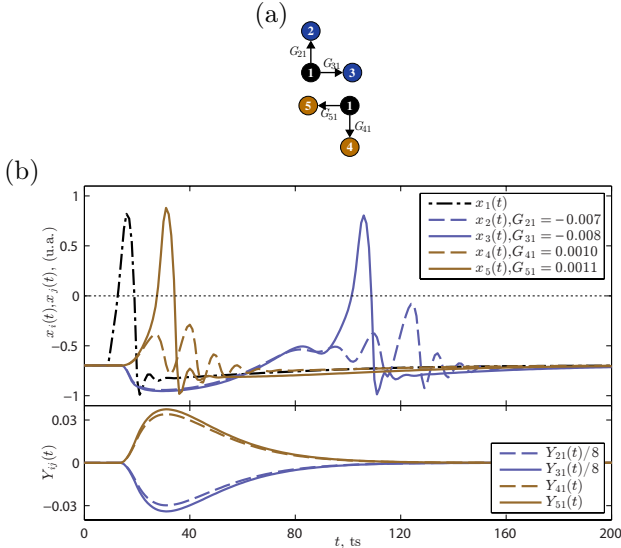


Figura 8. Efeitos da sinapse química na vizinhança do neurônio 1 (preto, $-\cdot-$). (a) Estrutura da rede com sinapses – Eq. (2.72) – partindo do neurônio 1 (pré-sináptico) para os neurônios 2 e 3 (sinapse inibitória) e 4 e 5 (sinapse excitatória), com parâmetros $\tau_{f,g} = 15$, $\Delta t = 1$ e G_{ij} conforme no painel (b). (b) O disparo do neurônio 1 ($-\cdot-$), no quadro de cima, gera as correntes sinápticas no quadro de baixo. Estas geram (—) ou não (—) disparos nos neurônios vizinhos. Sinapses excitatórias estão em laranja e inibitórias em azul. Note que as correntes sinápticas inibitórias estão divididas pelo fator 8 para caber no gráfico, além de gerarem resposta nos neurônios pós-sinápticos muito mais tarde em relação às excitatórias.

rias. As constantes de acoplamento são $G_{21} = -0.0070$, $G_{31} = -0.0080$, $G_{41} = 0.0010$ e $G_{51} = 0.0011$ e as constantes de tempo são $\tau_{f,g} = 15$ para todas as sinapses. $Y_{ij}(t)$ é dada pela Eq. (2.72) com $\Delta t = 1$.

A Fig. 8(b) mostra o potencial elétrico na membrana dos cinco neurônios e as PSC's provenientes do neurônio 1 devido a um pulso de estímulo [Eq. (2.63)] aplicado ao neurônio 1. O painel de cima mostra os disparos dos neurônios, $x_i(t)$ e $x_j(t)$, e o painel de baixo mostra as correntes sinápticas, $Y_{ij}(t)$, geradas pelo disparo do neurônio pré-sináptico (curva $-\cdot-$ preta). As cores das curvas correspondem às cores da rede na Fig. 8(a). A diferença entre as curvas sólidas e tracejadas é que sólidas estão acima do limiar de disparo e tracejadas, abaixo.

O disparo do neurônio 1, pré-sináptico, gera as quatro correntes, $Y_{21}(t)$ e $Y_{31}(t)$, inibitórias, e $Y_{41}(t)$ e $Y_{51}(t)$, excitatórias. A corrente $1 \rightarrow 2$ hiperpolariza o potencial da membrana do neurônio 2, mas não é intensa o suficiente para causar um disparo de rebote quando a corrente cessa e o neurônio tende a voltar ao seu potencial de repouso (curvas $--$ azuis em ambos os painéis). A corrente $1 \rightarrow 3$ é minimamente mais

intensa que a $1 \rightarrow 2$ e acaba causando um disparo de rebote em 3. A corrente $1 \rightarrow 4$ despolariza a membrana, rapidamente causando uma resposta no neurônio 4; porém a corrente não é intensa o suficiente para causar um disparo. A corrente $1 \rightarrow 5$ é levemente mais intensa que a $1 \rightarrow 4$ e, portanto, causa um disparo no vizinho rapidamente. Além de ilustrar o funcionamento das sinapses químicas, diferenciando sinapses excitatórias de inibitórias, a Fig. 8 também mostra o fenômeno de disparo de rebote (devido às ligações inibitórias) e o fenômeno de excitabilidade (uma pequena diferença na corrente externa gera um potencial de ação).

Há vários mecanismos capazes de ajustar as condutâncias das sinapses em resposta a disparos em ambos os neurônios pré e pós-sinápticos [76, 149, 150]. Esses mecanismos são responsáveis pela *plasticidade sináptica* e são a explicação mais aceita para como o cérebro guarda memórias e apreende novas informações [18, 19]. As regras de aprendizagem para guardar memórias de longo-termo foram inicialmente propostas por Hebb [151], e por isso são conhecidas como *regras de Hebb*. Outras regras mais recentes levam em conta mudanças muito mais rápidas nas sinapses, decorrentes imediatamente do disparo (ou não) efetuado por um neurônio pós-sináptico. Muitas dessas regras são utilizadas em modelos que buscam SOC no cérebro [18, 96, 120, 121, 152], mas como estamos interessados apenas na caracterização do estado crítico (e não em como redes podem se auto-organizar), não vamos entrar em detalhes dessas regras.

2.4 REDES

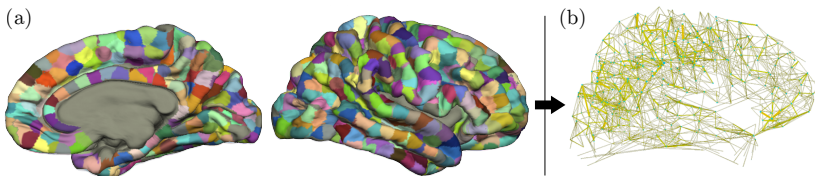
Redes são estruturas abstratas formadas por *nós* e *arestas* [48, 153, 154]. Os nós também são chamados de sítios ou elementos da rede (*spins*, átomos, neurônios, etc) e as arestas são as ligações ou acoplamentos (interação de dipolo magnético ou elétrico, ligações químicas, sinapses, etc). Modelos de sistemas físicos do estado sólido, em geral, são construídos sobre redes ditas regulares: rede hipercúbicas, triangulares, hexagonais, helicoidais, etc [36]. Por outro lado, fenômenos sociais e biológicos, quando representados em termos de agentes que interagem entre si, revelam um grau de desordem na organização dessas interações. Diferentemente dos sólidos, nem sempre a posição de um certo agente numa rede é correspondente a sua posição espacial.

Por exemplo, podemos pensar numa rede de aeroportos, onde dois aeroportos interagem se existe pelo menos um voo entre eles, por mais distantes que eles sejam. Recentemente, Hagmann *et al.* [107] identificaram o padrão anatômico de conexão entre 998 regiões do cérebro

humano (Fig. 9), mostrando que, pelo menos do ponto de vista meso e macroscópico, a rede do cérebro não é regular [108]. Três propriedades importantes são comumente usadas para caracterizar o *grau de ordenamento* na rede: a *conectividade* (quantidade de vizinhos k_i que cada elemento i possui); o *coeficiente de clustering* (tendência de um elemento formar um aglomerado completamente conectado com todos os seus vizinhos (é definido como $C_i = 2q_i/[k_i(k_i - 1)]$ onde i tem k_i vizinhos e há q_i conexões totais dos vizinhos de i entre si); e o *menor caminho médio* (quantidade média de nós entre quaisquer dois elementos da rede; se as conexões tiverem pesos, a menor distância média deve levá-los em conta) [48].

Desde os anos 50, esses fenômenos eram modelados através de padrões de conexão aleatórios [48]: cada par de N elementos se conecta com probabilidade p , deixando a rede com aproximadamente $pN(N - 1)/2$ conexões. Se cada elemento da rede tiver k_i vizinhos, a distribuição $\mathcal{P}(k_i)$ dessa rede aleatória é uma distribuição de Poisson. Nas redes regulares, o número de vizinhos é fixo e igual para todos os elementos (ignorando os elementos da borda) e é também chamado de *número de coordenação*. A menor distância média entre dois elementos de uma rede aleatória é da ordem de $\ln N$ (portanto é sempre pequena, mesmo quando $N \gg 1$). Já em redes regulares, essa distância é, em geral, da ordem de N [48]. O coeficiente de *clustering* é a própria probabilidade de conexão $C = \langle C_i \rangle = p$ para redes aleatórias, enquanto que para redes regulares, pode inclusive ser zero (como é o caso da rede quadrada).

Acontece que muitas das redes observadas têm esses três parâmetros diferentes tanto do conjunto de parâmetros das redes aleatórias, quanto do conjunto das redes regulares. Esse é o caso tanto do cérebro [108], quanto dos aeroportos [155], e de várias outras redes, tais como redes de amigos/conhecidos, redes de atores de Hollywood, a internet/web, redes de coautoria, redes de reações químicas entre proteínas



Fonte: Hagmann *et al.* [107].

Figura 9. (a) As 998 minirregiões do córtex cerebral humano usadas para inferir o conectoma (colorido). (b) A rede do conectoma calculada por Hagmann *et al.* [107]: o centro de cada região colorida em (a) é um nó (pontos em verde) e as arestas, em amarelo, são as ligações inferidas por imageamento por difusão espectral.

de uma célula, etc [48]. Essas redes apresentam, em geral, pequeno menor caminho médio, grande coeficiente de *clustering* e distribuição de vizinhos conforme leis de potência [48]. Elas são, portanto, chamadas de *redes complexas*.

Dois modelos principais foram propostos para descrever as propriedades de redes complexas: o de Watts e Strogatz [156] (WS) e o de Barabási e Albert [157] (BA), e suas adaptações [158, 159]. O modelo WS descreve bem o menor caminho médio e o coeficiente de *clustering* das redes complexas, mas falha em descrever a distribuição $\mathcal{P}(k_i)$. Já o BA, descreve bem o menor caminho médio e a distribuição de vizinhos, mas tem um coeficiente de *clustering* que cai com uma lei de potência em N . Apesar de ambas terem um pequeno menor caminho médio, apenas a rede de WS ficou conhecida como *rede de mundo pequeno*.

Alguns cálculos analíticos para modelos de redes de neurônios são feitos em redes de campo médio (em que todos os neurônios se conectam com todos, e.g. Levina *et al.* [120]) ou em redes aleatórias (e.g. Kinouchi e Copelli [17]). O modelo estudado no Capítulo 5 será construído sobre uma rede quadrada (por ser mais fácil definir sua dimensionalidade) e também sobre uma rede de BA. O modelo estudado no Capítulo 3 será construído sobre uma rede neural biologicamente inspirada, tendo sido inicialmente proposto por Andreatza e Pinto [160]. A seguir, revisaremos rapidamente as principais características de redes quadradas e de BA para servir de base para a discussão dos resultados nos próximos capítulos.

2.4.1 Redes Regulares

A principal característica das redes regulares é sua conectividade constante ($k_1 = \dots = k_N$), exceto quando a rede possui uma fronteira. Sobre essa fronteira, pode-se impor diferentes *condições de contorno* (CC). A CC periódica conecta sítios de uma fronteira com os sítios da fronteira oposta, formando um toro – Fig. 10(a). Redes com CC livres representam sistemas finitos e isolados, geralmente dissipando energia (ou atividade) nos elementos de fronteira – Fig. 10(b).

Cada elemento de uma rede quadrada está localizado numa linha e numa coluna, como numa matriz, e seu índice é $i = b + aL$, onde a é a linha e b a coluna onde está o elemento, e L é o tamanho linear da rede, tal que $N = L^2$. Para CC periódica, o elemento na posição (a, b) se liga com quatro outros elementos, $(a - 1, b) \bmod L$, $(a + 1, b) \bmod L$, $(a, b - 1) \bmod L$ e $(a, b + 1) \bmod L$, onde \bmod é a função resto. Para CC livre, as ligações de fronteira não existem.

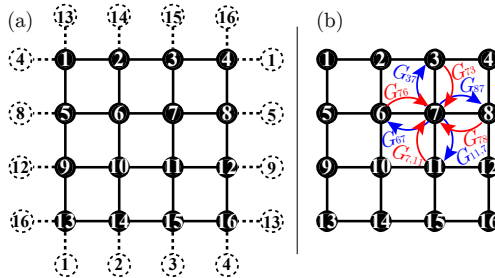


Figura 10. Rede quadrada. (a) Com CC periódica (os elementos pontilhados não são novos elementos, são apenas cópias dos elementos de mesmo índice na rede) e (b) com CC livre. Em (b) estão representadas as conexões G_{ij} que seriam dadas, por exemplo, pelas Eqs. (2.65) ou (2.72).

São características de redes regulares: conectividade constante e pequena (existem apenas ligações de pequena distância, entre vizinhos espacialmente próximos), coeficiente de clusterização pequeno (pois há poucas ligações na vizinhança de cada elemento), simetria de translação (em redes infinitas, ou no volume de uma rede com CC livre), grande menor caminho médio (pois é preciso passar por vários elementos da rede ao tentar atravessá-la).

2.4.2 Rede de Barabási-Albert

São redes em que cada elemento i possui k_i vizinhos, tal que k_i é uma variável aleatória com distribuição $\mathcal{P}(k_i)$ dada por uma lei de potência:

$$\mathcal{P}(k_i) \sim k_i^{-\theta}. \quad (2.73)$$

Por isso, também é conhecida como rede *livre de escala*. O modelo de BA consiste em construir uma rede de N sítios começando com u sítios. Cada novo sítio adicionado se conecta a outros u sítios selecionados com base na quantidade de vizinhos de cada sítio. A probabilidade, $\Pi(k_i)$, de um elemento da rede receber uma nova conexão é:

$$\Pi(k_i) = \frac{k_i}{\sum_j k_j}, \quad (2.74)$$

onde a soma é sobre todos os elementos atualmente presentes na rede. Elementos com mais vizinhos têm maior probabilidade de receber uma nova conexão, enquanto que elementos com poucos vizinhos têm baixa probabilidade de receber uma nova conexão, daí chama-se este algoritmo de *agregação preferencial*. Quando a rede atinge a quantidade de elemen-

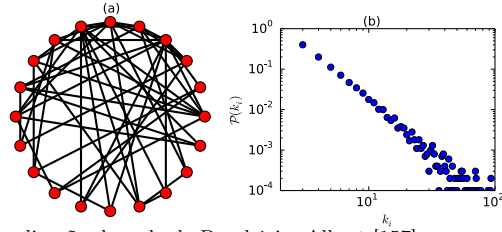


Figura 11. Uma realização da rede de Barabási e Albert [157] com $u = 3$. (a) Realização com $N = 20$ para visualizar a rede em forma de anel (cada elemento é um círculo vermelho e cada conexão é uma aresta preta) e (b) $N = 10^4$ para visualizar a distribuição da conectividade dos elementos da rede, $\mathcal{P}(k_i)$.

tos desejada, N , o algoritmo para. A rede estará, portanto, com uma distribuição de k_i dada pela Eq. (2.73). O expoente resultante desta distribuição é sempre $\theta = 3$ e é independente de u [48].

A Fig. 11(a) mostra uma montagem específica da rede, com $N = 20$ e $u = 3$, enquanto que a Fig. 11(b) mostra a distribuição $\mathcal{P}(k_i)$ para uma rede BA com 10 mil elementos. Mesmo tendo poucos elementos, $\mathcal{P}(k_i)$ já assume a forma de uma lei de potência. Ainda, é possível notar que o canto superior direito da rede em (a) possui mais conexões do que o resto da rede.

São propriedades desta rede: baixo coeficiente de clusterização ($C = \langle C_i \rangle \sim N^{-3/4}$ [48]), pequeno menor caminho médio, conectividade alta, tendo k_i distribuído de acordo com uma lei de potência com expoente $\theta = 3$ e estrutura hierárquica. Vale lembrar que, por serem construídas através de um processo estocástico, estas redes ficam diferentes para cada simulação. Contudo, suas propriedades se mantêm. Holme e Kim [159] propuseram uma rede com essas mesmas propriedades, porém com a possibilidade de controlar o coeficiente de *clustering* da rede.

3 FASE DE GRIFFITHS E CORRELAÇÕES EM UM MODELO DO CÓRTEX VISUAL

A visão é um dos sentidos de mais fácil acesso nos humanos, símios e macacos, animais frequentemente utilizados nos mais diversos experimentos em todo o mundo [161–163]. Em relação aos outros sentidos, a visão é mais acessível para se produzir estímulos para os experimentos, e também para medir a resposta do sujeito, seja por meio subjetivo (através de uma ação do sujeito, como apertar botões) ou por meio objetivo (através de EEG, MEG, fMRI ou LFP).

Os nervos ópticos atravessam o cérebro, cruzando-se, passando pelo núcleo geniculado lateral e chegando até a parte traseira do córtex. O primeiro estágio do processamento cortical visual ocorre na *área visual primária* (V1) [161, 164]. O sinal processado pelo V1 é passado adiante para a área secundária do córtex visual (V2), e assim por diante. O V1 é responsável, entre outras coisas, por reconhecer e diferenciar a forma de objetos [164].

Há vários modelos para o córtex visual [163]. Em particular, escolhemos o modelo de Andreazza e Pinto [165], originalmente proposto para estudar avalanches neurais no V1 [160, 165–167]. O modelo é *biologicamente inspirado*, no sentido de que a rede é organizada em camadas (inclusive com uma recorrência) e colunas como é esperado experimentalmente [92]. Ainda, os parâmetros usados nesse modelo ou são ajustados a experimentos ou foram medidos diretamente por técnicas experimentais [161, 168–171]. Nosso parâmetro de controle para estudar a transição de fase será o *potencial pós-sináptico excitatório* (do inglês, EPSP) e a região crítica foi encontrada para valores de EPSP próximos aos valores médios de EPSP no córtex de mamíferos (EPSP ≈ 1 mV [171–173]). Um cálculo de *campo médio* fornece uma aproximação para o valor de EPSP em que ocorre a transição de fases. Definiremos um parâmetro de ordem e uma susceptibilidade conforme discutimos na Seção 2.1 e calcularemos seus expoentes críticos. Estudaremos também as distribuições de avalanches para verificar seu *scaling* e se seguem leis de potência, conforme discutimos na Seção 2.2. Por fim, mostraremos que as avalanches desse modelo apresentam correlação de longo alcance e ruído $1/f^b$ com $0.2 \leq b \leq 1.3$, o que também é esperado experimentalmente [64, 77, 79, 82, 97]. Descreveremos a estrutura do modelo no Apêndice A e na próxima seção nos limitaremos a descrever apenas a parte dinâmica do modelo.

Andreazza e Pinto [160] definiram uma avalanche como toda a atividade da rede decorrente de um único estímulo. Neste trabalho,

nós redefiniremos o conceito de avalanches para que seja mais próximo do conceito utilizado experimentalmente [3, 100, 101]. Interessantemente, as avalanches emergem espontaneamente depois de um *flash* apresentado à *retina* do modelo, ao invés de ter que impor artificialmente um estímulo de Poisson para causar as avalanches como na maioria dos modelos de avalanches neurais críticas (ver, por exemplo, [17, 18, 67, 68, 101, 120, 121, 174, 175]). Assim, as avalanches constituem um mecanismo essencial através do qual a informação é processada neste modelo.

Agradecemos ao professor Leonel T. Pinto, do Neurolab, e à Janaina Andrezza por cederem o código inicial do programa em que foram feitas várias otimizações e implementados os cálculos de interesse para o desenvolvimento deste capítulo. Alguns resultados apresentados aqui foram obtidos e analisados junto com Germano S. Bortolotto (atualmente estudante de doutorado) e Jheniffer J. Gonsalves (atualmente estudante de iniciação científica) – ambos do nosso grupo. Nesses casos, indicaremos explicitamente a participação deles durante o texto. Os resultados deste capítulo estão submetidos para publicação em dois artigos, um dos quais já está publicado [176]. O outro está publicado em forma de *pre-print* [177].

3.1 DINÂMICA DO MODELO

O modelo de Andrezza e Pinto [160] para o córtex visual de mamíferos consiste de camadas quadradas interconectadas entre si (cada uma de tamanho linear L). Elas propagam o sinal direcionadamente partindo da retina até o V2. Apenas quatro camadas são consideradas (correspondentes ao caminho de reconhecimento de forma), sendo o núcleo geniculado lateral (*LGN*) do tálamo e outras três que se encontram no V1: as camadas *II/III*, *IVC β* e *VI*. A camada *LGN* é composta apenas por seus neurônios parvocelulares, os quais enviam sinapses principalmente para a camada *IVC β* do V1 [161, 168–170]. A densidade de botões sinápticos nos dendritos também é inspirada em experimentos [161, 168–170]. A rede tem um total de $N = 4L^2$ neurônios e forma colunas quadradas devido à limitação imposta sobre o campo excitatório¹ em camadas adjacentes de cada neurônio do modelo. Cada coluna tem $N_c \approx 200$ neurônios. Então, uma rede com $L = 99$ tem aproximadamente $N = 4 \times 10^4$ neurônios e 32.5×10^6 sinapses no total. Outros detalhes sobre a rede estão no Apêndice A.

¹Cada neurônio envia sinapses dentro de uma região quadrada limitada de $l^2 = 7 \times 7$ neurônios na camada adjacente. Ver mais no Apêndice A.

Cada neurônio i é composto de dendritos compartimentais [$d_m^{(i)}(t)$; $m = 1, \dots, 100$, Eq. (3.1)], o corpo celular (ou *soma*) [$v_i(t)$, Eq. (3.2)] e axônios compartimentais [$a_k^{(i)}(t)$; $k = 1, \dots, 10$, Eq. (3.3)]. As variáveis $d_m^{(i)}(t)$, $v_i(t)$ e $a_k^{(i)}(t)$ representam os valores locais do potencial pós-sináptico (nos dendritos) e do potencial de ação na membrana do neurônio i (soma e axônio) no instante t . O potencial de ação avança um compartimento por passo de tempo t , vindo de dendritos através do soma em direção ao último compartimento axônico:

$$d_k^{(i)}(t+1) = \lambda \left[d_{k-1}^{(i)}(t) + E \sum_{j,n} a_n^{(j)}(t) \right], \quad (3.1)$$

$$v_i(t+1) = \begin{cases} \Theta \left(d_{100}^{(i)}(t) - v_T \right) & , \text{ se } v_i(t) = 0, \\ -R & , \text{ se } v_i(t) = 1, \\ v_i(t) + 1 & , \text{ se } v_i(t) < 0, \end{cases} \quad (3.2)$$

$$a_k^{(i)}(t+1) = \Theta(v_i(t)) \delta_{k,1} + a_{k-1}^{(i)}(t), \quad (3.3)$$

onde $d_0(t) = a_0(t) = 0$ são as condições de contorno sobre os dendritos e axônios, $\lambda = 0.996$ é a constante de atenuação (escolhida para ajustar o experimento de Williams e Stuart [171]; Apêndice A), $\Theta(x)$ é a função degrau de Heaviside, $\delta_{i,j}$ é o delta de Kronecker, $v_T = 10$ mV é o limiar de disparo suficiente para gerar um disparo no início do axônio [178, 179], R é o período refratário em passos de tempo tal que não haja atividade recorrente no *loop* entre as camadas e $E > 0$ é o EPSP (parâmetro de controle). A soma dupla na Eq. (3.1) é sobre todos os compartimentos axonais de todos os neurônios pré-sinápticos j conectados ao compartimento k do dendrito pós-sináptico. A diferente quantidade entre compartimentos dendríticos e axonais leva em conta a velocidade do sinal ao se propagar por eles [180].

As condições iniciais são $a_k^{(i)}(0) = d_m^{(i)}(0) = v_i(0) = 0 \forall (k, m, i)$. Um quadrado de 30×30 fotorreceptores na camada de entrada (ver no Apêndice A) – correspondente a uma região de 3×3 neurônios no *LGN* – é piscado próximo ao canto (ou no centro) da camada de entrada para começar a atividade. Os resultados obtidos são estáveis para qualquer condição inicial de *flash* desse tipo. Os únicos neurônios do *LGN* que disparam são aqueles que recebem o sinal da retina e, portanto, o parâmetro de ordem que estudaremos a seguir saturará menor que um (já que ele é normalizado por N).

Após piscar o estímulo, aparecem avalanches grandes e pequenas

se revezando espontaneamente devido ao tempo que o potencial leva para se propagar por dendritos e axônios. Essas avalanches estão correlacionadas entre si pois uma segue da outra, de maneira organizada, diferentemente das avalanches geradas por processos de Poisson na maioria dos modelos [17, 18, 67, 68, 101, 120, 121, 174, 175].

Também não impomos sobre o modelo a separação de escalas temporais, como é comumente feito em modelos de SOC [12]. Assim, a separação de escalas temporais ocorre no nosso modelo devido à não-instantaneidade na propagação do sinal por dendritos e axônios. A intensidade do EPSP também altera o tempo de processamento da rede: quanto mais intenso o EPSP, menos neurônios ativos são necessários para propagar o sinal, então a rede como um todo leva menos tempo para ficar completamente ativada.

3.2 OBSERVÁVEIS

Nesta seção, definiremos as medidas das quantidades que usaremos para analisar a transição de fases e as avalanches. As médias levam em conta a desordem *quenched* e são calculadas através de várias realizações da rede (de 100 a 300 realizações) para cada conjunto de parâmetros considerado (o EPSP, E , e o tamanho da rede, L). A atividade da rede, $A(t)$, é simplesmente a soma de todos os disparos de todos os neurônios da rede em cada instante t :

$$A(t) = \sum_{i=1}^N \delta_{v_i(t),1} , \quad (3.4)$$

onde $\delta_{i,j}$ é o delta de Kronecker.

O sistema que consideramos aqui apresenta estados absorventes, que serão discutidos em detalhes na Seção 3.3. Um estado absorvente é aquele para o qual a atividade da rede converge conforme o tempo passa e do qual a atividade da rede não sai [35]. É como se fosse um ponto fixo estável de um sistema dinâmico. Um estado absorvente pode ser inativo [ou seja, ter $A(t \rightarrow \infty) \rightarrow 0$] ou ativo [i.e. $A(t \rightarrow \infty) > 0$]. O que determina o estado absorvente do nosso sistema são os parâmetros E , R , λ e v_T (dinâmicos) e os parâmetros estruturais dados no Apêndice A. Note que nossa escolha de R é tal que, independentemente do valor de E , a rede não terá estado absorvente ativo (i.e. com atividade autossustentada). Entretanto, veremos que à medida que E aumenta, a atividade passa a atingir as bordas da rede, extinguindo-se posteriormente. Para E grande, portanto, temos uma fase inativa percolante

similar a que ocorre no processo epidêmico generalizado [35]. O primeiro modelo para descrever esse tipo de processo é um autômato celular conhecido como *susceptível-infectado-recuperado* (SIR) [181], em que cada sítio tem um desses três estados e a transição entre os estados ocorre de maneira probabilística.

As transições de fase em sistemas com estados absorventes são comumente estudadas através de dois parâmetros de ordem [35]: a densidade de sítios ativos no estado estacionário ativo (que define o expoente β) ou a probabilidade de percolação (que define o expoente β'). A segunda é mais comumente aplicada em sistemas que não possuem estado ativo, como por exemplo no estudo do modelo SIR por Souza *et al.* [182]. Entretanto, a densidade de sítios ativados por um estímulo inicial (i.e. a densidade de sítios pertencentes ao *cluster* percolante, que também pode ser vista como a probabilidade de um sítio pertencer ao *cluster* percolante) também é empregada no estudo de sistemas sem estados absorventes ativos [183]. Em princípio, os expoentes β e β' são diferentes, como no caso da classe de universalidade de *percolação dirigida tricrítica* [35, 183]. Já na de *percolação dirigida* e na de *percolação dinâmica* esses expoentes são iguais [35, 184]. Por ser de mais fácil acesso, neste trabalho usaremos a densidade de sítios ativados como parâmetro de ordem.

Podemos escrever a densidade de neurônios ativados em termos da atividade da rede:

$$\rho = \left\langle \frac{1}{N} \sum_{t=0}^{T_p} A(t) \right\rangle, \quad (3.5)$$

onde T_p é o tempo de processamento da rede. Note que ρ já está normalizado porque cada neurônio só dispara uma vez, e deve obedecer à lei de escala para o parâmetro de ordem $\rho \sim L^{\beta/\nu}$ [Eq. (2.25)]. O tempo de processamento da rede é também conhecido como tempo de sobrevivência médio da atividade, e é esperado escalar com uma lei de potência com relação ao parâmetro de controle² que, em se tratando de FSS, pode ser expressa como $T_p \sim L^\mu$ [35, 185]. O expoente μ está relacionado com o expoente da autocorrelação temporal [35].

De acordo com a Subseção 2.1.1, a variância do parâmetro de ordem é a susceptibilidade. Note que em transições para estados absorventes, a variância é normalmente calculada através das flutuações temporais de ρ no estado estacionário ativo. Aqui, por não termos um

²No trabalho de Jiménez-Dalmaroni e Hinrichsen [185], o parâmetro de controle é a probabilidade de excitar um vizinho que, neste trabalho, é proporcional à E .

estado ativo estacionário, tomaremos a variância de ρ através de diferentes realizações da desordem da rede e usaremos a susceptibilidade modificada definida por Ferreira *et al.* [186] para processos de contato (sistemas que apresentam transições para estados absorventes) em redes complexas:

$$\chi_\rho \equiv \frac{N(\langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2)}{\langle \rho \rangle}. \quad (3.6)$$

Os autores mostraram que a susceptibilidade tradicional, dada na Eq. (2.16), apesar de apresentar uma não-analiticidade, nem sempre diverge para processos de contato em redes complexas sobre o ponto crítico. Por outro lado, a modificação proposta na Eq. (3.6) sempre diverge sobre o ponto crítico [186, 187]. Por não ser a susceptibilidade tradicional, chamaremos χ_ρ definida na Eq. (3.6) de susceptibilidade associada a ρ . Dado que nossa rede não é regular, optamos por utilizar essa susceptibilidade modificada. Note que por depender de $\langle \rho \rangle^{-1}$, o expoente de escala dessa nova grandeza é $\chi_\rho \sim L^{\gamma'/\nu}$ com $\gamma' = \gamma + \beta$, sendo³ γ o expoente da variância de ρ e β o expoente de ρ . O gráfico da susceptibilidade tradicional, $\chi = N(\langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2)$, está no Apêndice A.

Há duas maneiras de definir as avalanches em nosso modelo: a primeira é considerar que uma avalanche é toda a atividade decorrente de um único estímulo na camada de entrada (o que está de acordo com modelos de transição de fase para estados absorventes). Entretanto, perderíamos a correlação temporal no sinal do nosso modelo reduzindo todo o processamento da rede a apenas uma avalanche. A segunda é considerar que uma avalanche é toda a atividade medida entre dois instantes de silêncio consecutivos. Por ser inspirada nos protocolos experimentais de medida de avalanche através de LFP, em que são considerados disparos em janelas de atividade consecutivas separadas por janelas de silêncio [3, 100, 101], escolhemos a segunda maneira. Experimentalmente, LFPs medem a atividade dos dendritos [99], mas aqui consideraremos os disparos do soma. Portanto, o tamanho da avalanche $s(n)$ é a soma de toda a atividade da rede entre dois instantes de silêncio e a duração,

³Na notação tradicional de transições de fase para sistemas absorventes, o expoente γ está associado ao tamanho médio do maior *cluster* e o expoente γ' está associado à variância temporal de ρ no estado estacionário [35, 184]. Neste trabalho, estamos utilizando a letra γ porque o expoente em questão também está ligado a uma variância, mas não necessariamente o expoente que calculamos está relacionado aos expoentes da literatura.

$T(n)$, é a quantidade de passos de tempo de atividade:

$$s(n+1) = \sum_{t=t_n}^{t_{n+1}} A(t) , \quad (3.7)$$

$$T(n+1) = t_{n+1} - t_n \quad (3.8)$$

onde os t_n são tais que $A(t_n) = 0 \forall n$. O tempo de processamento é $T_p = \langle \max_n \{t_n\} \rangle$; a maior avalanche é $M = \langle \max_n \{s(n)\} \rangle$ e a razão $m = M/N$ é a maior avalanche fracional. A função de correlação e o espectro de potência serão calculados aplicando-se as Eqs. (2.42) e (2.43) à série $s(n)$ e o DFA será calculado a partir de $A(t)$.

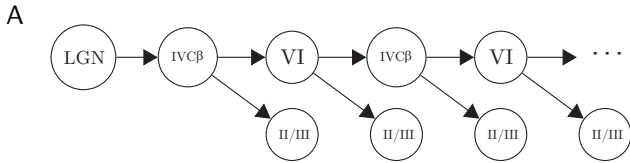
3.3 PERFIL ESPAÇO-TEMPORAL DAS AVALANCHES

A atividade é iniciada no *LGN* e enviada para a camada *IVC β* numa pequena e bem localizada região devido à estrutura colunar da rede. Essa pequena atividade na camada *IVC β* serve de semente para disparar atividade também localizada nas camadas adjacentes, *VI* e *II/III*. A atividade da *II/III* é apenas direcionada para o *V2* enquanto que a atividade da camada *VI* serve como uma nova semente para disparar atividade localizada novamente na *IVC β* . Agora, os neurônios da *IVC β* que já dispararam estão refratários, então apenas os neurônios em volta da primeira região semente vão disparar dessa vez. Esse processo constitui um processo de ramificação entre as camadas, ilustrado na Fig. 12A e resultando no perfil espacial da atividade na Fig. 13.

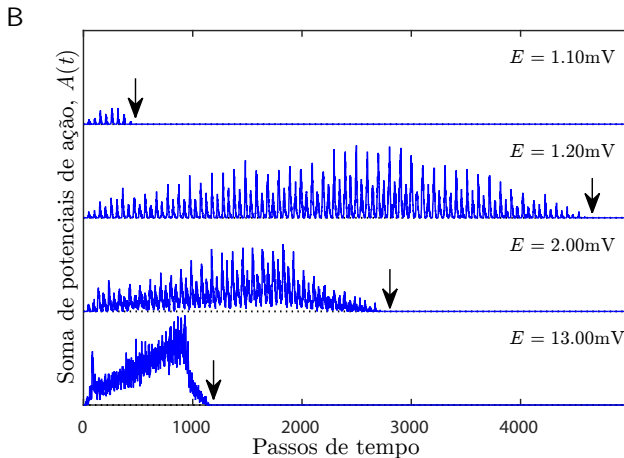
Da camada de entrada até a saída, o sinal se propaga de maneira localizada (logo após o estímulo inicial). Conforme E aumenta, o sinal que percola as camadas deixa um rastro que aparentemente se propaga de maneira radial nas camadas através de um processo de ramificação. Uma consequência do processo de ramificação nessa estrutura, é que a refratariedade dos neurônios gera perfis circulares dentro de cada camada (Fig. 13). Apesar de que, na prática, o sinal não se propaga radialmente (como uma onda na superfície de um lago), mas sim se ramificando de camada em camada, através das colunas do modelo. A onda se torna radial e bidimensional apenas para E muito grande (painel à direita e abaixo da Fig. 13), pois poucos neurônios são necessários para propagar o sinal e, portanto, os disparos acabam ocorrendo simultaneamente nas três camadas.

A Fig. 12B mostra o perfil temporal da atividade da rede, $A(t)$. O tempo que o sinal leva para ir de uma camada a outra gera períodos

de inatividade e, por isso, $A(t)$ tem vários picos para cada valor de E . Esses períodos de inatividade são úteis para separar as avalanches de modo similar aos métodos experimentais [3, 100, 101]. Na prática, $s(n)$ é a área sob o pico n em cada série temporal da Fig. 12B. O tempo de processamento, T_p , da rede não é monotônico: ele aumenta conforme E



Fonte: Bortolotto *et al.* [176].



Fonte: Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

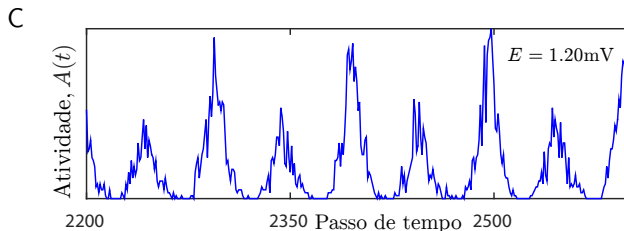
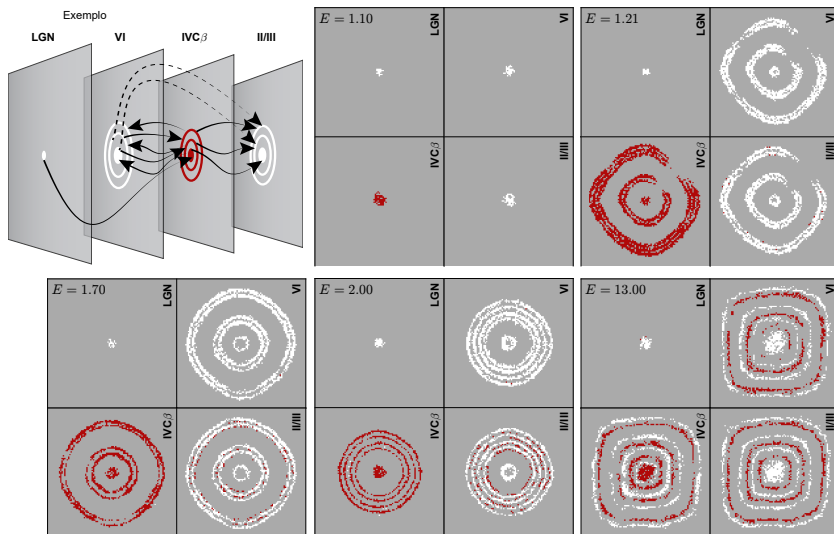


Figura 12. Processo de ramificação e perfil temporal das avalanches. Pannel A: Representação esquemática do processo de ramificação que ocorre na rede. Cada círculo representa um grupo de neurônios da camada que dispara. Pannel B: Perfil temporal das avalanches para vários EPSP. Setas marcam o tempo de processamento T_p da rede. Para $E = 1.1$ mV, apenas poucas avalanches muito pequenas ocorrem; $E = 1.2$ mV resulta em várias avalanches pequenas e grandes; para $E = 2.0$ mV tem uma avalanche dominante e várias pequenas (use a linha pontilhada que marca a atividade zero para comparar com os dados); e para $E = 13.0$ mV a avalanche dominante toma conta de toda a dinâmica. Pannel C: Detalhe das avalanches do pannel B para $E = 1.2$ mV.



Fonte: Bortolotto *et al.* [176].

Figura 13. Perfil espacial das avalanches nas camadas internas para diferentes E . Cada conjunto de quatro quadrados representa a rede das camadas internas, respectivamente rotuladas, e cada círculo é um instantâneo da rede para um passo de tempo diferente. O painel superior da esquerda ilustra a ordem temporal dos eventos nesta figura: a atividade começa no centro do *LGN* e segue as direções apontadas pelas setas. A cor dos círculos é usada para indicar a sequência temporal dos eventos: atividade em vermelho sempre segue atividade em branco e assim vai, apesar de não corresponder ao próximo passo de tempo imediato. $E = 1.10$ mV: o sinal se propaga por todas as camadas mas não chega na borda da rede; a camada *II/III* dispara apenas junto com *VI*; de fato, isso significa que as avalanches estão se espalhando apenas dentro das colunas em forma de um processo de ramificação (Fig. 12A). Começando de $E = 1.12$ mV, a atividade tem probabilidade de chegar a borda da rede. Para $E = 1.21$ mV, a atividade sempre chega na borda; a camada *II/III* dispara junto com *VI*, embora alguns neurônios da *II/III* disparem juntos com *IVC β* devido ao sinal vindo de *VI*. Os painéis com $E = 1.70$ mV, 2.00 mV mostram como o emaranhamento da atividade nas camadas *IVC β* e *II/III* se fortalece para EPSP maiores; as avalanches crescem devido a menos intervalos de inatividade (Fig. 12B). Para $E = 13.00$ mV, a atividade nas camadas *VI*, *IVC β* e *II/III* está tão emaranhada que uma única avalanche aparece e se espalha apenas radialmente por toda a rede simultaneamente nessas camadas. A atividade pode ser visualizada no *link*: <<https://drive.google.com/open?id=0B0CUUP0lPjBHNGtNcEt4MnpTZ28>>

aumenta, mas decai a partir de um certo valor de E . O emaranhamento da atividade ilustrado na Fig. 13 é o que causa o decaimento de T_p , pois quanto maior E , menos neurônios pré-sinápticos são necessários para causar outros disparos. Ainda, é possível notar que para $E > 2$ mV há o aparecimento de uma avalanche dominante (basta usar a linha pontilhada como referência na Fig. 12B), enquanto que para $E = 13$ mV há apenas uma grande e rápida avalanche (ignorando a atividade do *LGN*).

A imagem inicialmente piscada na camada de entrada é proces-

sada pela rede ativando sinapses e fazendo os neurônios dispararem de acordo. O interessante é que a estrutura da rede aliada a estrutura e a dinâmica dos neurônios (onde há excitação através de E e dissipação através de λ) faz com que o padrão de disparos naturalmente se organize em forma de avalanches, sem a necessidade de nenhum mecanismo extra de auto-organização na rede ou nas sinapses. Esses padrões de disparo fazem parte, ultimamente, de uma tarefa de reconhecimento de forma (já que essas camadas fazem parte do caminho de reconhecimento de forma do V1) e, portanto, futuros trabalhos podem focar em como os padrões de entrada alteram a dinâmica da rede. Assim, esta rede também pode servir de inspiração para algoritmos computacionais de redes neurais para reconhecimento de imagem, que forneceriam uma saída funcional para cada entrada, dando um significado para o processamento da rede.

Destacamos aqui quatro características importantes em relação ao funcionamento temporal e ao funcionamento espacial da rede em função de E para a análise dos resultados nas próximas seções: (a) o tempo de processamento da rede não é monotônico; (b) a partir de um certo E aparece uma avalanche dominante (ambas na Fig. 12B); (c) existe um E a partir do qual a atividade passa a atingir a borda das camadas; e (d) para valores diferentes de E , há diferentes dinâmicas através das quais a atividade atinge a borda da rede (ambas na Fig. 13).

3.4 APROXIMANDO O PONTO DE TRANSIÇÃO DE FASES

Os fatos destacados na seção anterior indicam fortemente que há pelo menos uma transição de fases no modelo de um estado inativo (em que a atividade não se propaga até a borda) para um estado ativo (em que a atividade atinge a borda). Essa transição ocorre por causa da competição entre dissipação (dada pelo parâmetro λ) e excitação (dada pelo parâmetro E). No ponto em que a excitação equilibra a dissipação, esperamos que cada neurônio da rede dispare. Chamaremos esse ponto de *limiar de ativação*, $E = E_{th}$.

Para que cada neurônio i dispare, o sinal que chega no soma de cada neurônio deve ser maior ou igual ao limiar de disparo, v_T :

$$n_{in}^{(i)} \langle d_{100}^{(i)} \rangle \geq v_T \quad , \quad (3.9)$$

onde $n_{in}^{(i)}$ é a quantidade média de sinapses de entrada por compartimento dendrítico do neurônio pós-sináptico i e $\langle d_{100}^{(i)} \rangle = r_{100}^{(i)}(\lambda)E$ é o sinal médio no soma de uma única sinapse em qualquer compartimento

dendrítico de i . Portanto, $r_{100}^{(i)}(\lambda) = \lambda^{50(1+\ln \lambda)}$ é a fração de um único sinal que chega no soma como função de λ . No Apêndice A é derivada a expressão para $\langle d_{100}^{(i)} \rangle$.

Já que a estrutura da rede é fixa, podemos estimar $n_{in}^{(i)} \approx 6.244$ (média dos valores da Tabela 4 no Apêndice A). Então, é simples calcular E_{th} da Eq. (3.9):

$$E_{th} = \frac{v_T}{n_{in}^{(i)} r_{100}^{(i)}(\lambda)} \approx 1.95 \text{ mV} , \quad (3.10)$$

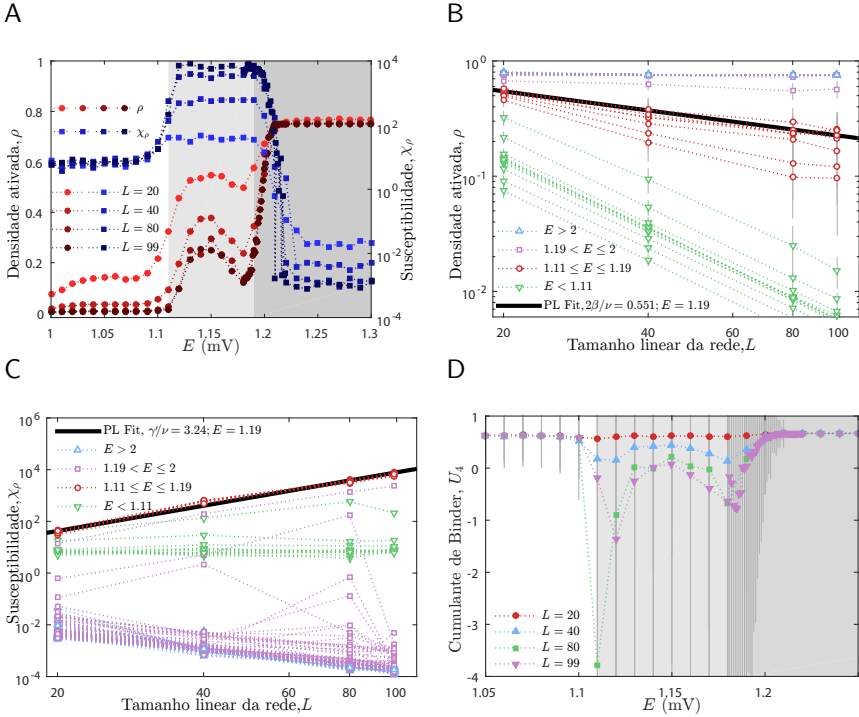
que sabemos por dados numéricos estar superestimado (já que a atividade atinge a borda para valores menores de E). Ainda assim, essa é uma aproximação muito simples e que fornece um valor próximo do numérico e próximo do valor médio de E no córtex de mamíferos [171–173].

A média $\langle d_{100}^{(i)} \rangle$ depende de vários fatores microscópicos, como a distribuição de $n_{in}^{(i)}$ sobre os compartimentos dendríticos, o que por sua vez depende da quantidade de compartimentos dendríticos e da distribuição de chegada de sinapses (escolhida Gaussiana). Quanto mais sinapses chegando por compartimento dendrítico, menor E_{th} será. Por exemplo, se usarmos os valores da Tabela 5 do Apêndice A, então $n_{in}^{(i)} = 6.5$ e $E_{th} \approx 1.88$ mV. De qualquer maneira, é fato que o comportamento da rede muda em E_{th} e mostraremos que essa mudança é uma transição de fase crítica.

3.5 PARÂMETRO DE ORDEM E SUSCEPTIBILIDADE

Na Seção 2.1 definimos as condições necessárias e suficientes para que uma transição de fases seja dita crítica. Lá, usamos o parâmetro⁴ t para medir a *distância* do ponto onde ocorre a transição de fases (do ponto crítico). Aqui, o parâmetro de controle será o EPSP, E , e portanto a distância do ponto crítico, E_c , é $|E - E_c|$ – as Eqs. (2.25) e (2.26) devem ser reescritas portanto substituindo t por $|E - E_c|$. Para $E = E_c$, a função de escala aplicada a zero é uma constante e, portanto, as condições para a criticalidade se resumem em: (a) $\rho(E = E_c; L) \rightarrow 0$ de acordo com $\rho \sim L^{-\beta/\nu}$, e (b) $\chi_\rho(E = E_c; L) \rightarrow +\infty$ de acordo com $\chi_\rho \sim L^{\gamma'/\nu}$; ambos quando $L \rightarrow \infty$. É fácil de ver que ambas as condições podem ser satisfeitas em toda a região cinza clara na Fig. 14A (círculos para ρ e quadrados para χ_ρ). Se forem satisfeitas, essa região pode ser chamada de *fase de Griffiths* por ser uma região extensa em que

⁴Não confundir com o passo de tempo t nesta seção.



Fonte (A,B,C): Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

Figura 14. Parâmetro de ordem, susceptibilidade e cumulante de Binder de quarta ordem. Painel A: Densidade de neurônios ativados, ρ , durante tempo total e sua susceptibilidade associada, χ_ρ , como funções de E para vários L . Círculos vermelhos ($\bullet, \bullet, \bullet, \bullet$) indicam ρ e quadrados azuis ($\blacksquare, \blacksquare, \blacksquare, \blacksquare$) indicam χ_ρ ; quanto maior L mais escura a cor. A cor de fundo indica fase inativa (branco), fase crítica (Griffiths, cinza claro) e fase percolante (cinza escuro). Painéis B,C: FSS de ρ com $\beta/\nu = 0.55(3)$ – Eq. (2.25) – e FSS de χ_ρ com $\gamma/\nu = 3.1(1)$ – Eq. (2.26) – em $E_c = 1.19$ mV; (∇) fase inativa, (\circ) fase crítica, (\square) e (\triangle) fases ativas. Painel D: Cumulante de Binder U_4 – Eq. (2.39) – para diferentes L . Barras verticais indicam o desvio padrão e linhas pontilhadas servem apenas de guia.

ambas as condições são satisfeitas [59], ao invés de ser um único ponto crítico. Na Seção 3.7 verificaremos a hipótese de escala para o tempo de autocorrelação, como descrito na Subseção 2.2.1.

De fato, as Figs. 14B,C mostram definitivamente que as condições acima são satisfeitas dentro de todo o intervalo de EPSP $1.11 \leq E \leq 1.19$: os círculos e quadrados de dentro da região cinza clara da Fig. 14A correspondem aos círculos vermelhos dos painéis B e C. Esses painéis mostram explicitamente que $\rho \rightarrow 0$ e $\chi_\rho \rightarrow \infty$ para $L \rightarrow \infty$ de acordo com as leis de potência apropriadas. Ajustamos as Eqs. (2.25) e (2.26) aos dados numéricos $\rho(E_c; L)$ e $\chi_\rho(E_c; L)$ para $E = 1.19$ mV $\equiv E_c$ e obtivemos os expoentes críticos $\beta/\nu = 0.55(3)$

e $\gamma'/\nu = 3.1(2)$ [$\gamma/\nu = (\gamma' - \beta)/\nu = 2.55$]. Os valores desses expoentes mudam pouco dentro de toda a região cinza clara, mas a *scaling* de ambos ρ e χ_ρ se mantêm, confirmando que esta é uma fase de Griffiths. Vale notar que $E_c = 1.19$ mV é da mesma ordem de grandeza da nossa aproximação ingênua feita na seção anterior para calcular $E_{th} \approx 1.88$ mV. Porém, é impressionante que o valor de E_c é ainda mais próximo do valor médio do EPSP no córtex de mamíferos ($E \approx 1$ mV [171–173]).

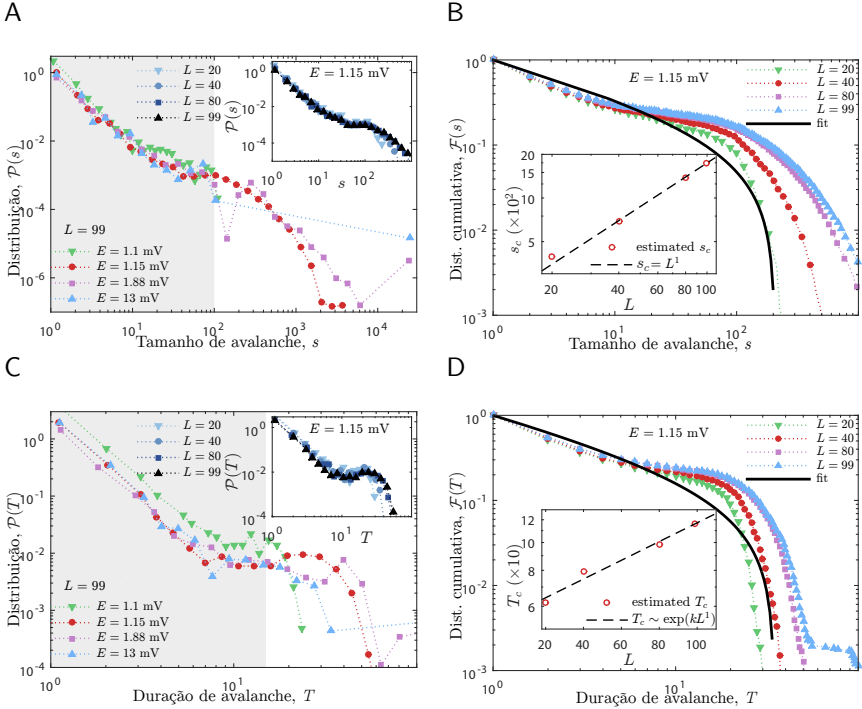
O lado esquerdo da transição de fase (fundo branco na Fig. 14A) tem $\rho = 0$ estritamente (triângulos verdes de ponta-cabeça nos painéis B,C) e é chamada de *fase inativa*; enquanto que o lado direito da fase de Griffiths (fundo cinza escuro) tem ρ crescendo rapidamente e saturando em $\rho \approx 1$ (quadrados púrpuras e triângulos azuis nos painéis B,C) e é chamado de *fase percolante*. Ambas essas fases têm susceptibilidade finita para L cada vez maiores. Ainda, o que destacamos na Seção 3.3 será útil para, posteriormente através da distribuição de avalanches, separar a fase percolante em duas outras fases.

O cumulante de Binder de quarta ordem e sua derivada em relação a $|E - E_c|$ deveriam fornecer o ponto crítico E_c e o expoente ν , respectivamente, conforme discutido na Subseção 2.1.3. Mostramos o cálculo do cumulante U_4 [Eq. (2.39)] para nossos dados computacionais na Fig. 14D. Infelizmente, ele parece divergir lentamente para $-\infty$ dentro da fase de Griffiths para L aumentando, impossibilitando a determinação do ponto crítico (que seria o ponto onde os cumulantes U_4 para diferentes L se cruzam). Por outro lado, a susceptibilidade fornece uma estimativa precisa da região crítica entre $1.11 \leq E \leq 1.19$. Entretanto, não é possível determinar o expoente ν dada a divergência de U_4 para valores negativos.

3.6 DISTRIBUIÇÕES DE AVALANCHE

A Fig. 15 mostra as distribuições de tamanho e duração de avalanches. Queremos verificar (a) qual a forma dessas distribuições na fase crítica e fora dela; e (b) se essas distribuições obedecem ao FSS (o que deve ocorrer pelo menos dentro da fase crítica). Na Fig. 15A, plotamos a distribuição $\mathcal{P}(s)$ para diferentes valores de E , enquanto que no detalhe do painel A estão diferentes L para $E = 1.15$ mV (i.e. um caso típico dentro da fase de Griffiths). A Fig. 15B mostra as distribuições cumulativas, $\mathcal{F}(s)$, para $E = 1.15$ mV também e L crescente para verificar como que L maiores afetam o corte das avalanches. As Figs. 15C,D mostram as grandezas $\mathcal{P}(T)$ e $\mathcal{F}(T)$ nas mesmas condições que os painéis A e B.

Todas as fases apresentam pelo menos um intervalo de s (ou T) em que as distribuições $\mathcal{P}(s)$ [ou $\mathcal{P}(T)$] seguem uma forma de lei de potência



Fonte (A,B): Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

Figura 15. Distribuições e distribuições cumulativas dos tamanhos e duração de avalanches. Painel A: distribuições típicas $\mathcal{P}(s)$ para vários E : (∇) fase inativa, (\bullet) fase crítica, (\blacksquare) e (\blacktriangle) fases ativas. Note a saliência na distribuição de $E = 1.88$ mV para avalanches de tamanho $s \approx N_c \approx 200$ (\blacksquare); essa saliência revela a estrutura interna da rede (veja texto para discussão). O fundo cinza claro destaca o intervalo de s no qual todas as fases têm forma de lei de potência em $\mathcal{P}(s)$. Painel A detalhe: distribuição de avalanche típica da fase crítica ($E = 1.15$ mV) para L crescente. Painel B: distribuições cumulativas $\mathcal{F}(s)$ correspondentes às do detalhe do painel A, $E = 1.15$ mV (fase crítica), para L crescente. A linha sólida indica o ajuste da Eq. (2.62) usado para estimar $s_c(L = 20)$ e $\alpha = 1.4(1)$. Painel B detalhe: lei de escala $s_c \sim L^D$ para $E = 1.15$ mV com $D = 1.0(1)$ – Eq. (2.58) – esse expoente se verifica dentro de toda a fase crítica. Painéis C,D: o mesmo que os painéis A e B, mas para a duração de avalanches, T . Painel D: ajuste da Eq. (2.62) para a duração de avalanches resulta em $\tau = 1.57(2)$. Painel D detalhe: ajuste da curva $T_c \sim \exp(kL^D)$ [k é uma constante – Eq. (2.49)] resultando em $D = 1.0(1)$, ao invés da Eq. (2.59).

(região com fundo cinza nas Figs. 15B,D). Portanto, como vimos na Subseção 2.2.2, ter uma distribuição lei de potência não é suficiente para mostrar que um sistema finito é crítico. Para isso, é preciso que as distribuições escalem de acordo com as Eqs. (2.56) e (2.57). De fato, é possível verificar nas Figs. 15B,D (e nos detalhes de A e C) que tanto $\mathcal{P}(s)$ quanto $\mathcal{P}(T)$ (e suas respectivas distribuições cumulativas) têm um corte que escalam com o tamanho do sistema, L .

Usamos a Eq. (2.62) para determinar sistematicamente os cortes s_c e T_c das distribuições e os plotamos nos detalhes das Figs. 15B,D. Na fase crítica, obtivemos a lei $s_c \sim L^D$, conforme esperado [Eq. (2.58)], com expoente $D = 1.0(1)$. Porém, T_c não seguiu à Eq. (2.59), mas sim à Eq. (2.49). Da mesma maneira que T_c definiria o expoente dinâmico num ponto crítico tradicional (assim como o tempo característico da função de autocorrelação também o faz), T_c escala da mesma maneira que τ_c (o tempo característico da função de autocorrelação) dentro da fase de Griffiths. Isso mostra que s_c está ligado ao comprimento de correlação, enquanto que T_c está ligado ao tempo de autocorrelação.

No Apêndice A fazemos o colapso das distribuições e mostramos que D assume diferentes valores em diferentes fases. Na fase inativa, $D = 0$ e as avalanches não escalam com o tamanho do sistema (o que já é esperado). Na fase percolante, esse expoente tem dois valores: $1.0(1) < D \leq 3.1(1)$ para $1.2 \leq E \leq 2$ mV (o que define a *fase percolante fraca*) e $D = 2$ para $E \geq 2$ mV (o que define a *fase percolante forte*). A mudança dos valores de D , na verdade, coincide com a mudança qualitativa na chegada do sinal às bordas da rede (conforme destacamos na Seção 3.3). Portanto, $D = 1$ significa que as avalanches estão se espalhando através do processo de ramificação descrito naquela seção (e, portanto, a dimensão característica das avalanches é 1), enquanto que $D = 2$ significa que as avalanches estão se espalhando radialmente e simultaneamente em todas as camadas (e, portanto, a dimensão característica das avalanches é 2). A fase percolante fraca é uma mistura de ambos esses comportamentos.

A Fig. 15A também mostra que a distribuição $\mathcal{P}(s)$ para $E = 1.88$ mV (e para $1.2 \leq E \leq 2$ mV em geral, dentro da fase percolante fraca) tem uma cauda com lei de potência (quadrados púrpuras), diferentemente das distribuições para outros valores de E . Portanto, as avalanches nesse intervalo de E têm duas escalas características, uma relativa às colunas e a outra relativa à rede como um todo, já que a saliência em $\mathcal{P}(s)$ dentro da fase percolante fraca ocorre para avalanches de tamanho em torno de $s \approx N_c \approx 200$ (a quantidade de neurônios numa coluna da rede). O colapso das distribuições para diferentes L e $E = 1.88$ mV (Apêndice A) nos permite ajustar dois expoentes às duas regiões de lei de potência em s para obter $\alpha_1 = 1.4(1)$, para $s < N_c$, e $\alpha_2 = 1.7(1)$, para $s > N_c$. Se N_c tender a N (e, portanto, l tender a L), essa saliência que separa os dois regimes se deslocaria para a direita e se fundiria com o corte das avalanches. Então, a distribuição apresentaria apenas um regime, similarmente às avalanches do modelo de Teramae e Fukai [188]. Da mesma maneira, as distribuições dentro da região crítica devem passar a apresentar uma lei de potência mais clara.

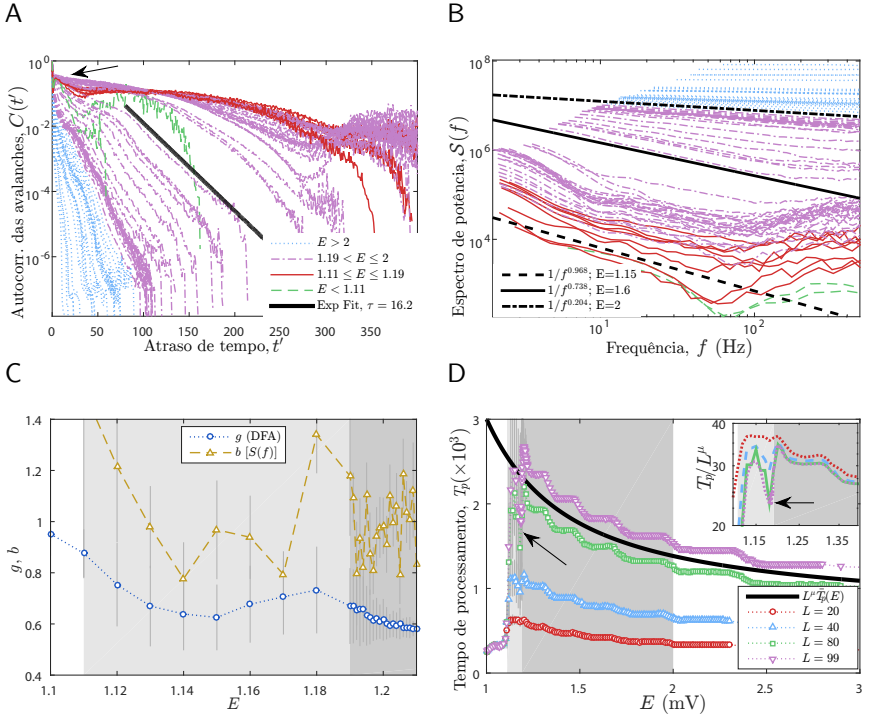
A relação de Sethna, $\langle s \rangle \sim T^a$, derivada na Subseção 2.2.2, é usada na literatura para determinar se o sistema possui ou não uma relação de escala entre os tamanhos e duração de avalanches. Se possui, o sistema é comumente aceito como crítico. Contudo, Touboul e Destexhe [27] trouxeram dúvidas a essa questão pois mostraram que um sistema não-crítico por construção pode obedecer a relação de escala de Sethna conforme discutimos na Subseção 2.2.4.2. No Apêndice A, mostramos que a relação de Sethna, Eq. (2.60), é satisfeita dentro da margem de erro dos ajustes de τ , α e a em todas as fases do nosso modelo (inativa, Griffiths, percolante fraca e percolante forte) e, portanto, corroboramos o argumento de Touboul e Destexhe [27]. A relação de escala de Sethna, por si só, não é suficiente para definir se um sistema é crítico ou não, conforme faz Shew *et al.* [67].

3.7 CORRELAÇÕES E ESPECTRO DE POTÊNCIA

Na Fig. 12B fica claro que as avalanches estão temporalmente organizadas: cada uma das séries apresentadas tem um início com pequena amplitude, um crescimento até uma amplitude máxima e então a atividade decresce até se extinguir. Usamos a sequência de tamanhos de avalanches, $s(n)$ [Eq. (3.7)], para calcular a função de autocorrelação, $C(t')$ [Eq. (2.43)], e o espectro de potência, $S(f)$ [Eq. (2.42)]. O tempo t' é o atraso entre quaisquer duas avalanches, $s(n)$ e $s(n - t')$. A análise de flutuações destendenciada (DFA) é calculada diretamente sobre a atividade da rede, $A(t)$ [Eq. (3.4), Fig. 12B]. Conforme discutimos na Seção 2.2, a teoria de SOC pretendia descrever sistemas que apresentam ruído $1/f^b$ com $b = 1$ no espectro de potência de avalanches. Apesar de que SOC tenha se tornado apenas uma inspiração para o estudo de sistemas fora do equilíbrio, vamos mostrar que nosso modelo de fato apresenta ruído $1/f^b$ e correlações de longo alcance.

A função de autocorrelação calculada para $L = 99$ e diversos E está na Fig. 16A e o espectro de potência correspondente, na Fig. 16B. Cada uma das curvas é a média de muitas realizações da simulação. No painel A se vê que as curvas de $C(t')$ de maior duração são aquelas dentro da fase de Griffiths (curvas vermelhas) ou muito próximas dessa fase (curvas púrpuras para $E \gtrsim 1.19$ mV). O tempo característico, τ_c [Eq. (2.46)], é obtido através do ajuste do corte exponencial de $C(t')$ para cada L e E .

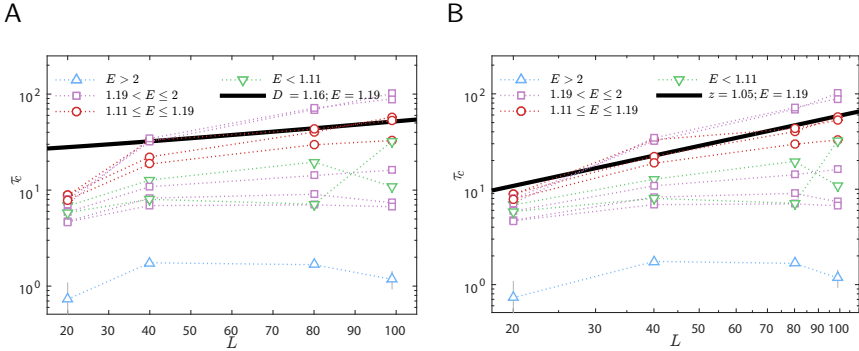
O espectro de potência, Fig. 16B, mostra um comportamento estável do tipo $1/f^b$ com $b \approx 1$ dentro da fase crítica para $f < 100$ Hz (ver o ajuste da linha tracejada que dá $b \approx 0.97$ para $E = 1.15$ mV; todas as



Fonte: Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

Figura 16. Autocorrelação, espectro de potência, expoente da DFA e tempo de processamento. Painéis A,B: Autocorrelação média (A) e espectro de potência médio (B) da série de avalanches $s(n)$ para $L = 99$ e vários E : (— · — ·) fase inativa, (—) fase crítica, (— · —) e (· · · ·) fases ativas. As linhas grossas mostram o ajuste exponencial da autocorrelação [Eq. (2.46)] para $E = 1.6$ mV dando $\tau_c = 16.2$ ts (A); e o ajuste $S(f) \sim f^{-b}$ [Eq. (2.45)] dando $b = 0.97(5)$ para $E = 1.15$ mV (fase crítica), $b = 0.74(4)$ para $E = 1.6$ mV e $b = 0.20(2)$ para $E = 2$ mV (fase percolante fraca) como exemplos (B). Note como a inclinação das curvas varia suavemente no painel B dando $b \approx 1$ dentro da fase de Griffiths (ver painel C também). Painel C: Expoentes do espectro de potência, b , e da DFA de $A(t)$, g , em função de E . $g \gtrsim 0.6$ e $b \approx 1$ dentro da região crítica indicando correlações temporais de longo alcance da atividade da rede. Painel D: Tempo de processamento, T_p , como função de E para L crescente; A linha sólida indica o comportamento assintótico de T_p . Ver Seção 3.8. Painel D detalhe: colapso do tempo de processamento T_p/L^μ com expoente $\mu = 0.95(5)$. Setas indicam os mínimos locais de T_p , barras verticais são o desvio padrão, fundo cinza claro indica a região de Griffiths e cinza escuro a fase percolante fraca.

curvas vermelhas sólidas têm inclinação parecida). Na verdade, a variação suave da inclinação das curvas na Fig. 16B sugere que o expoente b deve variar continuamente com E . Nós calculamos o expoente b para vários E e mostramos na Fig. 16C (quadrados verdes). O expoente da DFA, g [Eq. (2.53)], também foi calculado para vários E e aparece na Fig. 16C como triângulos de ponta-cabeça púrpuras. Note que dentro da



Fonte: Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

Figura 17. Tempo característico de autocorrelação da série de avalanches $s(n)$. Painel A: ajuste da exponencial estendida [Eq. (2.49)] conforme esperado para uma fase de Griffiths; o expoente D ajustado (ignorando $L = 20$) concorda com o expoente D calculado na Seção 3.6, no colapso e na maior avalanche fracional (Apêndice A). Painel B: ajuste de lei de potência [Eq. (2.48)] (considerando $L = 20$) dando expoente dinâmico $z = 1.0(1)$. Ambos os ajustes aparentam ser válidos, mas as outras evidências mostradas neste trabalho apontam para a validade apenas do ajuste em (A).

região crítica, $1.11 \leq E \leq 1.19$ mV, o expoente do espectro de potência das avalanches flutua em $0.78(1) \leq b \leq 1.51(1)$ ao mesmo tempo que o expoente da DFA da série temporal flutua em $0.62(1) \leq g \leq 0.88(1)$. Esse fato confirma as correlações de longo alcance na série temporal e o espectro de potência aproximadamente $1/f$ das avalanches dentro da fase de Griffiths. Para $E > 1.2$ mV, tanto o expoente b vai a zero (série de avalanches vira ruído branco) quanto o expoente g ultrapassa 1 (a atividade se torna não-estacionária). A Fig. 16C também mostra como o expoente da distribuição de tamanho de avalanche, α , varia com E . Note que apenas na fase percolante fraca aparece uma segunda lei de potência nas distribuições que escala com α_2 .

Em um ponto crítico usual, o FSS de τ_c [Eq. (2.48)] define o expoente crítico dinâmico, z . Contudo, em uma fase de Griffiths τ_c deve escalar de acordo com uma exponencial estendida [Eq. (2.49)]. Este é também um dos critérios utilizados para determinar uma fase de Griffiths [58, 60, 61]. A Fig. 17 mostra os expoentes τ_c que calculamos a partir de $C(t')$ em função de L para vários E . O painel A dessa figura está em escala log-linear e, portanto, serve para verificar se τ_c obedece uma lei exponencial. O painel B, está em log-log para verificar se τ_c obedece a uma lei de potência. Ambos os painéis apresentam ajustes plausíveis, apesar de que o ajuste da exponencial estendida nos dá um expoente $D = 1.1(1)$ que bate com nossa expectativa dos outros cálculos independentes para D (através do corte da distribuição de tamanho e duração de avalanches – Seção 3.6, do colapso das avalanches e da maior

avalanche fracional – Apêndice A).

3.8 TEMPO DE PROCESSAMENTO

O tempo de processamento, T_p , da rede é mostrado na Fig. 16D. Como esperávamos na Seção 3.3, ele apresenta um comportamento não-monotônico em função de E . Apesar de T_p ter vários mínimos locais rasos, dentro da fase de Griffiths há um mínimo local fundo. Para $E < E_c = 1.19$ mV, T_p parece variar de maneira proporcional a ρ , o que explicaria a presença do mínimo próximo de $E = E_c$ [ver $\rho(E; L)$ na Fig. 14A]. A partir de $E = 1.21$ mV, o tempo de processamento decresce assintoticamente, pois a medida que E aumenta, passa a aparecer atividade emaranhada na rede que gera uma avalanche rápida (pois são precisos cada vez menos neurônios para propagar o sinal) e dominante. No detalhe da Fig. 16D aparece o colapso das curvas, T_p/L^μ , com $\mu = 0.95(5)$. Assim, podemos escrever:

$$T_p(E; L) = L^\mu \bar{T}_p(E) , \quad (3.11)$$

onde $\bar{T}_p(E)$ é uma função de escala e μ é um expoente crítico que definimos. A função $\bar{T}_p(E)$ é a que aparece no detalhe da Fig. 16D.

Para $E > E_c = 1.19$ mV, e todos os L , podemos ajustar o decaimento dado pela função $\bar{T}_p(E)$ através de uma sobreposição de leis de potência do tipo:

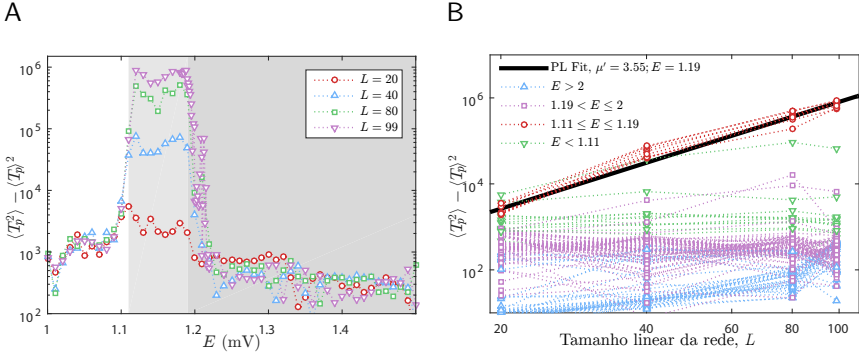
$$\bar{T}_p(E) \sim (E^{-\omega} + E^{-1/\omega}) , \quad (3.12)$$

onde $\omega = 3.1(2)$. O termo $E^{-1/\omega}$ domina para $E \gg E_c$. Esta função multiplicada por L^μ resulta na linha preta da Fig. 16D. Cabe notar que obtivemos a Eq. (3.12) empiricamente, sem partir de qualquer princípio. Entretanto, ela foi útil para determinar o tempo de simulação ao rodar o programa. Entender a forma funcional de $\bar{T}_p(E)$ será fruto de trabalhos futuros.

A variância de T_p é definida como:

$$\text{Var}(T_p) \equiv \langle T_p^2 \rangle - \langle T_p \rangle^2 . \quad (3.13)$$

A Fig. 18 mostra a Eq. (3.13) calculada em função de E para vários L (painel A) e em função de L para vários E (painel B). É notável a similaridade entre a variância de T_p e a variância de ρ (dada por χ_ρ): ambas são máximas dentro da região crítica, entre $E = 1.11$ mV e $E = 1.19$ mV. Inclusive, podemos definir uma lei de escala para a variância do tempo de processamento: $\text{Var}(T_p) \sim L^{\mu'}$ quando $E = E_c$,



Fonte: Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

Figura 18. Variância do tempo de processamento. Painel A: $\text{Var}(T_p)$ em função de E para vários L . Painel B: FSS da $\text{Var}(T_p)$ dando $\mu' = 3.5(2)$. Note a similaridade entre o FSS de χ_ρ (que é a variância de ρ) e $\text{Var}(T_p)$: (∇) fase inativa, (\circ) fase crítica, (\square) e (Δ) fases ativas. Fundo cinza claro é a fase de Griffiths, cinza escuro é a fase percolante fraca e linhas pontilhadas são apenas guia.

com $\mu' = 3.5(1)$ muito próximo de γ'/ν (Fig. 18B).

A rede se torna muito sensível na região crítica, já que tanto a variância de ρ quanto a de T_p são máximas. Ainda assim, há um mínimo local profundo em T_p próximo de $E = E_c$. Nessa região, o sinal é processado através de avalanches distribuídas em forma de lei de potência, tal que a maior avalanche escala com o tamanho do sistema. Essa distribuição significa que avalanches de todos os tamanhos (limitadas apenas por L^D) estão presentes no sistema. Portanto, podemos concluir que avalanches lei de potência que se propagam preferencialmente nas colunas da rede são a melhor maneira que o sistema tem para processar o sinal de entrada: o tempo de processamento é, em média, mínimo, enquanto que sua variância (decorrente das realizações da desordem na rede) é máxima. Isso implica que ao mesmo tempo que o sistema pode processar a informação rapidamente, ele é flexível e responde a pequenas mudanças de maneiras distintas.

3.9 EFEITOS DE TAMANHO PEQUENO E CLASSE DE UNIVERSALIDADE

Ignorar os pontos de simulações para redes pequenas para ajustar curvas de FSS é geralmente aceitável devido a efeitos de tamanho pequeno (i.e. efeitos de fronteira) que são amplificados em sistemas finitos pequenos. No nosso caso, cada uma das colunas das redes com $L = 20$ inclui uma fração de mais de 12% de todos os neurônios da camada, o que

é significativamente diferente das frações para outros L (3% para $L = 40$ e menos de 1% para $L = 80, 99$). As avalanches então são capazes de crescer mais e mais rápido para $L = 20$ do que o esperado para outros L dado um E fixo (i.e. T_p é desviado levemente para baixo em $L = 20$).

As condições iniciais são um *flash* de tamanho fixo 30×30 na camada de Entrada do modelo, o que corresponde a uma ativação média de $3 \times 3 = 9$ neurônios no *LGN*. Assim, uma média de $9/400 \approx 2 \times 10^{-2}$ neurônios do *LGN* são ativados inicialmente para $L = 20$, enquanto que frações médias de 10^{-3} ou menos neurônios são ativados inicialmente no *LGN* de redes com L maiores. Outro efeito, portanto, é que as redes com $L = 20$ teriam a maior avalanche e a densidade de sítios ativos levemente maior do que o esperado para os outros L . Devido a essa tendência, a variância desses parâmetros deve ser levemente desviada para valores menores do que os de outros L .

O terceiro fator que influencia os resultados é a rede ter $N = 4L^2$ neurônios. Podemos escrever essa quantidade como $N = L^{2+\epsilon}$, sendo a dimensionalidade efetiva da rede $d = 2 + \epsilon$, assumindo que existe um ϵ tal que $L^\epsilon = 4$. Portanto, para $L \rightarrow 4$, $\epsilon \rightarrow 1$ e a rede tende a ser cúbica. Já para $L \rightarrow \infty$, $d \rightarrow 2$ e a rede tende a ser quadrada. Isso significa que o FSS estará sujeito a um *cross over* dos expoentes de $d = 2$ e $d = 3$ para L intermediário.

Se esses fatos são levados em conta e ignorarmos $L = 20$ na análise de FSS de ρ , χ_ρ e $\text{Var}(T_p)$, os expoentes β/ν , γ'/ν e μ' mudam significativamente dos valores apresentados para $\beta/\nu = 0.40(2)$, $\gamma'/\nu = 2.6(2)$ ($\gamma/\nu = 2.2$) e $\mu' = 2.9(2)$. O expoente de T_p fica praticamente inalterado $\mu = 0.90(5)$ com $L = 20$ ou $\mu = 0.95(5)$ sem $L = 20$. Entretanto, apenas a classe de universalidade do modelo é alterada. A transição de fase continua sendo contínua, tal que ainda existe uma fase de Griffiths na mesma região de EPSP apresentada no texto, $1.11 \leq E \leq 1.19$ mV.

A melhor abordagem para esse problema seria estimar os desvios causados por tamanhos pequenos em redes com $L = 20$ e corrigir esses pontos, ao invés de deliberadamente ignorá-los para o ajuste das curvas dadas nas Eqs. (2.25) e (2.26). No entanto, não temos uma maneira sistemática de fazer isso, então não é possível ainda determinar a classe de universalidade do modelo.

3.10 CONSIDERAÇÕES FINAIS SOBRE O MODELO DO V1

Estudamos um modelo do córtex visual que apresenta uma estrutura similar à observada experimentalmente, com colunas e camadas. Os elementos chave desse modelo são a estrutura dinâmica do neurônio e

Tabela 1. Resumo dos expoentes na região crítica do modelo do V1.

| Expoente | Equação | | com $L = 20$ | sem $L = 20$ |
|-----------------|--|------------|-------------------------------|--------------|
| β/ν | $\rho \sim L^{-\beta/\nu}$ | Eq. (2.25) | 0.55(3) | 0.40(2) |
| $^a \gamma/\nu$ | $\chi \sim L^{\gamma/\nu}$ | Eq. (2.26) | 2.55(3) | 2.20(2) |
| $^b \alpha$ | $\mathcal{P}(s) \sim s^{-\alpha}$ | Eq. (2.56) | 1.4(1) | - |
| $^b \tau$ | $\mathcal{P}(T) \sim T^{-\tau}$ | Eq. (2.57) | 1.6(1) | - |
| $^c D$ | $s_c \sim L^D$ | Eq. (2.58) | 1.0(1) | - |
| b | $S \sim f^{-b}$ | Eq. (2.45) | $0.78(1) \leq b \leq 1.51(1)$ | - |
| g | $F \sim (\Delta t)^g$ | Eq. (2.53) | $0.62(1) \leq g \leq 0.88(1)$ | - |
| μ | $T_p \sim L^\mu$ | Eq. (3.11) | 0.90(5) | 0.95(5) |
| ω | $\bar{T}_p \sim E^{-\omega} + E^{-1/\omega}$ | Eq. (3.12) | 3.1(1) | - |
| μ' | $\text{Var}(T_p) \sim L^{\mu'}$ | Eq. (3.13) | 3.5(1) | 2.9(2) |

^a Expoente ajustado através da variância de ρ para realizações da desordem da rede, ao invés de para a variância de ρ no estado estacionário ativo [35].

^b Avalanches definidas de maneira não-usual para processos com transição para estados absorventes.

^c Expoente ajustado também pelas Eqs. (2.49) e (A.4) e pelo colapso das avalanches.

o balanço entre excitação/dissipação nos dendritos. Enquanto o atraso devido à propagação do potencial de ação nos dendritos e axônios causa a separação de escalas temporais das avalanches, a atenuação do sinal contrabalança o processamento de informação pela rede. Se incluirmos inibição lateral dentro das camadas, esperamos que o limiar de ativação E_{th} (e, portanto, E_c) cresça de acordo com o nível de inibição da rede, porém deixando a transição de fases qualitativamente inalterada. Certamente, isso dependeria do alcance, da quantidade e da intensidade das conexões laterais dentro das camadas.

Podemos sintetizar este capítulo em cinco resultados principais:

- A fase de criticalidade estendida é confirmada através das leis de escala para a densidade de sítios ativados e para a sua susceptibilidade associada. A desordem *quenched* da rede gera a média zero e a variabilidade divergente da densidade de sítios ativados numa região estendida do espaço de parâmetros. Essa fase é conhecida como fase de Griffiths [58, 61]. Ainda, a fase crítica se encontra próxima dos valores médios de EPSP no córtex [171–173], sendo que os parâmetros do modelo foram coletados e/ou ajustados a dados experimentais.
- Distribuições de tamanho (e duração) de avalanches têm forma de lei de potência e seus cortes escalam com o tamanho do sistema, como é esperado dentro de uma região crítica. Entretanto, avalanches fora da região crítica também apresentam forma de lei de potência num intervalo limitado de s , corroborando o argumento de que a presença unicamente de distribuições com leis de potência

não está necessariamente ligada à criticalidade do sistema [26, 27].

- O modelo apresenta correlações temporais de longo alcance dentro da região crítica, verificada através da análise DFA (com expoente $0.5 < g < 1$); o modelo também apresenta espectro de potência $1/f^b$ com $b \approx 1$ na região crítica; ambos esses resultados estão em conformidade com resultados experimentais [64, 77, 79, 82].
- A estrutura colunar do modelo ficou evidente na escala características da distribuição de avalanches para pequenas avalanches no regime ativo fraco. Essa saliência na distribuição de avalanches poderia hipoteticamente ser encontrada experimentalmente se o sistema visual estiver trabalhando num regime levemente supercrítico; por exemplo, com $E = 1.88$ mV.
- Descobrimos um mínimo local no tempo de processamento da rede dentro da fase de Griffiths e próximo de $E = E_c$. No ponto $E = E_c$, o tempo de processamento diverge, conforme esperado para sistemas que apresentam percolação dinâmica ou dirigida, com expoente $\mu = 0.9$. Apesar de mínimo, a variância desse tempo de processamento é máxima, similar à variância do parâmetro de ordem. Conjecturamos que esse comportamento pode ser essencial para um processamento de informação confiável capaz de distinguir entre a maior quantidade de estímulos possível, já que nas fases inativa ou percolante forte, o sistema só responderá ou com atividade ruidosa, ou com uma avalanche dominante extremamente rápida.

Todas essas evidências sugerem fortemente que o processamento visual deve ocorrer preferencialmente dentro da fase crítica ou próximo dela. Apesar da criticalidade que observamos ser diretamente decorrente da média sobre a desordem na rede, no cérebro as conexões entre os neurônios do córtex são reforçadas ou enfraquecidas na escala desde segundos até horas e dias, alterando assim a estrutura da rede [189]. Este fenômeno é conhecido como *adaptação sensorial* [190]. Essas mudanças de estrutura ocorrem preferencialmente durante estados quiescentes, enquanto não há processamento de informação [190] – de modo similar, nossa rede é remontada para cada estímulo diferente. Fases de Griffiths seriam observadas no cérebro, portanto, através de médias sobre muito tempo de atividade, pois isso permitiria a reorganização das sinapses fazendo com que a média do processamento da informação levasse em conta diferentes *realizações das conexões* entre os neurônios e gerasse uma grande variabilidade característica dessas fases.

O modelo apresenta características essenciais de sistemas SOC, tais como a separação de escalas temporais (que emerge naturalmente

no regime crítico), avalanches lei de potência que escalam com o tamanho do sistema, correlações temporais de longo alcance e espectro de potência aproximadamente $1/f$. Ainda assim, o modelo não apresenta um mecanismo de auto-organização que o faz atingir o estado crítico independentemente dos parâmetros E e λ , que controlam a transição de fase. Contudo, o sistema visual apresenta sim adaptatividade aos estímulos externos, o que evidencia a auto-organização da rede real [67, 83]. Além disso, nosso modelo apresenta uma região estendida de criticalidade, o que torna a hipótese de que o sistema visual real seja um sistema SOC muito apelativa.

Conjecturamos que nosso modelo pertença a alguma classe de universalidade de transição de fase entre estados absorventes. A desordem da rede introduz infinitos estados absorventes, pois cada realização da rede implica numa densidade diferente de sítios ativados (especialmente na região de Griffiths). Dependendo da relação entre os parâmetros estruturais e dinâmicos, o modelo estudado pode apresentar uma dinâmica que lembra aquela de um processo epidêmico generalizado com imunização ou imunização parcial, e portanto sua classe de universalidade seria algo entre percolação dinâmica, percolação dirigida ou até percolação dirigida tricrítica [35]. O expoente da distribuição de avalanches no estado crítico é $\alpha = 1.4(1)$, diferente do esperado para percolação dinâmica ($\alpha = 1.05$ para $d = 2$ [184]), e mais próximo do esperado para percolação dirigida (1.3 para $d = 2$ e 1.4 para $d = 3$ [184]). Vale lembrar que a definição de avalanche que fizemos não é a usual no estudo de transições de fase para estados absorventes, pois o estado do sistema antes e depois de uma avalanche não é um estado absorvente em si, mas apenas um estado de silêncio nos somas. Ainda, o expoente da densidade de sítios ativados e da sua susceptibilidade associada não batem com os expoentes de percolação dinâmica nem com os de percolação dirigida, pois a dinâmica do nosso modelo é algo entre a dinâmica de cada uma dessas classes de universalidade. Os expoentes que obtemos estão resumidos na Tabela 1.

Destacamos que o estudo da criticalidade do cérebro deve ser feito através da definição de um parâmetro de ordem e da sua susceptibilidade quando possível. Se não, pelo menos através do *scaling* das distribuições de avalanches (como que o corte varia com o tamanho do sistema [12]). Em trabalhos futuros, pretendemos aperfeiçoar nosso modelo, adicionando funcionalidades como: a variação do campo excitatório dos neurônios com a profundidade das camadas do córtex; desordem em E (e.g. ruído estocástico); dinâmica sináptica ou plasticidade (STDP ou STSP) [67, 120, 121, 152, 191]; inibição/excitação lateral; ruído de fundo; diferentes estímulos na camada de entrada. Devido à estrutura

da rede e ao corpo extenso dos neurônios, é também possível simular a inserção de eletrodos e a medida de diferenças de potencial LFP para uma melhor comparação com dados experimentais.

Nosso estudo indica que ser crítico ou quase-crítico é vantajoso para as redes sensoriais do cérebro. Por exemplo, nossa rede pode servir de inspiração para ferramentas de reconhecimento de padrões dada a minimização do tempo de processamento junto com a maximização da sensibilidade da rede na região crítica. Por fim, o modelo estudado pode ser considerado um paradigma cinemático para a modelagem microscópica do córtex.

4 UM MODELO DE NEURÔNIO EFICIENTE COM DINÂMICA RICA

Modelar o cérebro não é uma tarefa simples. Muitas vezes cientistas optam por modelos simples e gerais que fornecem *insights* sobre o fenômeno original que se está tentando entender. Por outro lado, modelos simples podem carecer de algumas propriedades que podem ser fundamentais no fenômeno em questão, especialmente na modelagem de sistemas complexos como o cérebro. Hoje, supercomputadores permitem que proponhamos modelos de *larga escala* tanto para descrever funções cerebrais quanto para descrever a fisiologia do cérebro [192–196].

A maioria desses modelos representa cada neurônio por um ponto no espaço que realiza toda a computação que, na realidade, ocorre por todo o corpo extenso de um neurônio real. Herz *et al.* [197] agruparam modelos de neurônio em cinco categorias gerais (de modelos compartimentais detalhados até modelos estocásticos simples), mas todos os modelos que eles consideraram são descritos por EDOs. Quanto mais complexo o neurônio, mais detalhes o modelo fornecerá sobre a forma e a dinâmica (no espaço e no tempo) do potencial de ação se propagando na membrana do neurônio. Embora já muito simples, modelos de compartimento único são capazes de realizar tarefas fundamentais de processamento de um único neurônio [197].

Neurônios baseados em mapa vêm ganhando espaço na última década como uma nova classe de modelos com equações mais simples e eficientes (do ponto de vista computacional) [129, 198]. Mapas são sistemas de equações de tempo discreto e variáveis de estado contínuas, e modelos baseados em mapas descrevem o valor do potencial elétrico da membrana no tempo [28, 137–140, 142, 199, 200]. Assim, todos os modelos de neurônio baseados em mapas devem pertencer ao nível três da classificação de Herz *et al.* [197] (ou seja, modelos de compartimento único), já que ainda não há modelos compartimentais de neurônios baseados em mapa. Mapas que descrevem neurônios frequentemente apresentam descontinuidades arbitrárias nas suas funções de transferência para levar em conta o decaimento abrupto da voltagem de membrana depois de um potencial de ação (e.g. os modelos de Rulkov [139], Izhikevich e Hoppensteadt [142] e Courbage *et al.* [140]). Alguns desses modelos, ainda, são apenas a solução de EDO através do método de Euler de modelos integra-dispara não-lineares com passo de tempo unitário [142].

Recentemente, revisamos historicamente o desenvolvimento de uma nova classe de mapas neuronais provenientes do modelo clássico do *perceptron* de McCulloch e Pitts [136] [129]. Essa abordagem consiste em

construir modelos de neurônios adicionando termos recorrentes na equação do perceptron até que a complexidade dinâmica desejada seja alcançada. O modelo mais rico dessa classe foi introduzido por Kinouchi e Tragtenberg [138] (chamado modelo KT) e estendido por Kuva *et al.* [28] ao introduzir uma terceira e lenta variável, z , que permite *bursts* e disparos cardíacos (o modelo KTz).

Neste capítulo, buscamos o melhor compromisso entre um bom repertório de comportamentos dinâmicos neuronais e eficiência computacional, então aproximamos a tangente hiperbólica do neurônio KT(z) original por uma simples função logística (ver Apêndice B). Assim, todos os pontos fixos (FP) e limites de estabilidade do modelo se tornam analíticos. Traçaremos vários diagramas de bifurcação e diagramas de fase, tanto analítica quanto computacionalmente, e os compararemos com os originais da tangente hiperbólica. Por último, compararemos este modelo do ponto de vista de comportamentos neurais e eficiência computacional usando as ferramentas propostas por Izhikevich [201] e também algumas que desenvolvemos [129].

As funções sigmóides usadas em ambas as versões do KT e do KTz são funções contínuas, então a queda do potencial de ação não é imposta sobre o sistema. Como consequência, os disparos do KT(z) têm suas próprias escalas de tempo de ativação e desativação. Essas escalas de tempo do modelo também dão origem a disparos cardíacos e *burstings* naturalmente. Ainda, elas são úteis para que possamos escolher acoplamentos entre neurônios mais *biologicamente inspirados* do que meros acoplamentos de pulso (Subseção 2.3.2.1) [129, 198]. As correntes externas entram no modelo KT(z) como um termo aditivo dentro da função sigmóide [129]. Portanto, modelos de larga-escala podem ser tão facilmente construídos a partir desses neurônios usando *gap junctions* ou sinapses químicas (vistos na Subseção 2.3.2) [28, 129, 198] quanto eles são construídos a partir de modelos mais complexos baseados em condutância.

Veremos que empregar modelos simples da família KTz pode facilitar o estudo, por exemplo, de fenômenos como *bursts* induzidos por oscilações sublimiares, arritmia cardíaca ou até pós-despolarização adiantada (do inglês, EAD)¹, todos estudados *in vitro* e *in vivo* [202–204] ou usando modelos baseados em condutância [202, 204–207] que têm espaços de parâmetros enormes, conforme vimos na Subseção 2.3.1. Na verdade, o estudo de diversos fenômenos pode ser significativamente aprimorado através dos neurônios da família KTz devido à dimensão reduzida do

¹Fenômeno onde ocorre um pico no potencial de membrana durante o decaimento do potencial de ação. Em inglês, chama-se *early afterdepolarization*.

seu espaço de parâmetros. Adicionalmente, neurônios KTz e neurônios baseados em condutância têm um procedimento de acoplamento tão similar que o KTz poderia ser facilmente compartimentalizado ou usado em rede (como faremos no Capítulo 5). Ou até uma versão eletrônica do KTz, tal qual os neurônios construídos por Pinto *et al.* [208], poderia ser construída devido à sua dinâmica intrinsecamente discreta através de um *filtro* sigmoide.

O trabalho desenvolvido neste capítulo deu origem a um artigo já publicado [129] e a um outro artigo já escrito em colaboração com outros três estudantes do grupo, Rafael V. Stenzinger (aluno de mestrado), Jhennifer J. Gonsalves (iniciação científica) e Germano S. Bortolotto (doutorando). O último contribuiu no estudo dos atratores estranhos, da eficiência e dos comportamentos do KTz, enquanto os outros dois deram pequenas contribuições em alguns diagramas de fase.

4.1 O MODELO KTz LOGÍSTICO

A proposta é aproximar a tangente hiperbólica do modelo KT(z) pela função logística, $f(x) = x/(1 + |x|)$. No Apêndice B fazemos uma demonstração de como obter $f(x)$ a partir da $\tanh(x)$. O novo modelo fica:

$$\begin{aligned} x(t+1) &= f\left(\frac{x(t) - Ky(t) + z(t) + H + I(t)}{T}\right), \\ y(t+1) &= x(t), \\ z(t+1) &= (1 - \delta)z(t) - \lambda(x(t) - x_R), \end{aligned} \quad (4.1)$$

onde $x(t)$ é o potencial de membrana do neurônio no instante t , $y(t)$ é uma variável de recuperação rápida, $z(t)$ é uma variável lenta que representa a corrente total iônica que gera *bursts* e $I(t)$ é uma corrente externa total (devida a sinapses e/ou eletrodos). Os parâmetros K e T controlam a dinâmica de disparos rápidos, o parâmetro δ é o inverso do tempo de recuperação de $z(t)$ e controla o período refratário, e λ e x_R controlam a dinâmica de disparos lentos (*bursting*, disparos cardíacos, etc). Em particular, λ controla o amortecimento das oscilações, enquanto que x_R é um potencial de retorno que controla a duração dos *bursts* (ou disparos cardíacos). H é um potencial constante de fundo e t é o passo de tempo (ts) discreto [129]. Todos os parâmetros e variáveis estão em escalas arbitrárias.

Neste capítulo, vamos estudar dois casos: (I) o modelo KT logístico bidimensional: $\delta = \lambda = z(0) = 0$; e (II) o modelo KTz logístico

tridimensional: $H = 0$ e δ , λ e $z(0)$ quaisquer. O caso II é equivalente a transformar o H do caso (I) numa variável lenta $z(t)$: $H^{(\text{caso I})} \equiv z(t)$, com δ , λ e x_R arbitrários. Supomos $K > 0$ e $T > 0$ sem perda de generalidade [138]. Só usaremos a corrente $I(t) \neq 0$ para estudar os comportamentos excitáveis do modelo. Os diagramas de fase e de bifurcação serão traçados todos com corrente externa nula.

4.1.1 Pontos fixos e bifurcações

4.1.1.1 Caso I

Usando a função logística junto com a definição de PF, podemos reescrever a Eq. (4.1):

$$\begin{aligned} x^* &= \frac{x^* - Ky^* + H}{p}, \\ y^* &= x^*, \end{aligned} \quad (4.2)$$

onde definimos $p \equiv T + |p_0|$ e $p_0 \equiv (1 - K)x^* + H$ por simplicidade. Organizando os termos:

$$(x^*)^2 + \frac{K + T + sH - 1}{s(1 - K)}x^* - \frac{H}{s(1 - K)} = 0, \quad (4.3)$$

cujas soluções são:

$$\begin{aligned} x_{\pm}^* &= \frac{s}{2(1 - K)} \left[1 - K - T - sH \right. \\ &\quad \left. \pm \sqrt{(1 - K - T + sH)^2 + 4sHT} \right], \end{aligned} \quad (4.4)$$

em que $s \equiv |p_0|/p_0 = \pm 1$ é o sinal de p_0 . A Eq. (4.4) fornece quatro FP dos quais mantemos apenas aqueles que satisfazem: (a) $x^* \in \mathbb{R}$, (b) $|x^*| \leq 1$ e (c) a desigualdade dada implicitamente por $|p_0|$ na definição de s , i.e. $p_0 = (1 - K)x^* + H > 0$ se $s = +1$ e $p_0 = (1 - K)x^* + H < 0$ se $s = -1$.

Os autovalores Λ da matriz Jacobiana obedecem à equação característica:

$$\Lambda^2 - \frac{T}{p^2}\Lambda + \frac{KT}{p^2} = 0, \quad (4.5)$$

cujas soluções são:

$$\Lambda_{\pm} = \frac{T}{2p^2} \left(1 \pm \sqrt{1 - \frac{4Kp^2}{T}} \right). \quad (4.6)$$

A dependência de Λ em x_{\pm}^* e H é dada implicitamente em $p = T + |(1 - K)x^* + H|$. Esses autovalores podem assumir valores complexos para $K > 0.5$, quando $H = 0$, permitindo o aparecimento de ciclos-limite (LC).

A Fig. 19 mostra os diagramas de bifurcação [Eq. (4.4)] versus cada um dos três parâmetros do mapa, K , T e H . A estabilidade dos FP é dada pelos autovalores [Eq. (4.6)]: $|\Lambda_{\pm}| < 1$ são FP estáveis e estão plotados com linhas sólidas; FP com $|\Lambda_{+}| > 1$ e $|\Lambda_{-}| > 1$ são instáveis e estão representados com linhas pontilhadas; Os pontos de sela, $|\Lambda_{+}| > 1$ ou $|\Lambda_{-}| > 1$ com o outro autovalor estável, são plotados com linhas tracejadas.

As regiões cinzas nas Figs. 19A–H correspondem a LC obtidos por simples iteração do mapa. A altura das áreas cinzas dá a amplitude má-

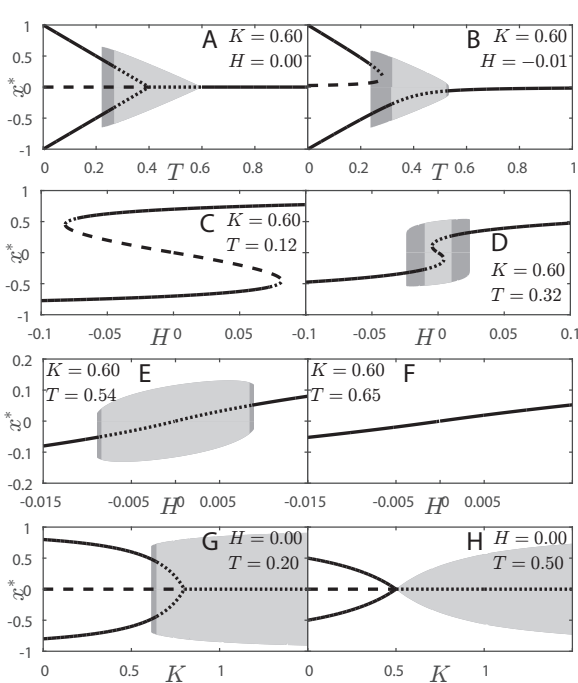


Figura 19. Painéis A,B: diagramas de bifurcação do modelo KT logístico em função de T para $K = 0.6$ fixo. (A) $H = 0.0$, (B) $H = -0.01$. Painéis C–F: diagramas de bifurcação do modelo KT logístico em função de H para $K = 0.6$ fixo. (C) $T = 0.12$, (D) $T = 0.32$, (E) $T = 0.54$, (F) $T = 0.65$. Painéis G,H: diagramas de bifurcação do modelo KT logístico em função de K para $H = 0.0$ fixo. (G) $T = 0.2$, (H) $T = 0.5$. As Eqs. (4.4) e (4.6) nos dão FP estáveis (—), instáveis (⋯) e FP de sela (---); e a Eq. (B.1) nos dá a amplitude do LC (altura da área preenchida). Cinza escuro: coexistência de LC com pelo menos um FP; Cinza claro: coexistência de LC com FP instáveis.

xima dos LC, calculada usando a Eq. (B.1) do Apêndice B. Essas regiões são preenchidas de várias janelas de atratores periódicos, ou ciclos- Q . A maioria dessas janelas é muito fina para ser percebida nesses gráficos, então não as mostramos. Na Seção 4.1.2, traçaremos os diagramas de fase do modelo para o caso (I) com $H = 0$, mostrando claramente as lacunas de atratores periódicos (que correspondem a línguas de Arnold).

As regiões cinza escuro nesses diagramas representam coestabilidade entre LC e pelo menos um PF estável. A borda externa dessas regiões (i.e. a fronteira com o FP estável) apresentam, portanto, bifurcação Neimark-Sacker subcrítica (também conhecidas como bifurcação Andronov-Hopf para sistemas de tempo contínuo).

A bifurcação de x^* sobre T nas Figs. 19A,B muda de uma forma similar a *pitchfork*² em A para $H = 0$ para uma catástrofe tipo *cusp* em B para $|H| > 0$. No caso de $H > 0$, o ramo superior desconecta ao invés do ramo inferior no painel B. O comportamento retratado nesses painéis é válido para $0.5 < K < 1$. Para $0 < K < 0.5$, a região de LC some, enquanto que para $K > 1$ é a região de 2FP que some. O comportamento do mapa é simétrico em H . Esse fato ficará mais evidente quando apresentarmos os limites de estabilidade dos FPs na Seção 4.1.2.

As Figs. 19C–F mostram a superfície da catástrofe tipo *cusp* projetada no plano $x^* \times H$ (duas bifurcações sela-nó). A curva de histerese em C se torna um único FP em F ao aumentar T , passando por uma região de atratores LC. Essa figura é válida para $0.5 < K < 1$. Os LC somem para $K < 0.5$ e, por outro lado, a região de 2FP some para $K > 1$. Os valores dos parâmetros K , T e H em que os dois FPs coalescem em um é facilmente obtido analiticamente usando os limites de estabilidade que serão apresentados na próxima seção.

As Figs. 19G,H mostram a bifurcação de x^* em função de K para $H = 0$ e dois T diferentes. A medida que T aumenta, a região de LC desacopla dos dois FP estáveis (região 2FP), mudando a bifurcação Neimark-Sacker de subcrítica (Fig. 19G) para supercrítica (Fig. 19H) para $T > 0.5$. Para $H \neq 0$, a simetria é quebrada de modo similar ao da bifurcação sobre T no painel B: i.e. ou o FP superior ($H > 0$) ou o inferior ($H < 0$) sobrevive enquanto o outro some numa bifurcação sela-nó. Ainda, LCs existem apenas para um certo intervalo de H próximo de zero e qualquer $|H| > 0$ transforma a bifurcação Neimark-Sacker supercrítica em subcrítica (painel H). Novamente há simetria em $H \rightarrow -H$.

²Manteremos os nomes de muitas bifurcações e comportamentos de neurônio em inglês para ficar de acordo com a literatura padrão internacional.

4.1.1.2 Caso II

O FP para o caso II é facilmente derivado da Eq. (4.3) substituindo-se H por $z^* = (x_R - x^*)\lambda/\delta$. O KTz logístico tem, portanto, FP dado por:

$$s(1 - K - \alpha)(x^*)^2 + (T + sx_R\alpha - 1 + K + \alpha)x^* - \alpha x_R = 0, \quad (4.7)$$

onde definimos $\alpha \equiv \lambda/\delta$ por simplicidade. A solução é:

$$x_{\pm}^* = \frac{s}{2(1 - K - \alpha)} \left[1 - K - T - \alpha(sx_R + 1) \pm \sqrt{(T + K + \alpha - 1)^2 + 2sx_R\alpha(1 - K - \alpha + T) + \alpha^2 x_R^2} \right]. \quad (4.8)$$

Os FPs dados na Eq. (4.8) existem apenas se satisfizerem as mesmas condições para o caso I, substituindo H por z^* na terceira condição: $(1 - K)x^* + z^* > 0$ para $s = +1$ e $(1 - K)x^* + z^* < 0$ para $s = -1$.

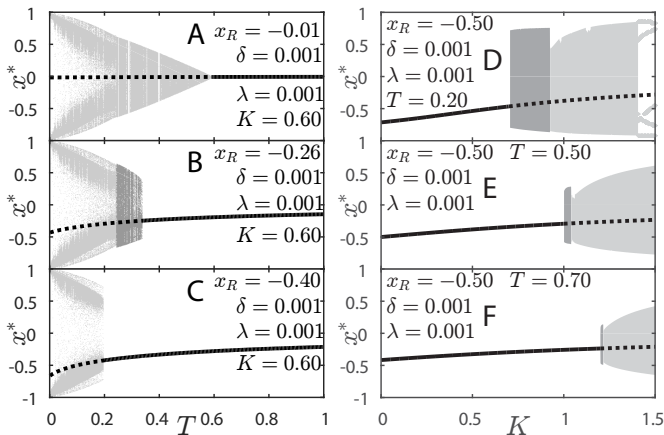


Figura 20. Painéis A–C: diagramas de bifurcação do KTz logístico versus T para $K = 0.6$ e $\delta = \lambda = 0.001$ fixos. (A) $x_R = -0.01$, (B) $x_R = -0.26$, (C) $x_R = -0.4$. Painéis D–F: diagramas de bifurcação do KTz logístico versus K para $x_R = -0.5$ e $\delta = \lambda = 0.001$ fixos. (D) $T = 0.2$, (E) $T = 0.5$, (F) $T = 0.7$. A Eq. (4.8) dá FPs estáveis (—) e instáveis (···) e a Eq. (B.1) dá a amplitude dos LCs (altura da área preenchida). No painel D, ao invés da altura do atrator para $K \lesssim 1.5$, o próprio atrator é mostrado como exemplo de ciclos periódicos. Cinza escuro: *bursting*; cinza claro: disparos rápidos ou cardíacos.

A equação característica da Jacobiana é dada por:

$$p^2\Lambda^3 - [T + (1 - \delta)p^2]\Lambda^2 + T(K + \lambda + 1 - \delta)\Lambda - KT(1 - \delta) = 0, \quad (4.9)$$

lembrando que $p = T + |x^* - Ky^* + z^*|$. A solução para Λ é dada pela fórmula de Cardano-Tartaglia:

$$\begin{aligned} \Lambda_1 &= B + C - \sqrt[3]{2D}, \\ \Lambda_2 &= B - \frac{1 - \sqrt{3}i}{2}C + \frac{1 + \sqrt{3}i}{\sqrt[3]{4}}D, \\ \Lambda_3 &= B - \frac{1 + \sqrt{3}i}{2}C + \frac{1 - \sqrt{3}i}{\sqrt[3]{4}}D, \end{aligned} \quad (4.10)$$

onde os coeficientes B , C e D são dados por:

$$\begin{aligned} B &= \frac{T - (\delta - 1)p^2}{3p^2}, \\ C &= \frac{\sqrt[3]{R + \sqrt{4U^3 + R^2}}}{3\sqrt[3]{2}p^2}, \\ D &= \frac{U}{3p^2\sqrt[3]{R + \sqrt{4U^3 + R^2}}}, \\ U &= 3p^2T(K + \lambda - \delta + 1) - [(\delta - 1)p^2 - T]^2, \\ R &= 2T^3 - 3(\delta - 1)p^4T(\delta - 1 + 6K - 3\lambda) + \\ &\quad + 3p^2T^2(\delta - 1 - 3K - 3\lambda) - 2(\delta - 1)^3p^6. \end{aligned} \quad (4.11)$$

Os diagramas de bifurcação do FP do KTz logístico [Eq. (4.8)] estão plotados nas Figs. 20A–F. A estabilidade é dada pelas mesmas condições descritas para o caso I, mas usando $\Lambda_{1,2,3}$ dado na Eq. (4.10): linhas sólidas são FP estáveis, enquanto linhas pontilhadas são FP instáveis. Os LC ficam nas áreas cinzas. Nas Figs. 20A–C, a área preenchida corresponde ao atrator verdadeiro (ao invés de simplesmente sua amplitude, como nas outras figuras) para cada T iterado por 10^6 ts. Se mais iterações fossem consideradas, os atratores teriam uma distribuição de pontos mais densa para cada T . Para as Figs. 20D–F, a altura da área cinza é a amplitude do LC, Eq. (B.1) do Apêndice B (exceto na grande janela periódica no painel D próximo de $K = 1.5$). *Bursts* de disparos (BS) estão na região cinza escuro enquanto que disparos rápidos (FS) ou cardíacos (CS) estão na região cinza clara. É fácil separar CS e FS, pois CS tem um grande buraco onde os pontos do atrator são esparsamente distribuídos próximos de $x^* = 0$ (painéis A a C).

A corrente lenta z faz com que não haja mais biestabilidade entre dois FPs, como havia no caso I. Os valores de x_R , λ e δ determinam o valor estacionário de $z^* = (x_R - x^*) \lambda / \delta$, que é equivalente ao H do caso I. Assim, os comportamentos que descreveremos aqui serão simétricos em x_R , tal que $x_R \rightarrow -x_R$ faz com que $x^* \rightarrow -x^*$.

Nas Figs. 20A–C, a região de 2FP do caso I gerou uma região de CS. Se considerarmos z variando muito lentamente (uma aproximação quase-estática), então um disparo cardíaco pode ser visto como uma alternância lenta entre dois FP estáveis. Essa afirmação pode ser verificada comparando as Figs. 19A,B e 20A–C, e notando a alta densidade de pontos do atrator de LC na região de CS para o caso II onde estavam anteriormente os PF estáveis do caso I. Esse fenômeno ocorre pois o modelo, nesse regime, está próximo das bifurcações sela-nó (Fig. 19C) e é conhecido como *ruínas de atratores* ou *fantasmas de atratores* [126, 209].

Nas Figs. 20D–F, os LCs começam por uma bifurcação subcrítica de Neimark-Sacker do FP numa região de BS. A região BS encolhe a medida que T aumenta. A amplitude dos LCs também decresce com o aumento de T . Esse decréscimo também pode ser explicado através do caso I: para $H = 0$ e $T = K$ há uma bifurcação Neimark-Sacker supercrítica no caso I (Fig. 19A), então para $|x_R \lambda / \delta| \gtrsim 0$ e $T \lesssim K$ a amplitude dos LCs deve ser pequena. No painel D, particularmente, há uma janela periódica bem larga no lado direito da região de LCs, onde aparece um atrator ciclo-5.

As regiões FS e BS se extinguem para $|x_R|$ crescente. A descrição das bifurcações do KTz, até agora, são válidas apenas para $0.5 < K < 1$. Para $0 < K < 0.5$, há apenas comportamento FP e CS, enquanto que para $K > 1$ não há CS. Todas as bifurcações ocorrem também para $x_R > 0$, mas as oscilações nascem do FP simétrico positivo. As bifurcações para todos os valores de K ficarão mais claras quando discutirmos os limites de estabilidade do FP na próxima seção.

Calculamos também os intervalos entre disparos (ISI), que nada mais é que o período dos LCs, para estudar a estrutura interna dos LCs. O cálculo do ISI nos permite separar claramente regimes de FP, FS, BS, CS e *disparos cardíacos aperiódicos* (ACS). Até onde sabemos, não há outro modelo de neurônio que apresenta regime ACS. É possível achar janelas estreitas dentro do regime aperiódico onde existem atratores caóticos, embora o neurônio não seja geralmente caótico nesse regime.

Os diagramas de bifurcação do ISI são dados na Fig. 21 (curvas azuis de cima). Todas as transições nessa figura estão marcadas com linhas pontilhadas verticais. As Figs. 21A–C correspondem a aproximadamente os mesmos parâmetros que os das Figs. 20A–C, respectivamente. Exceto a transição entre CS \rightarrow ACS, todas as outras bifurcações

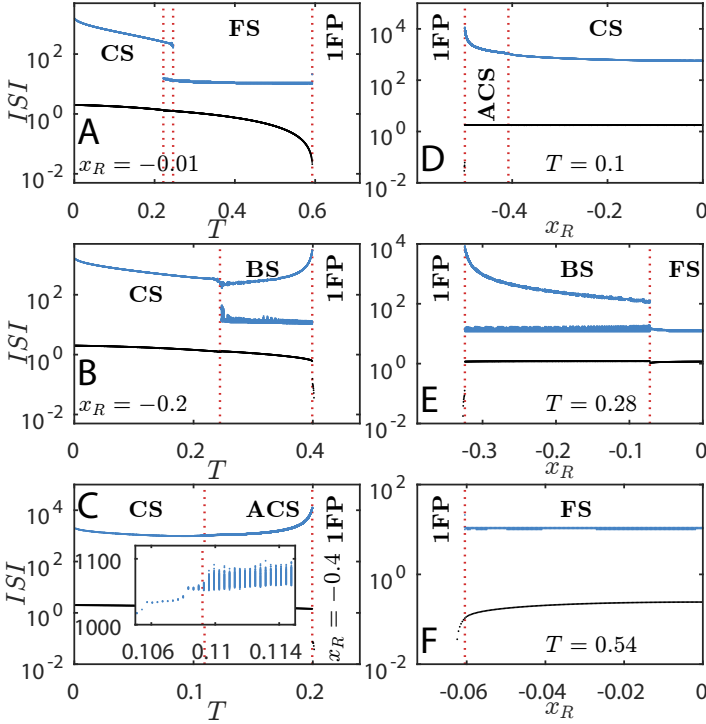


Figura 21. Bifurcação do intervalo entre disparos (azul, curvas de cima) e amplitude dos LCs (preto, curvas de baixo) para $K = 0.6$ e $\delta = \lambda = 0.001$. Painéis A–C: $ISI \times T$ para $x_R = -0.01$ (A), $x_R = -0.2$ (B) e $x_R = -0.4$ (C); detalhe: fronteira entre disparos cardíacos periódicos e aperiódicos; note a dispersão de ISI na região de ACS. Painéis D–F: $ISI \times x_R$ para $T = 0.1$ (D), $T = 0.275$ (E) e $T = 0.54$ (F). Linhas verticais pontilhadas destacam as bifurcações (ou mudanças de comportamento). A amplitude dos LCs é descontínua em todas as bifurcações. A descontinuidade desaparece para $|x_R| \rightarrow 0$ pois o modelo se aproxima de uma bifurcação Neimark-Sacker supercrítica. A amplitude mostra as oscilações sublimiarias nas transições de FP para BS ou ACS.

da Fig. 21 são descontínuas.

O regime FS coexiste com CS num pequeno intervalo de parâmetros T (Fig. 21A). A transição entre esses dois regimes é similar a uma transição de primeira ordem. A transição de BS para FS, por outro lado, ocorre através do aumento contínuo da duração de um único *burst*, Δt_{BS} , de maneira similar ao que ocorre no interneurônio do coração da sangue-suga modelado por Shilnikov e Cymbalyuk [210] através de uma abordagem baseada em condutâncias. A Fig. 21E mostra o perfil de ISI nessa transição enquanto que a Fig. 22B mostra o *scaling* de Δt_{BS} próximo da transição em $x_R^{BS} = -0.075$ para o mesmo conjunto

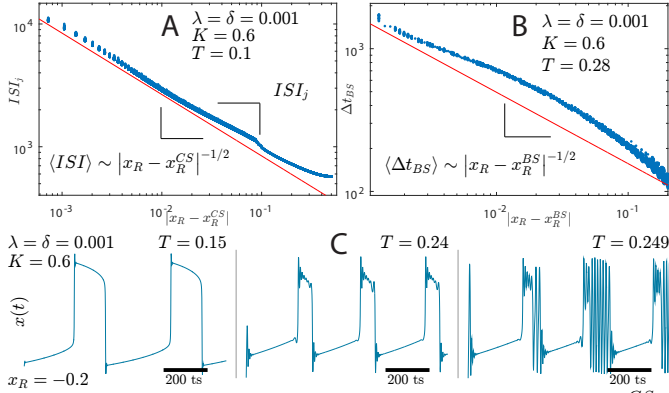


Figura 22. Painel A: período das oscilações, ISI_j , em função de $|x_R - x_R^{CS}|$ (x_R^{CS} é o ponto de bifurcação dado pela Eq. (4.19) no limite quase-estático). Note que $\langle ISI \rangle$ vai a infinito para $x_R \rightarrow x_R^{CS}$ com expoente $1/2$ [mesmos dados que na Fig. 21D deslocados de x_R^{CS}]. O pequeno bico próximo de $|x_R - x_R^{CS}| \approx 10^{-1}$ separa disparos cardíacos periódicos (direita) de aperiódicos (esquerda). Painel B: duração de *burst*, Δt_{BS} , em função de $|x_R - x_R^{BS}|$ (x_R^{BS} é o ponto de bifurcação onde FS começa através de uma catástrofe *blue-sky* [210]). A lei de potência vale apenas bem perto da bifurcação ($|x_R - x_R^{BS}| \lesssim 10^{-3}$). Painel C: potencial de membrana na transição de CS para BS para T crescente e $\bar{K} = 0.6$, $\delta = \lambda = 0.001$ e $x_R = -0.2$ fixos. Note como o ciclo limite perde estabilidade para um comportamento caótico misturado entre disparos cardíacos e *bursting*. A forma dos potenciais de ação em C (meio) lembra potenciais de ação com EAD [207].

de parâmetros. Enquanto o intervalo entre *bursts* (maior ISI, Fig. 21E) permanece praticamente constante com $x_R \rightarrow x_R^{BS} = -0.075$, a duração dos *bursts* aumenta continuamente para infinito de acordo com a lei de potência:

$$\langle \Delta t_{BS} \rangle \sim |x_R - x_R^{BS}|^{-1/2} \quad (4.12)$$

caracterizando uma bifurcação homoclínica de uma órbita periódica sela-nó [210].

A bifurcação de CS→FP ocorre através de uma bifurcação de período infinito (Figs. 21C,D). A Fig. 22A mostra em detalhes como o período vai a infinito de acordo com a lei de potência:

$$\langle ISI \rangle \sim |x_R - x_R^{CS}|^{-1/2}, \quad (4.13)$$

onde x_R^{CS} é o ponto de transição dado pelo limite de estabilidade do FP que, no limite quase-estático, veremos que obedece à Eq. (4.19). A mesma lei de potência é verificada para $\langle ISI \rangle \times |T - T^{CS}|$. A Eq. (4.13) caracteriza uma bifurcação sela-nó no círculo invariante [126].

A borda entre CS e BS (Fig. 21B) apresenta pequenas regiões com atratores caóticos, dada a perda da estabilidade do LC. Na Fig. 22C, mostramos o comportamento do neurônio, $x(t)$ versus t , conforme a tran-

sição CS→BS se aproxima. Para T pequeno (esquerda da Fig. 22C), os disparos cardíacos são bem regulares e lembram, por exemplo, os disparos do modelo de FitzHugh-Nagumo [132, 133]. Para T crescendo, o LC perde estabilidade e começa a mostrar pequenas oscilações mesmo durante o decaimento lento do potencial de ação (painel do meio), de modo similar a potenciais de ação com EAD [207]. A região BS começa após uma transição altamente caótica com comportamentos misturados de BS com CS (painel da direita da Fig. 22C) que ocorre em $0.24 \lesssim T \lesssim 0.25$.

Se novamente considerarmos $z(t)$ variando bem lentamente para $x_R < 0$, o sistema é bem representado pela alternância lenta entre os diagramas de bifurcação das Figs. 19A,B. A órbita gira em torno de dois FP estáveis na Fig. 19A,B para T pequeno. Conforme T aumenta, o FP de cima passa por uma bifurcação Neimark-Sacker subcrítica. Entretanto, dentro de uma certa região de T os LC coexistem com um equilíbrio de sela, o que desestabiliza as oscilações e gera oscilações rápidas de pequena amplitude no LC.

A bifurcação que separa BS e FP (Figs. 21B,E) é similar àquela que separa CS e FP. O maior ISI (ou o intervalo entre bursts) diverge de acordo com a lei de potência dada na Eq. (4.13): $\langle IBI \rangle \sim |x_R - x_R^{FP}|^{-1/2}$. Novamente, x_R^{FP} é o valor do ponto de transição que pode ser determinado pelo limite de estabilidade do FP. A presença das bifurcações selanó, homoclínica [Eq. (4.12)] e Neimark-Sacker próximas sugere que o modelo KTz logístico tem um ponto de bifurcação Bogdanov-Takens [126]. Entretanto, não buscamos caracterizar essa bifurcação.

A amplitude dos LCs também está retratada na Fig. 21 (pontos pretos na parte de baixo de cada painel). Todos os FPs nessa figura bifurcam para LCs através de bifurcações com amplitude descontínua. A exceção é o caso $x_R = 0$, em que recuperamos a bifurcação Neimark-Sacker supercrítica do caso I. Uma região bem estreita de oscilações sublimiarias (SO) ocorre na borda das transições: FS→FP, CS→FP e BS→FP, apesar da descontinuidade na amplitude. Apenas para ajudar a visualizar a amplitude de SO: na Fig. 21B-E aparece uma *poeira* preta próximo às linhas pontilhadas verticais com coordenada y entre 10^{-2} e 1; essa poeira é a amplitude das SO.

4.1.2 Diagramas de fase

4.1.2.1 Caso I

O modelo KT logístico tem três parâmetros, K , T e H . Nós traçaremos os diagramas $K \times T$ para $H = 0$ e também $T \times H$ para vários K . Nós inserimos a Eq. (4.4) na Eq. (4.6) e usamos a condição do limite de estabilidade dada na Eq. (B.2) (Apêndice B) para obter uma curva de um parâmetro em função dos outros dois.

O caso $H = 0$ (retratado na Fig. 23A) tem quatro limites de estabilidade diferentes, dos quais três são analíticos:

$$T = 1 - K, \text{ para } K \leq 0.5, \quad (4.14)$$

$$T = K, \text{ para } K > 0.5, \quad (4.15)$$

$$T = \frac{1}{K} + K - 2, \text{ para } 0.5 \leq K \leq 1, \quad (4.16)$$

onde Eq. (4.14) separa a região de um FP estável (1FP) da região de dois FP estáveis (2FP) através de uma bifurcação *pitchfork* supercrítica (de modo similar ao da Fig. 19A, mas para $K \leq 0.5$ não há LC, ou ao da Fig. 19H para $T > 0.5$), a Eq. (4.15) separa 1FP de uma região de LC (Osc) através de uma bifurcação Neimark-Sacker supercrítica (também de modo similar ao da Fig. 19A, mas para $K > 0.5$ não há coexistência de FP estável, ou ao da Fig. 19H para $T > 0.5$) e a Eq. (4.16) separa a região de 2FP de uma região de LC (Osc) através de uma bifurcação Neimark-Sacker subcrítica (Fig. 19G). A curva dada pela Eq. (4.16) é a curva mais a direita com linha tracejada na Fig. 23A.

O limite de estabilidade da fase Osc. foi determinado através da iteração do mapa e é a curva tracejada mais a esquerda na Fig. 23A. A região Osc. está preenchida com inúmeras línguas de Arnold, cada uma correspondendo a um atrator de período diferente. Os rótulos de cada língua na Fig. 23A são conhecidos como números de giração $w = P/Q$, onde Q é o período do atrator (i.e. a quantidade de passos de tempo para o mapa se repetir exatamente) e P é a quantidade de oscilações completas dentro do período Q . As línguas são mais finas do que no modelo original com \tanh (Apêndice B) e correspondem aos atratores periódicos detectados nos diagramas de bifurcação. A estrutura geral do diagrama $T \times K$ foi preservada pela aproximação logística. Detalhes sobre o algoritmo usado para determinar as línguas são apresentados por Tragtenberg e Yokoi [211].

O parâmetro H é um terceiro eixo saindo do papel na Fig. 23A,

perpendicular a T e K . Então para $H \neq 0$, temos três diagramas de fase qualitativamente distintos, mostrados nos painéis B a D dessa figura, que correspondem aos limites de estabilidade das Eqs. (4.14), (4.15) e (4.16): $K < 0.5$; $0.5 \leq K < 1$ e $K > 1$. Linhas pontilhadas verticais na Fig. 23A indicam os valores de K usados para traçar os outros três diagramas de fase na figura.

As linhas sólidas nas Figs. 23B–D são os limites de estabilidade do FP dados por:

$$H = \begin{cases} \left(\sqrt{(1-K)T} + K - 1 \right) x^*, & \text{para } K < 0.5, \\ \left(\sqrt{KT} + K - 1 \right) x^*, & \text{para } K \geq 0.5, \end{cases} \quad (4.17)$$

onde x^* são os FP dados pela Eq. (4.4). Entretanto, o vínculo dado pelo

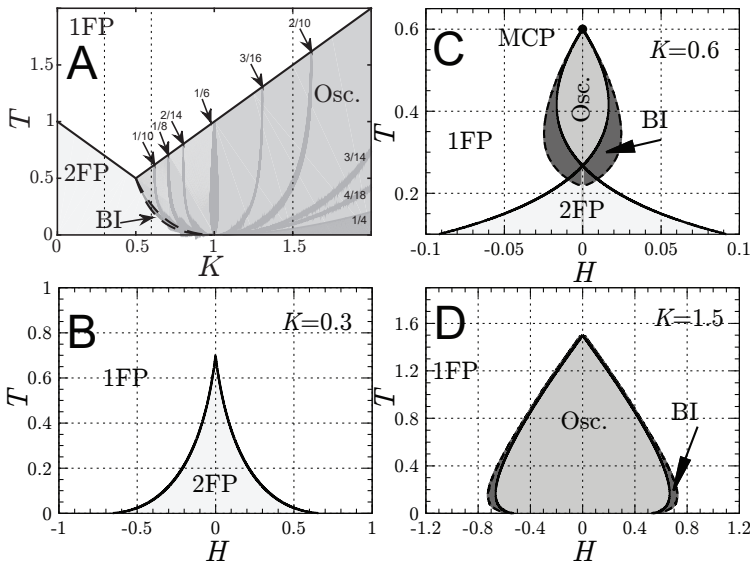


Figura 23. Diagramas de fase do modelo KT logístico (caso I). Painel A: $T \times K$ para $H = 0$ (linhas pontilhadas verticais são os valores de K selecionados para os painéis B, C, D); Linhas sólidas são bifurcações *pitchfork* supercríticas [1FP \leftrightarrow 2FP, Eq. (4.14)] ou bifurcações Neimark-Sacker supercríticas [1FP \leftrightarrow Osc., Eq. (4.15)], a linha tracejada mais a direita é uma bifurcação Neimark-Sacker subcrítica [2FP \rightarrow Osc., Eq. (4.16)] e a linha tracejada a esquerda é o limite de estabilidade da região Osc. determinado computacionalmente. Painéis B–D: $T \times H$ para $K = 0.3$ (B, válido para $K \leq 0.5$); $K = 0.6$ (C, válido para $0.5 < K < 1$); $K = 1.5$ (D, válido para $K \geq 1$). 2FP \leftrightarrow 1FP: bifurcação sela-nó e linhas tracejadas são bifurcações Neimark-Sacker subcríticas determinadas computacionalmente; linhas sólidas são dadas pela Eq. (4.17). O ponto no topo (bico) nos painéis C e D são pontos multicríticos (MCP) onde ocorre bifurcação de Neimark-Sacker supercrítica. A região oscilatória apresenta várias línguas de Arnold, rotuladas por seus números de giração.

limite de estabilidade ($|\Lambda| = 1$) simplifica o FP [Eq. (4.4)] para:

$$x^* = \begin{cases} s \left(1 - \sqrt{\frac{T}{1-K}} \right), & \text{para } K < 0.5, \\ s \left(1 - \sqrt{\frac{T}{K}} \right), & \text{para } K \geq 0.5, \end{cases} \quad (4.18)$$

em que $s = \pm 1$ já foi definido anteriormente. As duas soluções distintas para as Eqs. (4.17) e (4.18) vêm da mudança do autovalor de real para complexo em $K = 0.5$.

As curvas sólidas mostradas nas Figs. 23B–D são a intersecção das superfícies no espaço $K \times T \times H$ dadas pela Eq. (4.17) com planos perpendiculares a K (i.e. com K fixo). As linhas tracejadas nas Figs. 23C,D são os limites de estabilidade da fase Osc. e foram determinadas através de um método de bissecção da iteração do mapa. As línguas de Arnold da Fig. 23A com atratores periódicos também se interseccionam com os planos com K fixo e, portanto, estão presentes dentro da fase Osc. nas Figs. 23B–D. Entretanto, não determinamos os limites das línguas de Arnold (i.e. dos atratores periódicos) nos planos com K fixo. Os diagramas de fase da Fig. 23 nos dão uma visão geral de todas as bifurcações discutidas com a Fig. 19.

Novamente, há uma grande similaridade entre a aproximação logística e o modelo original de Kinouchi e Tragtenberg [138] (ver Apêndice B) com duas diferenças importantes: primeiro, os dois pontos multicríticos (MCP) do modelo original coalesceram em apenas um MCP (Fig. 23C,D) de modo a formar um bico no topo do diagrama; segundo, a bifurcação Neimark-Sacker supercrítica que ocorria no original para $K > 1$ se tornou apenas a ponta superior do diagrama, tornando as fronteiras entre FP e Osc. completamente subcrítica (Fig. 23D).

Comparando os diagramas da Fig. 23, concluímos que a região mais rica em termos de comportamentos dinâmicos ocorre para $0.5 < K < 1$ pois apresenta todas as bifurcações possíveis do modelo. Assim, nós estudaremos o modelo tridimensional apenas dentro dessa região sem perda de generalidade.

4.1.2.2 Caso II

A variável z acrescenta três outros parâmetros no modelo: δ , λ e x_R . Traçaremos o diagrama $x_R \times T$ para $\delta = \lambda = 0.001$ e $K = 0.6$ e aplicaremos o método de ISI (descrito no Apêndice B) para separar as fases de LC. É possível aplicar esse método para qualquer combinação

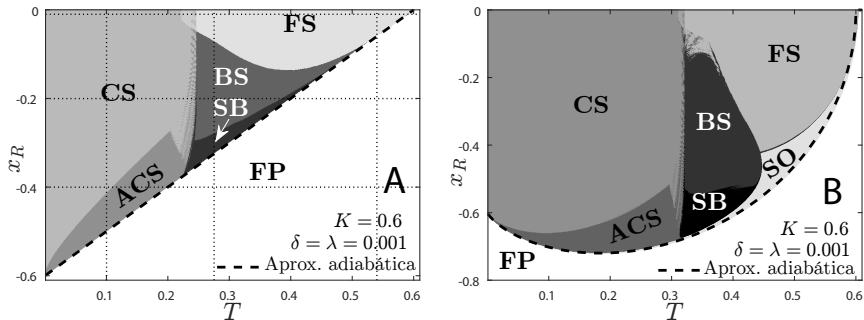


Figura 24. Diagrama de fase $x_R \times T$. Painel A: método da distribuição de ISI aplicado ao modelo KTz logístico (caso II). Painel B: mesmo método aplicado ao modelo original com tanh (comparar com o diagrama apresentado no Apêndice B). As fases são mostradas com diferentes tons de cinza. Tem uma região biestável na fronteira entre FS e CS. O comportamento característico do mapa dentro da *poeira* (ou *camarões* [213]) entre CS e BS é uma alternância infinita entre disparos cardíacos e *bursting*. Linhas tracejadas são a aproximação quase-estática. Oscilações sublimiáres (SO) também estão presentes no painel A, mas dentro de uma região muito estreita sob a linha tracejada. *Bursts* lentos e rápidos estão separados por um limiar arbitrário apenas para destacar a presença de *bursts* com vários intervalos entre *burst*. Linhas pontilhadas horizontais e verticais correspondem aos valores de x_R e T escolhidos para plotar a Fig. 21.

de parâmetros. Neste trabalho, aplicaremos apenas para o caso $\lambda = \delta = 0.001$ e $K = 0.6$, pois este é o único diagrama de fases do KTz hiperbólico presente na literatura que descreve as fronteiras entre diferentes fases de LC através da iteração do mapa [28]. Outros diagramas de fases foram traçados apenas usando o limite de estabilidade do FP, sem separar as fases de LC [212].

O método de ISI aplicado ao modelo KTz logístico resulta na Fig. 24A enquanto que aplicado ao modelo KTz tanh, na Fig. 24B. O painel B também pode ser comparado ao diagrama $x_R \times T$ do modelo com tanh criado apenas com iterações do mapa por Kuva *et al.* [28], no Apêndice B. As fases são separadas pelo método descrito também no Apêndice B, através do qual se pode encontrar comportamentos típicos do neurônio em cada uma das regiões. Esse método nos dá uma ideia boa sobre estruturas que são muito dificilmente encontradas usando apenas a iteração do mapa. Por exemplo, a fase ACS também está presente no modelo original, apesar de nunca ter sido detectada. Essa fase se torna a *poeira* encontrada na fronteira entre CS e BS. O atrator do sistema ajustado sobre essa *poeira*, em ambos os casos, é uma alternância infinita entre disparos cardíacos e *bursts*, como no painel da direita da Fig. 22C. Um primeiro olhar sobre essa região dá a impressão de que a *poeira* vai diminuindo conforme $|x_R|$ diminui, mas ainda mantendo a mesma estrutura. Essa pode ser, portanto, uma região com estrutura fractal

no espaço de parâmetros do modelo KTz (seja hiperbólico ou logístico), onde o modelo apresenta comportamento caótico. Se for assim, pode ser que sejam *camarões* no espaço de parâmetros [213, 214].

A aproximação adiabática, ou quase-estática, consiste em substituir H do caso I por $H^{(\text{caso I})} = z^* = (x_R - x^*)\lambda/\delta$ nos limites de estabilidade das Eqs. (4.17) e (4.18) e resolver para obter uma curva $x_R(T)$ (ou outra que se tenha interesse). A aproximação, válida para $0 < \delta = \lambda \ll 1$, resulta em:

$$x_R = s(K - T), \quad (4.19)$$

onde $s = +1$ para o FP positivo e $s = -1$ para o FP negativo. A Eq. (4.19) está plotada com uma curva tracejada na Fig. 24A. Essa curva é muito mais simples do que a obtida por Copelli *et al.* [212] para o modelo hiperbólico (linha tracejada no painel B).

Bursts lentos (SB) estão separados dos *bursts* regulares através do ISI usando um limiar arbitrário. Fazemos isso para enfatizar a grande diferença de ISI entre ambos os comportamentos observados nas Figs. 21. Todas as fases que estão presentes no KTz hiperbólico (FS, FP, BS, SB, CS, ACS e SO) também estão presentes na nossa aproximação logística (mesmo que a fase ACS não tenha sido originalmente detectada no modelo KTz hiperbólico). A fase de SO foi identificada apenas através do cálculo da amplitude das oscilações já que ela é muito fina no diagrama $x_R \times T$.

A reentrância no diagrama da Fig. 24B para $T \rightarrow 0$ no modelo da tanh ocorre em vários limites de estabilidade em outros planos de parâmetros [212]. O KTz logístico teve seu limite de estabilidade linearizado no limite adiabático em relação ao KTz hiperbólico (comparar as curvas tracejadas nas Figs. 21 A e B). Portanto, também seria interessante investigar se o modelo logístico, no limite adiabático, terá seu limite de estabilidade linearizado também nos outros planos de parâmetros, em que o modelo hiperbólico apresenta reentrância.

4.2 COMPORTAMENTOS NEURONAIS

Esta seção é dedicada a descrever comportamentos dinâmicos particulares do mapa que podem ser de interesse ao propor uma rede neural biologicamente plausível, como faremos no Capítulo 5. A solução $x(t)$ do mapa, Eq. (4.1), é o próprio potencial elétrico da membrana do neurônio, portanto as Figs. 25 e 26 terão x (em unidades arbitrárias) no eixo y (plotado com círculos e linhas para guiar os olhos) e t (em ts) no

eixo horizontal. Comportamentos excitáveis estão acompanhados com a respectiva curva de corrente de entrada, $I(t)$ (também em unidades arbitrárias), logo abaixo do gráfico do potencial. Os parâmetros para todos os comportamentos dessas figuras são dados no Apêndice B, na Tabela 7.

4.2.1 Caso I

O modelo bidimensional apresenta apenas três comportamentos autônomos: estado de repouso, disparos rápidos e oscilações sublimiares. Os disparos rápidos podem ser caóticos, dependendo dos parâmetros. Os comportamentos excitáveis são mais diversos, pois dependem das bifurcações do modelo. Como vimos na Subseção 4.1.1, mesmo o modelo KT logístico já apresenta diversas bifurcações diferentes. Os comportamentos excitáveis descritos aqui são achados todos próximos à bifurcação Neimark-Sacker subcrítica (Fig. 23C).

Os comportamentos excitáveis são: relaxação ao FP, oscilações transientes, disparos tônicos, efeito de bloqueio de nervo, biestabilidade (LC + FP) e disparos excitáveis. Todos eles também presentes no modelo original [138]. Entretanto, a amplitude das oscilações da aproximação logística são um tanto menores do que as apresentadas com a tanh, já que a função logística varia mais devagar para $|T| \rightarrow 0$ do que a tanh.

O modelo KT apresenta excitabilidade verdadeira, pois na maioria das bifurcações apresenta um equilíbrio de sela que separa a bacia de atração dos dois atratores. Cada curva da Fig. 25F é o resultado de um estímulo pulso delta [Eq. (2.63)] de intensidade cada vez maior, até que o neurônio dispara. O limiar de excitabilidade pode ser facilmente determinado através da distância entre os parâmetros do neurônio e o limite de estabilidade do FP, curva $H(K, T)$ dada na Eq. (4.17).

4.2.2 Caso II

O caso II é uma generalização do caso I, então além dos comportamentos autônomos e excitáveis do caso I, neurônios KTz também apresentam: disparos lentos, disparos cardíacos rápidos e lentos, disparos cardíacos aperiódicos, *bursts* rápidos e lentos e *bursts* caóticos (mistura de disparos cardíacos e *bursts* encontrada na poeira entre os dois regimes).

Poucos modelos de neurônios apresentam disparos cardíacos. No caso de modelos de tempo contínuo, são conhecidos apenas o neurônio

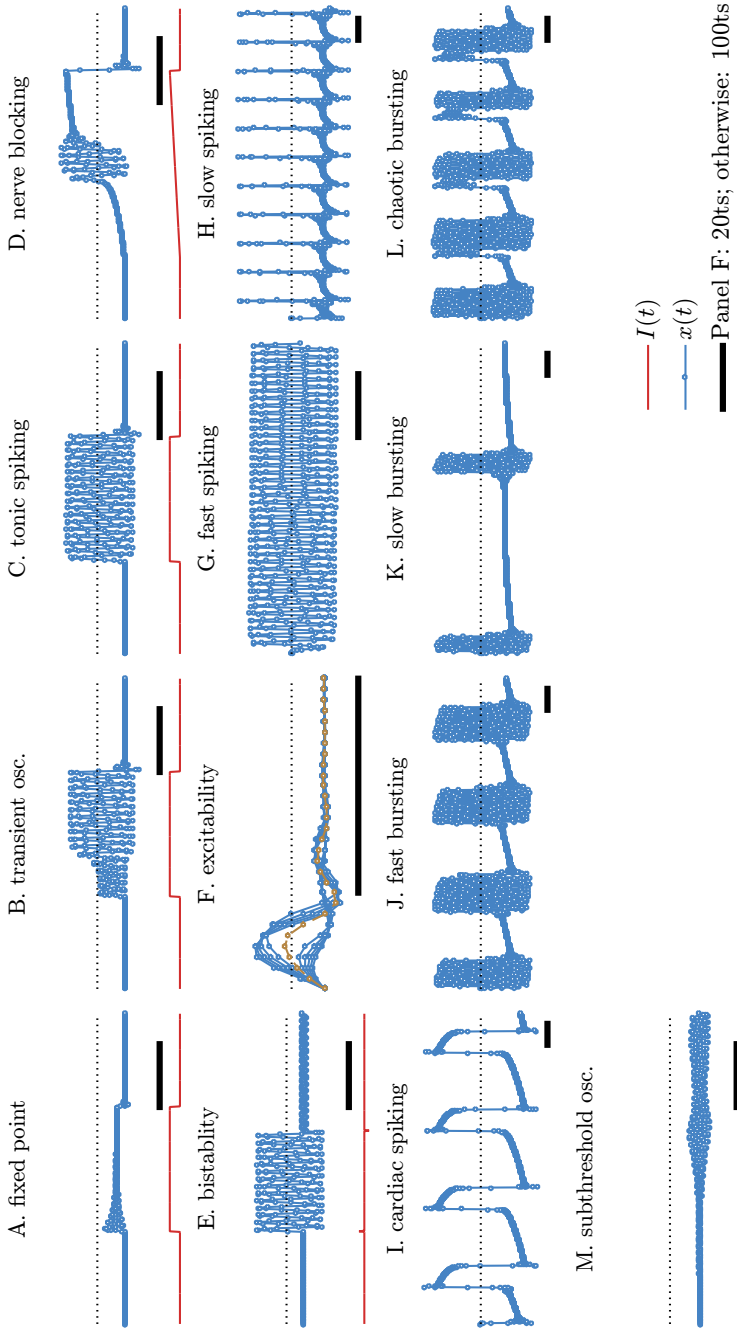


Figura 25. Comportamentos dinâmicos do $KT(z)$ logístico. Painéis A–F: comportamentos excitáveis específicos do caso I. Outros painéis: oscilações autônomas do caso II. Parâmetros dados na Tabela 7.

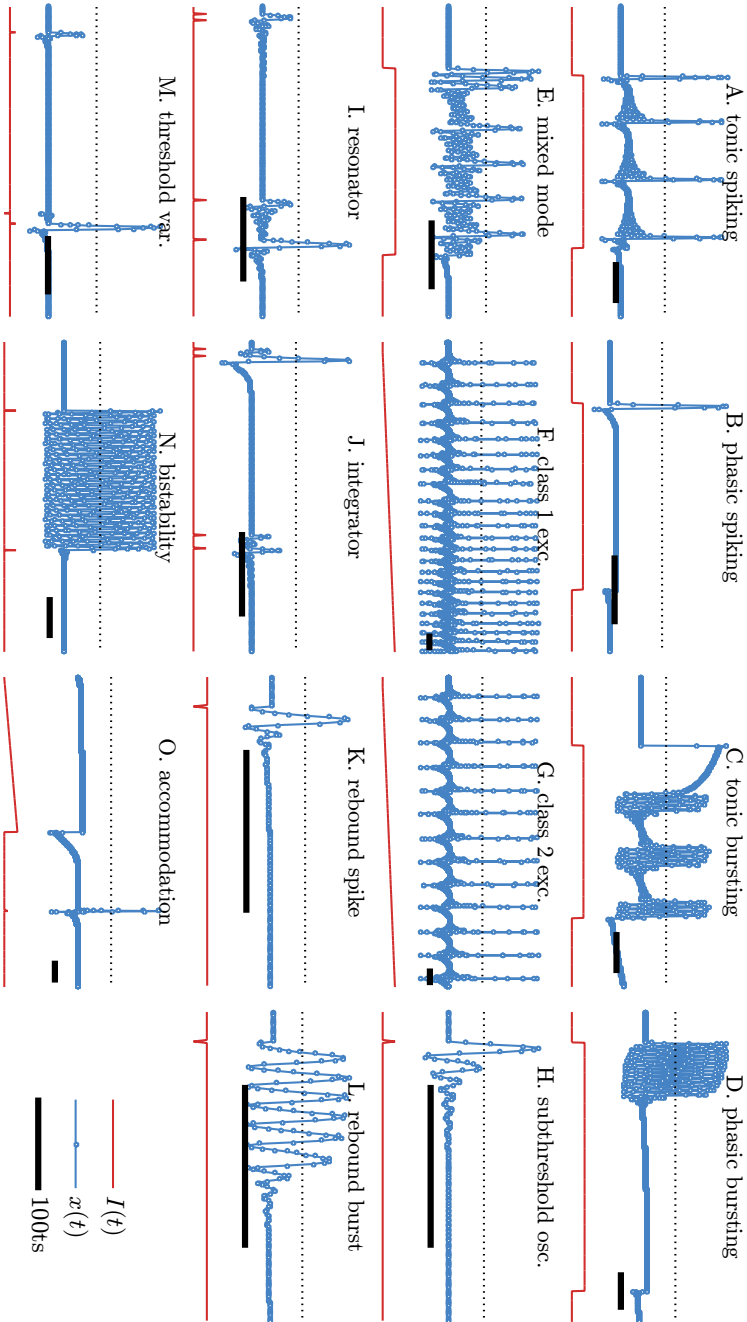


Figura 26. Alguns comportamentos excitáveis do KTz logístico. Parâmetros dados na Tabela 7.

formal de FitzHugh-Nagumo [132, 133] e o neurônio baseado em condutâncias de Luo e Rudy [144]. O primeiro mapa a apresentar disparos cardíacos foi o modelo KTz hiperbólico [28, 129]. Recentemente, há a proposta do modelo de Rulkov adaptado [215] e uma discretização do modelo de Luo & Rudy [216]. A simplificação logística permite entender os disparos cardíacos precisamente, já que depende de uma função contínua (diferentemente do modelo de Rulkov) e tem poucos parâmetros e poucas equações (diferentemente da solução via método de Euler do modelo de Luo & Rudy).

A variável z gera uma grande variedade de comportamentos dinâmicos *lento-rápido*. Eles estão retratados na Fig. 26. Abaixo descreveremos rapidamente esses comportamentos de acordo com Izhikevich [201] para poder comparar nosso mapa com os modelos abordados pelo autor em termos de eficiência computacional.

- *Disparos tônicos*. Há neurônios que apresentam um comportamento quiescente até que excitados por uma corrente contínua, aí começam a disparar periodicamente (Fig. 26A). Nesses neurônios, o trem de disparos aparece apenas através do estímulo externo. Esse comportamento está presente em praticamente todos os neurônios conhecidos.
- *Disparo fásico*. Pode acontecer de, quando estimulado com uma corrente contínua, o neurônio disparar apenas uma vez e tornar a ficar quiescente novamente, mesmo que a corrente externa continue atuando. Esse comportamento é conhecido como disparo fásico (Fig. 26B) e ocorre de maneira geral em elementos excitáveis.
- *Bursts tônicos*. Neurônios KTz também apresentam *bursts* tônicos (Fig. 26C) enquanto a corrente externa está ativa. Essa propriedade é importante pois está relacionada com a geração das oscilações *gamma* no cérebro.
- *Burst fásico*. Parecido com o disparo fásico, o neurônio reage ao estímulo externo contínuo com um único *burst* de disparos (Fig. 26D).
- *Modo misto*. Alguns neurônios podem exibir modo misto: eles disparam um *burst* fásico e depois começam a disparar tonicamente (Fig. 26E). O KTz logístico é capaz de reproduzir este comportamento.
- *Excitabilidade classe 1*. Alguns neurônios apresentam a frequência de disparos dependente da intensidade da corrente injetada [126].

Esses neurônios são ditos excitáveis de classe 1 (Fig. 26F) e podem codificar, portanto, a entrada numa resposta. Esse comportamento é tipicamente encontrado em neurônios piramidais no córtex e ocorre devido a uma bifurcação sela-nó no círculo invariante [126].

- *Excitabilidade classe 2.* Ao contrário da classe 1, neurônios nesse regime não são capazes de codificar a entrada numa saída. A frequência de resposta dessas células varia descontinuamente com a intensidade da corrente de entrada (Fig. 26G). Um exemplo são os interneurônios inibitórios do córtex. Esses disparos são causados ou por uma bifurcação sela-nó (fora do círculo invariante) ou por uma bifurcação de Neimark-Sacker sub ou supercrítica [126].
- *Oscilações sublimiarias.* A presença de oscilações que são insuficientes para causar disparos é comum numa grande variedade de neurônios (Fig. 26H após o disparo).
- *Ressoador.* Alguns neurônios podem agir como ressoadores. Eles reagem apenas a estímulos cuja frequência é a mesma que sua frequência de oscilação sublimiar. Na Fig. 26I, o neurônio KTz do exemplo não dispara quando a frequência do estímulo é muito alta.
- *Integrador.* Para neurônios sem oscilações sublimiarias, quanto mais alta a frequência de entrada, maior a chance de ocorrer um disparo. Esses neurônios são ditos integradores (Fig. 26J). Um neurônio com essa propriedade é que utilizamos no modelo do córtex visual, no Capítulo 3.
- *Disparo de rebote.* Alguns neurônios disparam ao voltar para o equilíbrio após estímulos inibitórios. Esse fenômeno é chamado de disparo pós-inibitório ou rebote (Fig. 26K).
- *Burst de rebote.* Ao invés de disparar apenas uma vez, alguns neurônios disparam um *burst* na volta para o equilíbrio após estímulo inibitório (Fig. 26L).
- *Variabilidade do limiar.* Nosso modelo é também capaz de reproduzir a variabilidade do limiar (Fig. 26M). Um estímulo que seria muito fraco para causar um disparo pode gerar um disparo se a membrana for perturbada inicialmente.
- *Biestabilidade.* Alguns neurônios do neocórtex podem apresentar dois comportamentos estáveis. A Fig. 26N mostra uma situação em que um FP se torna um LC após um estímulo externo e, posteriormente, o LC se torna um FP após outros estímulo externo.

Nesse caso, ambos os atratores coexistem. O estímulo externo muda a posição relativa entre as *nullclines*, deixando o neurônio momentaneamente ou na bacia do FP ou na bacia do LC.

- *Acomodação.* Ao receber uma corrente que aumenta lentamente, alguns neurônios não disparam. O que indica uma acomodação ao estímulo externo, como mostrado na Fig. 26O. Variações rápidas e de amplitude menor podem fazer com que o mesmo neurônio dispare (note que há uma variação bem pequena de corrente externa logo após a primeira rampa de corrente e, por isso, o neurônio dispara).

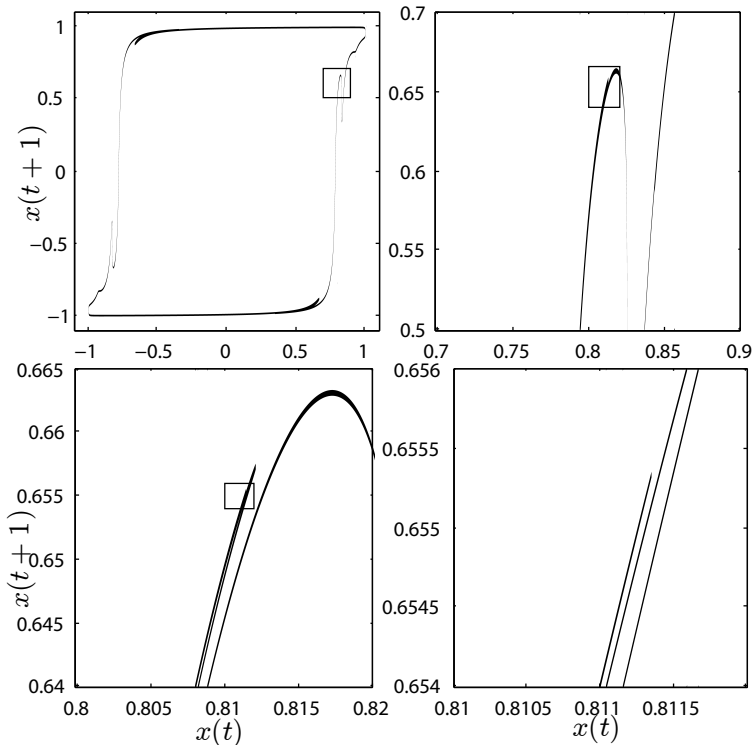


Figura 27. Atrator estranho típico do mapa KT logístico com $H = 0$, $T = 0.009$, $K = 0.89$ e $x(0) = y(0) = 0$. Note a estrutura fractal conforme a imagem é ampliada na sequência de painéis da esquerda para a direita e de cima para baixo.

4.2.3 Atratores caóticos

Nós usamos o método de Eckmann e Ruelle [217] para calcular os expoentes de Lyapunov³, λ_L , e achar atratores estranhos. Podemos achar regiões caóticas no espaço de parâmetros da aproximação logística, apesar dessas regiões serem mais estreitas e deslocadas em relação ao modelo original com tanh. Expoentes de Lyapunov típicos nessa aproximação também são, em geral, menores do que os do caso hiperbólico. Como consequência, os atratores estranhos são bem compactos em relação aos achados para o modelo original. Assim, a estrutura fractal do atrator não fica evidente num primeiro olhar, principalmente para o caso I. Um atrator estranho típico está retratado na Fig. 27.

Nós verificamos computacionalmente alguns comportamentos caóticos encontrados para dois conjuntos de condições iniciais muito próximos (da ordem de 10^{-8}). Cada conjunto gera uma curva $x_1(t)$ e $x_2(t)$, tal que $\Delta x(t) = x_2(t) - x_1(t)$. Apenas alguns passos de tempo são necessários para que a diferença entre as órbitas 1 e 2 fique visível (Fig. 28 topo). Plotamos $\Delta x(t)$ versus t e estimamos o expoente de Lyapunov ajustando a curva

$$\Delta x(t) \sim \exp(\lambda_L \Delta t) \quad (4.20)$$

à divergência inicial das soluções (Fig. 28 baixo). Depois de alguns passos, as curvas saturam em torno de $\Delta x \approx 2$ pois as soluções $x_{1,2}(t)$ estão limitadas dentro do intervalo $[-1; 1]$ dada a natureza sigmoide da função de transferência do mapa.

O método de Eckmann-Ruelle aplicado para ambos os casos da Fig. 28 dá $\lambda_L \approx 0.027$ (painel A) e $\lambda_L \approx 0.122$ (painel B). Ambos estão bem próximos dos expoentes ajustados pela Eq. (4.20) na Fig. 28. Ambos os regimes estudados são parte do caso I com condições iniciais $x(0) = y(0) = 1$. Curiosamente, os atratores caóticos que achamos coexistem com atratores periódicos. Em trabalhos futuros, poderemos tentar determinar a bacia de atração de cada atrator.

Também aplicamos o método de Eckmann-Ruelle para determinar os expoentes de Lyapunov para uma vasta região de parâmetros do caso II. A Fig. 29A–C mostra λ_L em função de T para os mesmos conjuntos de parâmetros das Figs. 21A–C, respectivamente, correspondentes às linhas horizontais pontilhadas do diagrama $x_R \times T$ na Fig. 24A. Note que o comportamento caótico é bem forte nas fronteiras entre CS e FS e CS e BS, justamente onde aparecem os camarões no diagrama de fases. O comportamento de BS é praticamente dominado por atrato-

³Não confundir o expoente de Lyapunov, λ_L , com o parâmetro λ dos neurônios KTz.

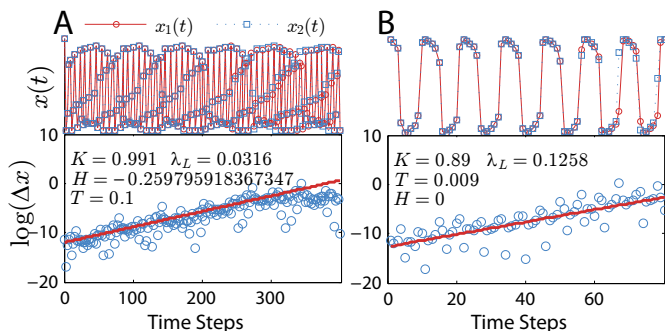


Figura 28. Divergência exponencial das condições iniciais para estimar o expoente de Lyapunov. Painel A: $\lambda_L = 0.0316$ para $H = -0.259795918367347$, $T = 0.1$ e $K = 0.991$. Painel B: $\lambda_L = 0.1258$ para $H = 0$, $T = 0.009$ e $K = 0.89$ (o mesmo que na Fig. 27). Condições iniciais: $x(0) = y(0) = 1$.

res caóticos. Alguns expoentes de Lyapunov positivos e pequenos foram também encontrados nas fronteiras da fase ACS, porém a aperiodicidade dos disparos do neurônio nesse regime não é, em geral, caótica, já que o expoente de Lyapunov nessa região é negativo (Fig. 29C). Provavelmente, essa fase tem atratores cujo número de giração é irracional e são, portanto, quase-periódicos.

4.3 EFICIÊNCIA COMPUTACIONAL

Não existe uma medida boa para eficiência computacional. Geralmente, a performance de um programa depende de muitas variáveis

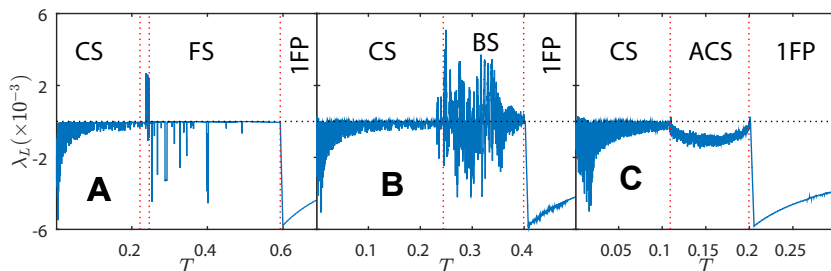


Figura 29. Expoente de Lyapunov em função de T para o KTz logístico com $K = 0.6$ e $\delta = \lambda = 0.001$. Painel A: $x_R = -0.01$; Painel B: $x_R = -0.2$; Painel C: $x_R = -0.4$. Mesmos parâmetros que nas Figs. 21A–C, respectivamente, e correspondem às linhas pontilhadas horizontais na Fig. 24A.

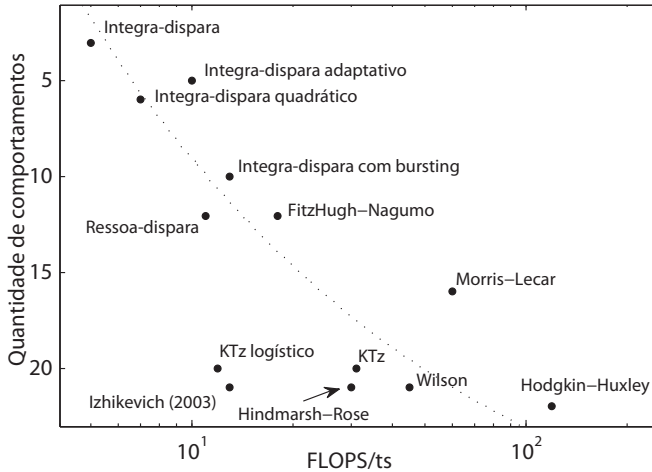


Figura 30. Esquema do número de *comportamentos biológicos* de um modelo em função da sua complexidade computacional (medida em operações de ponto-flutuante por segundo por passo de tempo do modelo, FLOPS). Adaptado de Izhikevich [201] para incluir os modelos KTz tanh e logístico.

incontroláveis, tais como o estilo do código, implementações dependentes da linguagem ou do compilador, operações de memória de fundo, chamadas a funções, processamento concorrente devido a outros programas do sistema operacional, etc. Izhikevich [201] define a eficiência computacional através da quantidade de operações de ponto flutuante (do inglês, FLOP) que o modelo realiza para evoluir sua dinâmica por 1 ms (no tempo do modelo), considerando que um disparo dura cerca de 1 ms.

O KTz logístico realiza 12 FLOP/ts enquanto que o hiperbólico, 31 FLOP/ts. Adaptamos a Fig. 30 de Izhikevich [201] para incluir os modelos KTz junto com os outros modelos de neurônio comumente usados na literatura e considerados pelo autor. Estimamos a quantidade de *comportamentos biológicos* do nosso modelo através das Figs. 25 e 26. Izhikevich [201] define um conjunto de 22 comportamentos biológicos para medir a “relevância biológica” do modelo. Entretanto, algumas dinâmicas não são levadas em conta na sua lista, tais como disparos cardíacos, bloqueio de nervo e oscilações transientes. Da lista de Izhikevich, achamos 15 comportamentos biológicos (mostrados na Fig. 26) tanto no modelo logístico quanto no hiperbólico mais esses 3 que acabamos de mencionar. Isso não significa que os outros 7 comportamentos da lista de Izhikevich não existem na família do KTz, pois falta muito o que explorar acerca das bifurcações e diagramas de fase dos modelos KTz (no espaço $\delta \times \lambda \times x_R$).

Tabela 2. Eficiência computacional de alguns modelos padrão para neurônio de único compartimento. A coluna *ts to FP* é o número de passos de tempo necessários para que a iteração do modelo se aproxime do FP com uma tolerância de 10^{-8} . A coluna *ms/ts* mostra os fatores para escalar os passos de tempo de cada modelo para mili-segundos, assumindo que um disparo dura cerca de 1 ms. A quantidade de FLOPS para o modelo baseado em condutância é estimada assumindo a solução do sistema de EDO por um método de Runge-Kutta de 4ª ordem com passo 0.001 ms. A média de ciclos de CPU foi feita sobre 5000 realizações de 3000 ms cada, considerando o menor fator de conversão na tabela para o modelo considerado.

| Model | FLOPs/ts | ts para FP | ms/ts | ciclos CPU/ts |
|------------------------------|----------|------------|------------|---------------|
| Rulkov [139] | 14 | 561 | 0.5 | 37 ± 7 |
| Izhikevich [142] | 13 | 1,158 | 0.5 to 1 | 36 ± 8 |
| KTz logístico | 12 | 136 | 0.1 to 0.2 | 60 ± 13 |
| KTz hiperbólico [28] | 31 | 554 | 0.1 to 0.2 | 99 ± 18 |
| Modelo de condutâncias [210] | 124 | 9,763 | 0.001 | 795 ± 32 |

A dinâmica intrínseca do modelo também é importante para a sua performance: depois de um disparo, cada modelo retorna ao FP depois de um número diferente de passos de tempo. Por exemplo, o KTz logístico⁴ leva apenas 136 ts (aproximadamente 1632 FLOPs) para retornar ao FP, enquanto que o mapa de Izhikevich⁵ leva em torno de 1158 ts (i.e. 15054 FLOPs). Esses tempos de convergência claramente dependem do retrato de fase específico do modelo para o conjunto de parâmetros escolhido. Assim, seguimos uma abordagem diferente da Izhikevich e medimos a eficiência em ciclos de CPU necessários para evoluir um passo de tempo do modelo. Já fizemos uma comparação semelhante (através do tempo de CPU por ts) usando apenas o modelo hiperbólico e outros mapas [129].

Um ciclo de CPU é o ciclo de operação fundamental de um computador e portanto leva em conta todas as operações de processamento que ocorrem. Ele consiste em resgatar uma instrução do programa da memória, determinar as ações necessárias para processar a instrução e executar essas ações [218]. A Tabela 2 compara a performance de alguns modelos de neurônio de compartimento único em termos de FLOPs, convergência ao FP e ciclos de CPU.

Modelos baseados em mapa são de 7 a 20 vezes mais eficientes que modelos de EDO se considerarmos os ciclos de CPU da Tabela 2. Mesmo que os modelos de Rulkov, Izhikevich e KTz logístico tenham desempenho similar em termos de FLOPs/ts, o passo de tempo do nosso

⁴Dado na Eq. (4.1) com parâmetros $K = 0.6$, $T = 0.32$, $\delta = 0.05$, $\lambda = 0.01$, $x_R = -0.5$.

⁵Implementado como: $x(t+1) = 0.04x^2(t) + 6x(t) + 140 - z(t) + I$; $z(t+1) = z(t) + a[bv(t) - u]$; se $x(t) \geq v_{reset}$, então $x(t+1) = c$ e $z(t+1) = z(t) + d$ [142]; com parâmetros $a = 0.02$, $b = 0.25$, $c = -62.0$, $d = 0$.

modelo toma 1.5 vezes mais de ciclos de CPU para ser executado. Esses ciclos extra são necessários para levar em conta as possíveis operações de *overflow* para argumentos grandes da função logística durante a evolução do mapa. Porém, a aproximação logística é o modelo mais eficiente em termos da convergência para o FP (em ts e em FLOPs), além de ter otimizado a quantidade de ciclos de CPU por ts em relação a versão tanh. E, mais interessante ainda, a aproximação logística manteve todos os comportamentos dinâmicos da versão hiperbólica.

4.4 CONSIDERAÇÕES FINAIS SOBRE O KTz LOGÍSTICO

Estudamos um modelo de geração de potencial de ação usando mapas obtidos através de uma aproximação de primeira ordem da tangente hiperbólica do modelo de neurônio KTz [28]. Apresentamos diagramas de bifurcação e de estabilidade detalhados para o novo modelo, chamado de KTz logístico. Mostramos que o KTz logístico reproduz muitos comportamentos excitáveis e autônomos observados experimentalmente. Comparamos a performance computacional do nosso modelo com a de outros mapas largamente utilizados e concluímos que a eficiência do KTz logístico é comparável à dos modelos de neurônio mais eficientes.

Destacamos a presença de disparos cardíacos dentro de uma grande região de parâmetros do modelo KTz logístico. Esse comportamento só é possível pois ele não segue uma rotina *integra-dispara* para gerar os potenciais de ação. Ao invés disso, o potencial de ação é gerado através da sua própria dinâmica rápida e outras escalas de tempo presentes através da proximidade de bifurcações ou da introdução de variáveis lentas. Outros autores tentaram modelar disparos cardíacos, seja discretizando o modelo de Luo & Rudy [216], ou propondo uma função contínua por partes para o mapa [215]. Ou ainda, alguns autores propuseram um modelo para a duração do potencial de ação como um mapa [219]. Contudo, apenas a família do mapa KTz mostra disparos cardíacos com um conjunto de parâmetros reduzidos através de uma dinâmica sigmoide simples contínua e intrínseca. O modelo KTz foi fundamentalmente concebido como um mapa [129] e a aproximação logística nos permite estudar as bifurcações e a estabilidade das órbitas analiticamente sem a perda da rica dinâmica presente no original hiperbólico. Isso abre possibilidades para melhor entender fenômenos como *early afterdepolarization* e arritmia cardíaca, já que identificamos uma região de disparos cardíacos aperiódicos no nosso espaço de parâmetros e também um potencial de ação que lembra o fenômeno de EAD [207]. Essas questões serão investigadas

futuramente.

Mesbah *et al.* [200] propôs um mapa unidimensional para modelar neurônios que apresenta alguns comportamentos excitáveis. Entretanto, tais comportamentos são obtidos aplicando-se correntes externas em diferentes parâmetros. Isso torna muito difícil acoplar esses neurônios de uma maneira simples numa rede heterogênea, como deve ser o cérebro. Por outro lado, correntes externas e acoplamentos sinápticos são facilmente incluídos nas equações do KTz logístico. Essas correntes entram em nosso modelo de modo semelhante a como entram em modelos baseados em condutância. Um exemplo de corrente sináptica que pode ser incluído é o proposto por Kuva *et al.* [28], o qual descrevemos na Subseção 2.3.2.2. Usaremos esse modelo de sinapse de Kuva *et al.* para acoplar neurônios KTz logístico e estudar avalanches neurais no Capítulo 5. Construir redes biologicamente inspiradas de neurônios KTz é portanto simples, possibilitando no futuro o estudo de funções superiores do cérebro, tais como processamento cortical, sincronização, etc.

O mapa KTz logístico tem apenas cinco parâmetros (ou seis, se H for considerado como corrente de polarização para o modelo tridimensional) e apresenta praticamente todos os comportamentos excitáveis que o mapa de Izhikevich [142] (este tem pelo menos nove parâmetros). Nesse sentido, os mapas KTz, e especialmente a variação logística, são modelos mínimos para estudar as bifurcações neuronais. Ainda, o caso logístico apresenta todas as suas bifurcações nas suas formas normais, fazendo com que o mapa KTz logístico seja um modelo canônico para estudar mecanismos desconhecidos que geram fenômenos dinâmicos nos neurônios (tal como a EAD).

Em trabalhos futuros, poderemos tratar de vários problemas levantados neste capítulo, tais como: entender os atratores caóticos e sua coexistência com atratores periódicos, a estrutura da região de prováveis camarões na transição CS para BS e para FS, a relação da aperiodicidade dos disparos cardíacos com arritmia cardíaca, modelagem compartimental, o estudo das bifurcações dos disparos cardíacos para comparar com modelos baseados em condutância e a modelagem das ondas espirais do tecido cardíaco.

Modelar funções complexas do sistema nervoso demanda uma coleta extensiva de informação sobre o sistema que se quer simular. Durante este processo, um certo grau de simplificação é inevitável. Neurônios são as unidades de processamento básicas do cérebro, mas são os primeiros elementos a serem reduzidos na maioria dos modelos. Algumas vezes, essas simplificações são úteis, já que podem resultar em modelos mais fidedignos às funções que se está tentando modelar [197, 220]. Mas em geral, é preciso ter um certo controle sobre a dinâmica dos neurônios

para que se possa usar um modelo de rede para fazer inferências a partir de princípios microscópicos. Portanto, o modelo de neurônio que se deve escolher deve ser capaz de prover simultaneamente: (a) funcionalidades suficientes para o tornar fidedigno ao fenômeno modelado; (b) eficiência computacional; e (c) facilidade no tratamento e interpretação dos parâmetros. Mostramos que o modelo logístico, até agora, é o melhor compromisso entre essas características fundamentais.

5 TRANSIÇÃO DE FASE DE UMA REDE DE NEURÔNIOS BASEADOS EM MAPA

Recentemente, Yu *et al.* [110], através de um estudo com macacos (LFP) e humanos (MEG), definiram para seus experimentos funções análogas às funções termodinâmicas, como a susceptibilidade [$\chi \sim |t|^{-\gamma}$, Eq. (2.3)], o parâmetro de ordem [$\rho \sim |t|^\beta$, Eq. (2.2)] e o calor específico [$c \sim |t|^{-\alpha_c}$, Eq. (2.5)], usando as definições que fizemos na Subseção 2.1.1 (t é um parâmetro de controle tal que $t = 0$ é o ponto crítico). Os expoentes obtidos pelos autores são $\alpha_c \sim 0.7$, $\gamma \sim 1$ e β próximo de zero e, para algumas medidas, até negativo (apesar do erro experimental). O valor de β , principalmente, é um pouco estranho, dado que próximo ao ponto crítico o parâmetro de ordem deve convergir para zero através de uma lei de potência.

O estudo da transição de fases de redes de neurônios é muitas vezes efetuado através de autômatos celulares, dada a simplicidade de implementação, a quantidade reduzida de parâmetros e a facilidade para a interpretação dos resultados. Outra vantagem é que autômatos celulares possibilitam, em aproximações de campo médio, tratamento analítico, fornecendo uma abordagem unificada entre simulações, experimentos e teoria. Por exemplo, o expoente δ [$H \sim |\rho|^\delta$, onde H é um estímulo externo, ver Eq. (2.4)] foi demonstrado ser igual ao expoente da lei estímulo-resposta da psicofísica [17]. Os autores usam uma simplificação que considera o neurônio como uma coleção de estados e as sinapses são reduzidas a meras probabilidades de excitação. Numa versão modificada desse autômato celular, em que as probabilidades de ativação sináptica se adaptam conforme a atividade média da rede, os autores mostraram que o modelo se auto-organiza em torno de um estado crítico [121]. Outros modelos simples, baseados na dinâmica estocástica de Ising ou de terremotos também foram propostos para estudar o *scaling* das avalanches de redes neurais [221, 222].

Entretanto, nenhum desses modelos possibilita estudar como parâmetros mais *biológicos*, por assim dizer, modificam as avalanches e as transições de fase do sistema. Por exemplo, na Seção 4.2 mostramos que os neurônios podem apresentar diversas dinâmicas excitáveis; mas como que essas dinâmicas moldam as transições de fase? Ou ainda, será que a velocidade da transmissão do sinal pelas sinapses modifica a atividade média da rede (parâmetro de ordem e avalanches)? Já mostramos que uma rede de mapas KTz hiperbólico acoplados sujeita a sinapses homogêneas (cujo parâmetro de acoplamento é o mesmo para todas as interações) tem uma transição de fase de primeira ordem [68]. A adição

de ruído *annealed*¹ no parâmetro de acoplamento suaviza a transição de fases e pode gerar avalanches com lei de potência no sistema [68, 103]. Entretanto, a mudança do regime dinâmico do neurônio pode extinguir as leis de potência das avalanches, mesmo na presença de ruído [68, 103]. Contudo, vimos na Subseção 2.2.4.2 que há modelos críticos sem uma boa lei de potência e modelos não críticos com leis de potência que obedecem ao *scaling* entre os expoentes de duração e tamanho de avalanches. Então será que a transição de fases é ainda contínua nesses casos com ruído mas sem leis de potência nas avalanches?

Neste capítulo, investigaremos uma rede de neurônios KTz logístico (Capítulo 4) com sinapses homogêneas e ruidosas (introduzidas na Subseção 2.3.2). Este modelo se enquadra no paradigma de rede de mapas acoplados [223]. A principal vantagem desse tipo de modelo é, portanto, poder verificar como que mudanças na dinâmica microscópica dos elementos (neurônios ou sinapses) refletem na transição de fases da rede. A versão logística é equivalente à hiperbólica em termos dinâmicos, mas é mais eficiente computacionalmente. Portanto, este trabalho consiste numa extensão natural e mais aprofundada dos estudos realizados anteriormente. Já sabemos que o ruído suaviza a transição e pode gerar leis de potência, mas aqui calcularemos os expoentes críticos da transição de fases da rede (tanto quadrada quanto de Barabási-Albert). A intenção é estudar como que a transição de fase é moldada pela variação de cada parâmetro. Ainda, aprofundaremos a discussão sobre a possibilidade de criticalidade com avalanches distribuídas sem lei de potência. Essas questões não poderiam ser investigadas com modelos mais simples tipo autômato celular, dado que esses modelos são montados para se obter criticalidade com leis de potência, além de também não oferecerem flexibilidade sobre a dinâmica do sistema. Dessa maneira, é possível obter alguma informação dos processos microscópicos que, porventura, geram os expoentes observados por Yu *et al.* [110].

5.1 DESCRIÇÃO DO MODELO

O neurônio i da rede é dado pelo modelo KTz logístico (Capítulo 4):

$$\begin{aligned} x_i(t+1) &= f\left(\frac{x_i(t) - Ky_i(t) + z_i(t) + I_i(t)}{T}\right), \\ y_i(t+1) &= x_i(t), \\ z_i(t+1) &= (1 - \delta)z_i(t) - \lambda(x_i(t) - x_R), \end{aligned} \quad (5.1)$$

¹Um termo de ruído aditivo que varia estocasticamente com o tempo.

onde $f(u) = u/(1+|u|)$, $x_i(t)$ é o potencial de membrana no tempo t (em *time steps*), $y_i(t)$ é uma variável auxiliar, $z_i(t)$ é a variável lenta (responsável por *bursts*), K e T são parâmetros responsáveis pela dinâmica de disparos rápidos, pelo limiar de excitabilidade e pelos disparos cardíacos, δ é o inverso do tempo de recuperação da variável $z_i(t)$ e controla o período refratário, λ define o regime de oscilações lentas e *bursting* e controla a atenuação das oscilações de $x_i(t)$ e x_R é o potencial de inversão da variável $z_i(t)$, controlando também as oscilações lentas e os *bursts* [28, 129, 212]. $I_i(t) = I_{ext}(t) + \sum_{\langle j \rangle} Y_{ij}(t)$ é a soma das correntes externas e sinápticas que atuam sobre o neurônio i provenientes dos vizinhos mais próximos, conforme Eq. (2.64).

As interações entre os neurônios entram no termo $Y_{ij}(t)$ que é uma função do potencial de membrana do neurônio pré-sináptico, $x_j(t)$. As sinapses seguem a Eq. (2.72) [28], que chamaremos de *mapa de sinapse química* (do inglês, CSM):

$$\begin{aligned} Y_{ij}(t+1) &= \left(1 - \frac{1}{\tau_f}\right) Y_{ij}(t) + h_{ij}(t) , \\ h_{ij}(t+1) &= \left(1 - \frac{1}{\tau_g}\right) h_{ij}(t) + G_{ij}(t)\Theta(x_j(t)) , \end{aligned} \tag{5.2}$$

onde $Y_{ij}(t)$ é a corrente gerada pelo neurônio pré-sináptico, j , que incide sobre o neurônio pós-sináptico i . Assumimos $\Delta t = 1$ (por ser um mapa) e adicionamos uma dependência temporal na condutância, $G_{ij} \equiv G_{ij}(t)$ para poder modelar o ruído sináptico. Os parâmetros $\tau_{f,g}$ são os tempos característicos de ativação e desativação, respectivamente, das sinapses. Os elementos KTz serão conectados em redes quadradas e de Barabási-Albert, montadas conforme as regras vistas na Seção 2.4. Todas as sinapses são *bidirecionais*, i.e. se há uma sinapse de $i \rightarrow j$, também há uma sinapse de $j \rightarrow i$.

As sinapses podem ser

- homogêneas [28]:

$$G_{ij}(t) = J , \tag{5.3}$$

onde J é o parâmetro que dá a intensidade do acoplamento;

- ruidosas [68]:

$$G_{ij}(t) = J + \epsilon_{ij}(t) , \tag{5.4}$$

onde J é um parâmetro igual para todas as sinapses e $\epsilon_{ij}(t)$ é um ruído estocástico uniforme independente para cada par (i, j) .

A ideia de ruído no cérebro não é nova [148, 224]. Porém, o ruído é frequentemente modelado como um estímulo externo estocástico no poten-

cial de membrana dos neurônios [225, 226]. Entretanto, nós exploramos aqui o efeito do ruído no acoplamento sináptico, um fato experimental há tempos conhecido [9, 85–87, 148, 224, 227], mas raramente considerado.

Em trabalhos anteriores, consideramos o ruído $\epsilon_{ij}(t)$ variando em $[0; R]$, onde R é um parâmetro livre que define a amplitude do ruído. Para sinapses excitatórias, $J > 0$ e portanto $R > 0$; para inibitórias, $J < 0$ e $R < 0$. Chamaremos esta abordagem de *ruído livre*, já que tem amplitude R independente de J ; o acoplamento médio é $\langle J \rangle = J + R/2$. O ruído $\epsilon_{ij}(t)$, neste caso, representa uma interação estocástica com o meio extracelular, em que há perda e ganho de cargas em cada instante de tempo. Uma outra maneira de representar o ruído é considerar $R = qJ$, onde $0 \leq q \leq 1$, e $\epsilon_{ij}(t) \in [-qJ; qJ]$. Chamaremos esta segunda abordagem de *ruído proporcional*, pois depende explicitamente de J ; portanto, o acoplamento médio é apenas $\langle J \rangle = J$. $\epsilon_{ij}(t)$ neste caso são perdas e ganhos específicos de cada sinapse, pois depende da intensidade da sinapse. Quando indicarmos o valor de q , estaremos utilizando a segunda abordagem; caso indiquemos o valor de R , a primeira. A intensidade média do acoplamento, $\langle J \rangle$, será nosso parâmetro de controle.

Escolhemos um regime tipo ressoador [similar à Fig. 26I] para os neurônios: $K = 0.6$, $T = 0.2$, $\delta = 0.001$, $\lambda = 0.05$, $x_R = -0.5$. O regime excitável do neurônio é análogo ao caso hiperbólico para o qual foram obtidas avalanches com lei de potência em redes quadradas com sinapses excitatórias por rebote [68]. Outros regimes excitáveis considerados no trabalho de Girardi-Schappo *et al.* [68] não tiveram sucesso em reproduzir avalanches com boas leis de potência. Quanto às sinapses, Girardi-Schappo *et al.* utilizaram apenas sinapses rápidas, $\tau_{f,g} = 2$, já que tempos muito longos podem causar atividade recorrente nas sinapses: o período refratário de um neurônio i qualquer da rede não é grande o suficiente para bloquear a atividade proveniente dos seus vizinhos que, por sua vez, foram excitados pelo próprio neurônio i . Esses tempos característicos são comparáveis aos tempos característicos de PSPs típicos de sinapses rápidas [68, 147]. Neste trabalho, consideraremos apenas sinapses excitatórias ($J > 0$) com $\tau_{f,g} = 2$ ou $\tau_{f,g} = 10$ justamente para investigar como a dinâmica sináptica altera a transição de fases. Estudamos ambos os casos para sinapses homogêneas (para identificar a transição de primeira ordem) ou com ruído livre ou proporcional (para identificar a suavização na transição obtida por Girardi-Schappo *et al.* [68]). Com exceção de $\epsilon_{ij}(t)$, que é um processo estocástico independente para cada par (i, j) , todos os parâmetros são assumidos iguais para todos os neurônios e sinapses de uma dada realização da simulação.

Comparamos os resultados desse modelo rodando sobre dois tipos de redes distintas: redes quadradas e redes de Barabási-Albert (BA).

As redes quadradas terão condições de contorno livres para dissipar a atividade na borda. Já no caso de BA, consideramos apenas uma realização da rede para todas as realizações da simulação. Quer dizer, não reconstruímos a rede cada vez que mudamos o parâmetro J para calcular o parâmetro de ordem. A reconstrução da rede implica numa estrutura microscopicamente diferente da construção anterior (apesar de mantidas as propriedades macroscópicas, como a distribuição da conectividade). Já mostramos que os resultados obtidos reconstruindo a rede ou não para cada J são estáveis [103], então o procedimento que adotamos minimiza a variância do parâmetro de ordem e simplifica a interpretação dos resultados sem perda de generalidade. A mesma realização da rede de BA usada para todos os J é também usada para obter as distribuições de avalanches. Realizações diferentes da rede são apenas usadas para gerar redes com mais elementos. Estudamos os casos $L = 20, 40, 60, 80$ para a rede quadrada ($N = L^2$ neurônios) e $N = 400, 1600, 3600, 6400$ neurônios para a rede BA. Quando os resultados estiverem em função de L serão relativos às redes quadradas, quando estiverem em função de N , às redes BA.

A condição inicial é zero para todas as sinapses [$Y_{ij}(0) = h_{ij}(0) = 0 \forall (i, j)$] e o ponto fixo [$x_i(0) = y_i(0) = -0.5, z_i(0) = 0 \forall i$] para todos os neurônios. O protocolo de estímulo da rede é similar tanto para gerar as avalanches, quanto para calcular o parâmetro de ordem: selecionamos apenas um sítio da rede e o excitamos. Em seguida, medimos ou a quantidade de neurônios ativados ou a quantidade de disparos efetuados no total até que a rede entre em silêncio. Para a rede quadrada, sempre selecionamos o neurônio no centro da rede para minimizar efeitos de fronteira. É sabido que redes BA são robustas a ataques aleatórios, i.e. a remoção aleatória de elementos da rede mantém suas propriedades praticamente inalteradas [48]. Já a remoção do elemento mais conectado faz com que a estrutura da rede entre rapidamente em colapso, perdendo suas propriedades de mundo pequeno [48]. Portanto, ao estudar as redes de BA utilizamos dois protocolos de estimulação externa distintos: no primeiro, escolhemos um neurônio aleatoriamente para iniciar a atividade (chamaremos de *estímulo aleatório*), no segundo, iniciamos a atividade sempre a partir do neurônio mais conectado (chamaremos de *estímulo inteligente*).

Levando em conta as diferentes características das sinapses, as diferentes redes e os diferentes protocolos de estímulo para a rede de BA, temos um total de doze casos de estudo:

- Rede quadrada:
 1. $\tau_{f,g} = 2, R$ livre;

2. $\tau_{f,g} = 2, R = qJ$;
3. $\tau_{f,g} = 10, R$ livre;
4. $\tau_{f,g} = 10, R = qJ$.

- Rede BA:

5. $\tau_{f,g} = 2, R$ livre, estímulo aleatório;
6. $\tau_{f,g} = 2, R$ livre, estímulo inteligente;
7. $\tau_{f,g} = 2, R = qJ$, estímulo aleatório;
8. $\tau_{f,g} = 2, R = qJ$, estímulo inteligente;
9. $\tau_{f,g} = 10, R$ livre, estímulo aleatório;
10. $\tau_{f,g} = 10, R$ livre, estímulo inteligente;
11. $\tau_{f,g} = 10, R = qJ$, estímulo aleatório;
12. $\tau_{f,g} = 10, R = qJ$, estímulo inteligente.

Como muitos desses casos apresentam resultados redundantes, apresentaremos neste capítulo apenas os resultados que contribuem para a discussão. No Apêndice C apresentamos todos os resultados obtidos, por completeza.

5.2 OBSERVÁVEIS

Inspirados pelo protocolo de medidas experimentais de avalanches [3, 100, 101], nós dividimos o tempo da simulação em janelas de duração arbitrária $\Delta t = 20$ ts. Para o cálculo do parâmetro de ordem e das suas grandezas associadas (susceptibilidade e cumulante de Binder), a rede é estimulada no instante inicial e em seguida medimos a quantidade de neurônios ativados. Ao identificar uma janela sem disparos ou ao identificar que todos os neurônios da rede já dispararam, reiniciamos a rede e a estimulamos novamente para medir uma nova quantidade de neurônios ativados. Se nenhuma janela de silêncio for identificada, a simulação de cada estímulo roda por um total de $T_p = 15000$ ts. Este tempo é suficiente para que todos os neurônios disparem caso a rede esteja na fase ativa, seja a dinâmica das sinapses lenta [$\tau_{f,g} = 10$] ou rápida [$\tau_{f,g} = 2$].

Matematicamente, o parâmetro de ordem pode ser escrito como:

$$\rho = \left\langle \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{t=0}^{T_p} \Theta(x_i(t)) \delta_{t, t_{sp}^{(i)}} \right\rangle, \quad (5.5)$$

onde N é a quantidade total de neurônios, $\delta_{a,b}$ é o delta de Kronecker, $\Theta(u)$ é a função degrau de Heaviside e $t_{sp}^{(i)}$ é o instante do primeiro disparo do neurônio i . A média e os outros momentos são tomados sobre 200 realizações do estímulo na rede. Utilizaremos a susceptibilidade tradicional para este modelo [Eq. (2.16)]:

$$\chi = N \left(\langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2 \right),$$

o cumulante de Binder dado pela Eq. (2.39):

$$U_4 = 1 - \frac{\langle \rho^4 \rangle}{3 \langle \rho^2 \rangle^2},$$

e a derivada do cumulante de Binder em relação ao parâmetro de controle,

$$U'_4 \equiv \frac{\partial U_4}{\partial(\Delta J)},$$

onde ΔJ é a distância do ponto crítico. Diferentemente do modelo do córtex visual, neste modelo os neurônios podem disparar mais de uma vez. Entretanto, apenas um disparo é considerado para o cálculo da densidade de neurônios ativados. Ainda, outra diferença crucial é que esta é uma transição de fases entre uma fase absorvente inativa e uma fase absorvente ativa.

Os erros associados às medidas da susceptibilidade e do cumulante de Binder foram calculados com uma abordagem *jack knife*², enquanto que U'_4 foi calculado com diferenças finitas [228] sendo seu erro proporcional ao intervalo de amostragem do parâmetro de controle J . As medidas de ρ , χ , U_4 e U'_4 apresentaram uma forte flutuação de pequena amplitude e alta frequência. Para suavizar as curvas, passamos cada uma dessas

²Seja um conjunto de M medidas (x_1, \dots, x_M) com média m e variância v . A variância da variância desse conjunto é tomada através do cálculo de $M-1$ variâncias das M medidas, cada uma delas considerando $M-1$ pontos independentes do conjunto total. Ou seja, cada subconjunto i é composto pelos elementos $\{x_{j \neq i}\}$ do conjunto original, e tem variância v_i . A variância média é $\langle v \rangle = (1/(M-1)) \sum_i v_i$ e a variância da variância é $\text{Var}(v) = \langle v^2 \rangle - \langle v \rangle^2$, sendo o erro da variância do conjunto inicial dado por $E = \text{Var}(v)/\sqrt{M}$ [36].

grandezas por um filtro *passa-baixa* descrito no Apêndice C.

As avalanches são medidas de modo similar a ρ , mas o tamanho delas leva em conta todos os disparos de todos os neurônios da rede, ao invés de somente o primeiro disparo. A duração, em unidades de Δt , é a quantidade de janelas de tempo que durou a atividade da rede. Objetivamente, a atividade $A(n)$ da rede pode ser escrita como:

$$A(n) = \sum_{t=(n-1)\Delta t+1}^{n\Delta t} \sum_{i=1}^N \Theta(x_i(t)) , \quad (5.6)$$

onde $n \geq 1$ é um número inteiro que identifica a janela temporal da simulação. A simulação roda por $T_p = 10^6$ ts para possibilitar a contagem de várias avalanches em um total de 0.5×10^5 janelas de tempo.

O tamanho das avalanches pode ser definido de maneira parecida com a definição no modelo V1 [Eqs. (3.7) e (3.8)]:

$$s(k+1) = \sum_{n_k}^{n_{k+1}} A(n) , \quad (5.7)$$

$$T(k+1) = n_{k+1} - n_k , \quad (5.8)$$

onde $A(n_k) = A(n_{k+1}) = 0$ e $s(k)$ e $T(k)$ são, respectivamente, o tamanho e a duração da k -ésima avalanche. Sempre que a condição $A(n_{k+1}) = 0$ é satisfeita, a rede é reiniciada para que seja efetuado um novo estímulo (imposição da separação de escalas temporais). Dessa maneira, perdem-se as correlações espaço-temporais entre duas avalanches consecutivas, já que todos os neurônios voltam automaticamente ao ponto fixo. Por outro lado, ganha-se em performance, já que não é necessário esperar os neurônios voltarem voluntariamente ao estado de repouso.

Destacamos aqui uma diferença significativa entre as avalanches assim medidas e as avalanches que medimos no modelo do V1: no Capítulo 3, a densidade de neurônios ativados (i.e. o parâmetro de ordem) pode ser reescrito como $\rho = \sum_k s(k)$ usando as Eqs. (3.4), (3.5) e (3.7), pois cada neurônio da rede dispara exclusivamente uma vez (devido ao período refratário ser suficiente para evitar atividade autossustentada no *loop* e ao estímulo ser apenas piscado no início da simulação). Aqui, essa equivalência entre a soma de $s(k)$ e ρ não vale, já que um neurônio pode disparar mais de uma vez para contabilizar $s(k)$, mas apenas um disparo é usado para contabilizar ρ . Isso destaca o caráter espontâneo das avalanches no modelo do V1, em relação às avalanches impostas através da separação de escalas temporais neste modelo. Em outras palavras,

as avalanches neste modelo são separadas pelo retorno do sistema a um estado absorvente.

5.3 PARÂMETRO DE ORDEM, SUSCEPTIBILIDADE E CUMULANTE DE BINDER

Nosso parâmetro de controle é a intensidade média de acoplamento, $\langle J \rangle$. Então, assim como reescrevemos as equações em função do PSP na Seção 3.5, aqui reescreveremos as Eqs. (2.25), (2.26), (2.40) e (2.41) trocando t por ΔJ . A transição de fases ocorre em $\langle J \rangle = J_c$ e portanto a distância do ponto crítico é dada por $\Delta J = |\langle J \rangle - J_c|$. Dessa maneira, se a transição é contínua, esperamos que $\rho \sim L^{-\beta/\nu}$, $\chi \sim L\gamma/\nu$ e $U'_4 \sim L^{1/\nu}$ quando $\Delta J = 0$.

Verificamos que todas as transições de fase para sinapses homogê-

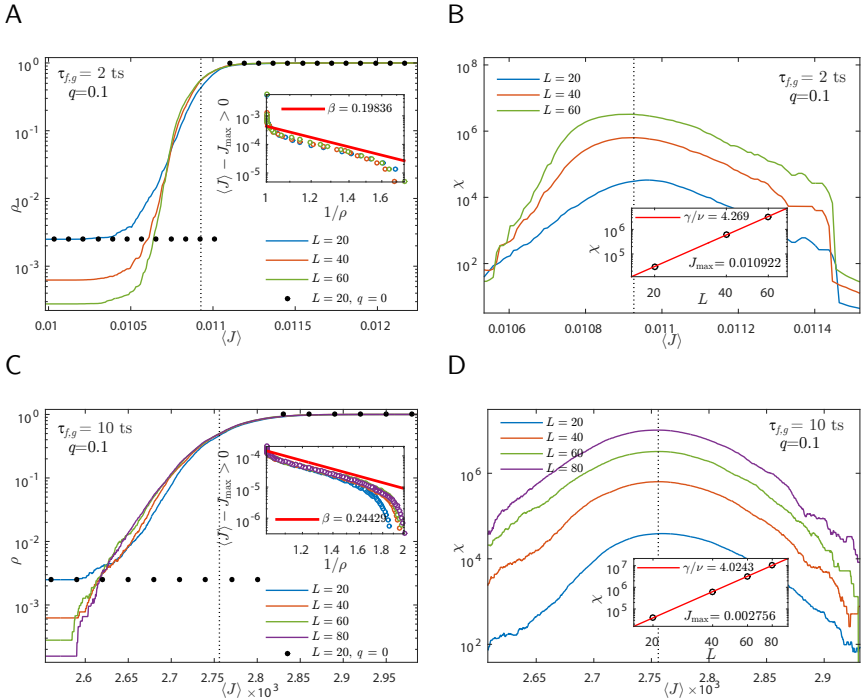


Figura 31. Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede quadrada com ruído proporcional. Painéis A e B: sinapses rápidas; Painéis C e D: sinapses lentas. Os valores obtidos para os expoentes β e γ/ν são mostrados em cada painel. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

neas são descontínuas (círculos nas Figs. 31A,C), enquanto que a adição de ruído (livre ou proporcional) suaviza a variação de ρ , conforme já havíamos mostrado em redes de KTz hiperbólico [68, 103]. Isso ocorre para todos os casos que definimos na Seção 5.1, independentemente da rede escolhida, do tempo característico das sinapses e do protocolo de estímulo (ver resultados completos no Apêndice C). Verificamos também que, além de suavizar a transição de ρ , fazendo com que $\rho \rightarrow 0$ para $L \rightarrow \infty$ (ou N) (curvas sólidas nas Figs. 31A,C), ambos os ruídos geram susceptibilidades divergentes também para L (ou N) crescente (curvas sólidas nas Figs. 31B,D). As diferenças entre os resultados para ambos os ruídos são o ponto de transição J_c e os expoentes das grandezas. Dada a dificuldade de estabelecer J_c a partir de U_4 (Fig. 32A,B), assumimos que a posição do máximo da susceptibilidade da maior rede simulada, J_{\max} , é uma boa aproximação para J_c (ver Fig. 32C,D e discussão).

Apesar do comportamento de ρ ser conforme o esperado para sistemas críticos, o ajuste da curva $\rho \sim L^{-\beta/\nu}$ não foi possível. As flutuações de alta frequência (filtradas dos dados, ver Apêndice C) acabam fazendo com que haja uma grande incerteza no exato valor de ρ para cada $\langle J \rangle$ e dificultam a identificação da curva de FSS de ρ . Por outro lado, partindo diretamente da definição do expoente β [Eq. (2.2)] e reorganizando os termos para obter a curva

$$\Delta J \sim (\rho^{-1})^{-1/\beta}, \quad (5.9)$$

com $\langle J \rangle > J_{\max}$, notamos que os dados das simulações seguem uma lei de potência com ótima qualidade (detalhes das Figs. 31A,C). Assim, conseguimos uma boa estimativa do expoente β . O expoente γ/ν foi ajustado através da lei de potência da sua equação de FSS, conforme esperado, para $\langle J \rangle = J_{\max}$. Os expoentes para todas as transições estão resumidos na Tabela 3. Em geral, $\rho \rightarrow 0$ mais suavemente para redes quadradas com $\tau_{f,g} = 2$ do que para todos os outros casos (comparar Fig. 31A,C com as outras figuras do Apêndice C).

O cumulante de Binder e sua derivada apresentaram um comportamento estranho e com muito ruído (Figs. 32A,B), não sendo possível utilizá-los para o cálculo do expoente ν e do ponto crítico J_c conforme descrevemos na Subseção 2.1.3. Apesar disso, a aplicação do filtro nos dados obtidos para U'_4 (curvas vermelhas nas Figs. 32A,B) possibilitaram a identificação vaga de uma tendência do tipo $1/|\langle J \rangle - J_0|$, já que à esquerda do mínimo de U_4 (curvas azuis tracejadas) a derivada U'_4 parece ter um mínimo e à direita, parece ter um máximo. Esse mínimo e esse máximo devem divergir à medida que o tamanho da rede aumenta (o que possibilitaria determinar o valor de $1/\nu$), mas não foi possível detectar

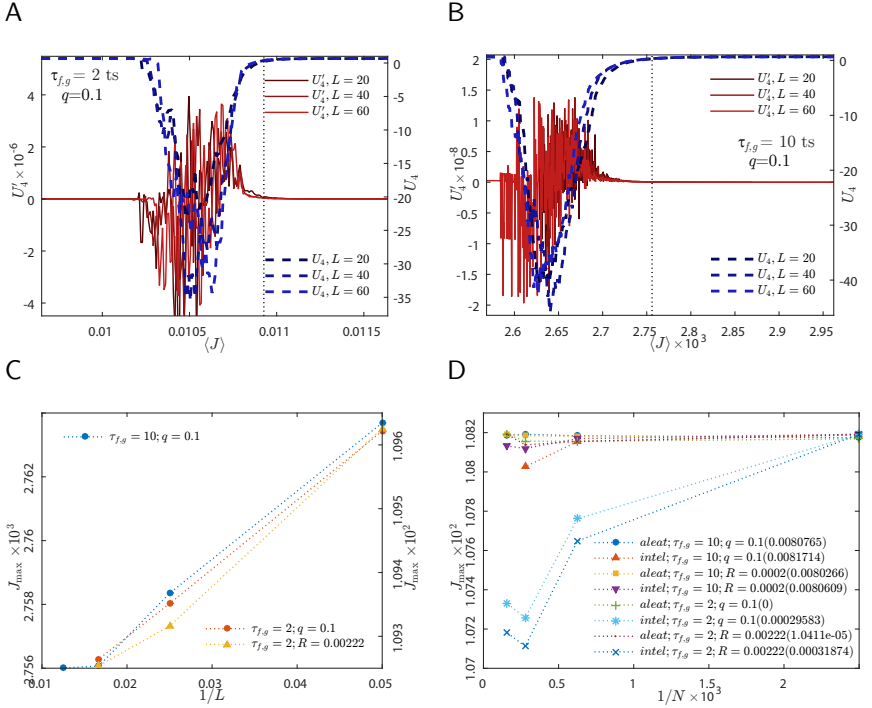


Figura 32. Cumulante de Binder do modelo KTz logístico em rede quadrada com ruído proporcional e variação da posição do máximo da susceptibilidade para todos os casos considerados. Painéis A e B: cumulante de Binder e sua derivada para sinapses lentas e rápidas em redes quadradas. Painéis C e D: deslocamento do máximo da susceptibilidade em função de $1/L$ (para redes quadradas) e $1/N$ (para redes BA). Para que todas as curvas coubessem no painel D, várias tiveram que ser deslocadas verticalmente. O deslocamento vertical de cada curva está entre parenteses na legenda do gráfico. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

esse comportamento. Os cumulantes de Binder, por sua vez, se cruzam em vários pontos, de novo por causa das flutuações de alta frequência que dificultam a determinação exata do valor de U_4 para cada $\langle J \rangle$.

Para contornar o problema dos cumulantes, tentamos determinar ν e J_c através do deslocamento do ponto crítico aparente, J_{\max} , correspondente ao máximo de χ . Para minimizar os efeitos das flutuações nos dados, além do filtro, foi ajustada uma Gaussiana à curva $\chi(J)$ para estimar a posição $J = J_{\max}$ do máximo de χ . De acordo com a Eq. (2.29), J_{\max} deve depender de $L^{-1/\nu}$. Uma técnica simples para determinar ν é simplesmente plotar $J_{\max} \times L^{-1/\nu}$ para diferentes valores de ν . O valor real de ν é aquele cuja curva $J_{\max}(L^{-1/\nu})$ é mais próxima de uma reta [36]. As Figs. 32C,D mostram J_{\max} versus L^{-1} (ou N^{-1} no caso da

Tabela 3. Expoentes das transições de fases das redes de KTz logístico.

| Rede | $\tau_{f,g}$ | R | Estímulo | J_{\max} | β | γ/ν (erro 5%) |
|-----------------|--------------|---------|-------------|------------|----------|------------------------|
| Quadrada | 2 | 0.1 J | central | 0.010926 | 0.198(2) | 4.27 |
| Quadrada | 2 | 0.00222 | central | 0.010925 | 0.178(8) | 4.23 |
| Quadrada | 10 | 0.1 J | central | 0.002756 | 0.244(7) | 4.02 |
| Quadrada | 10 | 0.0008 | - | - | - | - |
| Barabási-Albert | 2 | 0.1 J | aleatório | 0.010819 | 0.218(5) | 2.01 |
| Barabási-Albert | 2 | 0.1 J | inteligente | 0.010437 | 0.34(2) | 2.24 |
| Barabási-Albert | 2 | 0.00222 | aleatório | 0.010809 | 0.236(4) | 2.00 |
| Barabási-Albert | 2 | 0.00222 | inteligente | 0.010399 | 0.33(1) | 2.29 |
| Barabási-Albert | 10 | 0.1 J | aleatório | 0.002742 | 0.238(3) | 2.00 |
| Barabási-Albert | 10 | 0.1 J | inteligente | 0.002631 | 0.282(6) | 2.11 |
| Barabási-Albert | 10 | 0.0002 | aleatório | 0.002792 | 0.259(3) | 2.00 |
| Barabási-Albert | 10 | 0.0002 | inteligente | 0.002752 | 0.289(6) | 2.11 |

rede de BA) para todos os casos considerados. Testamos vários valores de ν , mas nenhum possibilitou a linearização das curvas. Isso indica que em nosso modelo, o *scaling* de J_{\max} deve ser corrigido por outras potências de L [37, 38]. De qualquer maneira, as Figs. 32C,D mostram que o valor de J_{\max} converge à medida que $1/L$ (ou $1/N$) diminui. Assumimos como uma estimativa razoável que o ponto crítico é simplesmente dado pelo J_{\max} da maior rede simulada para cada caso.

O caso com a transição mais suave foi, de fato, $\tau_{f,g} = 2$ na rede quadrada, que resultou em $\beta \approx 0.18$. Entretanto, a susceptibilidade na rede quadrada escala com um expoente γ/ν grande, em torno de $\gamma/\nu \approx 4$. A Tabela 3 mostra que todos os detalhes da dinâmica são significativos, mas o caráter do ruído não exerce grande influencia nas transições de fase. No geral, ambos os ruídos dão resultados muito similares. As transições são mais abruptas nas redes BA, apesar de apresentarem expoentes $\gamma/\nu \approx 2$, o que é mais próximo dos expoentes de processos de contato ($\beta \approx 0.14$ e $\gamma/\nu \approx 1.79$ para percolação dinâmica em redes bi-dimensionais [184]). Os protocolos de estimulação da rede BA também acarretaram expoentes significativamente diferentes: a transição para estímulo inteligente se dá de maneira mais abrupta do que para estímulo aleatório. Esse resultado é esperado, uma vez que a rede de BA é mais robusta a ataques aleatórios e mais susceptível a ataques inteligentes. Sinapses lentas tornaram a transição na rede quadrada mais abrupta. Já nas redes de BA, as sinapses lentas tornaram o parâmetro de ordem do caso com estímulo aleatório mais abrupta, e o caso com estímulo inteligente mais suave (figuras no Apêndice C).

5.4 AVALANCHES

Conforme vimos na Seção 2.2, espera-se que transições de fase contínuas sejam representadas por avalanches cujos tamanhos e duração são distribuídos em forma de lei de potência. Mais do que isso, espera-se também que as distribuições sejam invariantes por transformações de escala. Em outras palavras, as distribuições devem depender de uma função de escala que exhibe um corte num tamanho característico, s_c ou T_c para tamanho e duração, respectivamente. E esses tamanhos característicos devem divergir com o tamanho do sistema, tal que um sistema infinito apresente invariância de escala verdadeira [12]. As distribuições cumulativas são mais confiáveis para expressar leis de potência, já que não dependem de parâmetros arbitrários e possuem um corte bem definido. Calculamos $\mathcal{F}(s)$ para todos os casos discutidos anteriormente, para vários valores de $\langle J \rangle$ e diferentes tamanhos de rede.

A Fig. 33 mostra as distribuições cumulativas de tamanhos de avalanches obtidas para o caso 1 ($\tau_{f,g} = 2$ e $R = 0.00222$ livre em rede quadrada). A curva rosa nos painéis dessa figura corresponde ao $\langle J \rangle$ mais próximo de J_{\max} e as curvas azuis correspondem a 10 curvas na vizinhança de J_{\max} . A distribuição para J_{\max} passa a se tornar praticamente constante conforme $\langle J \rangle$ aumenta. Isso indica que as avalanches em J_{\max} são, na verdade, supercríticas, pois em sistemas muito grandes teremos apenas avalanches grandes ou pequenas (e praticamente nenhuma avalanche intermediária). Entretanto, ainda é possível achar uma curva (destacada em vermelho em cada painel) que mantém as mesmas propriedades para diferentes tamanhos de rede e, inclusive, tem um corte que aumenta conforme o tamanho do sistema aumenta. Essas curvas se encontram $J = J_{av} = 0.010722$, ligeiramente desviadas do ponto onde ocorre o máximo da susceptibilidade $J_{\max} = 0.010925$ (Tabela 3). Cabe destacar que J_{\max} , em específico para os casos 1 e 2, foi obtido com redes de tamanho 60×60 , já que as simulações para redes maiores ainda não concluíram. Portanto, pode ser que o ponto J_{av} esteja desviado de J_{\max} devido a efeitos de tamanho finito.

Na Fig. 34 mostramos as distribuições de tamanhos (painel A) e duração (painel B) das avalanches para os mesmos casos da Fig. 33, mas apenas para $J = J_{av}$. Ajustamos a curva $\mathcal{F}(s) = a_1 + a_2 s^{-\alpha+1}$ e $\mathcal{F}(T) = b_1 + b_2 T^{-\tau+1}$ para os dados da simulação, conforme vimos na Subseção 2.2.2, e obtivemos $\alpha = 1.13$ e $\tau = 1.38$ ($\alpha \approx 1.1$ para percolação dinâmica em rede bidimensional [184]). Esse procedimento é vantajoso porque já fornece, além dos expoentes das distribuições, uma estimativa

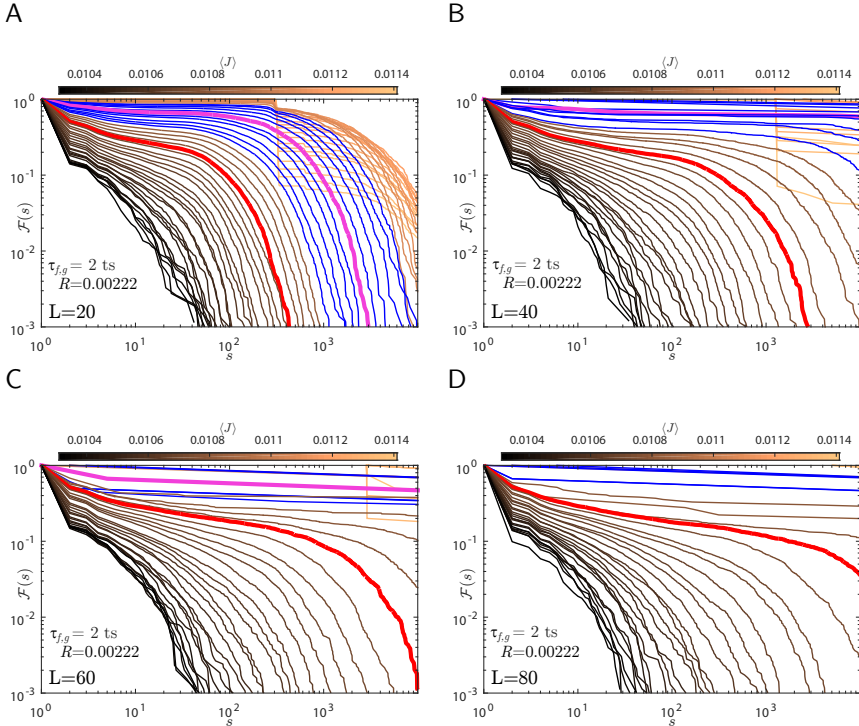


Figura 33. Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches, $\mathcal{F}(s)$, do modelo KTz logístico em rede quadrada para sinapses rápidas $\tau_{f,g} = 2$ e ruído livre. Cada curva corresponde às avalanches para um $\langle J \rangle$ diferente, enquanto que cada painel corresponde a um tamanho de rede. A curva rosa corresponde ao J_{\max} e as curvas azuis são $\langle J \rangle$ na vizinhança de J_{\max} . As avalanches apresentam *scaling* crítico apenas para o $J = J_{av}$ (curva vermelha).

boa para o tamanho e duração de corte das avalanches,

$$s_c = \left(-\frac{a_1}{a_2} \right)^{1/(-\alpha+1)}, \quad (5.10)$$

$$T_c = \left(-\frac{b_1}{b_2} \right)^{1/(-\tau+1)}. \quad (5.11)$$

No ponto crítico, $s_c \sim L^D$ define uma dimensionalidade típica das avalanches e $T_c \sim L^z$ define o expoente dinâmico. Essas leis de escala são ajustadas nos detalhes dos painéis A e B da figura, onde obtemos $D = 2.59$ e $z = 1.42$. O valor obtido para D é próximo do D obtido para redes quadradas do modelo KTz hiperbólico com sinapses rápidas

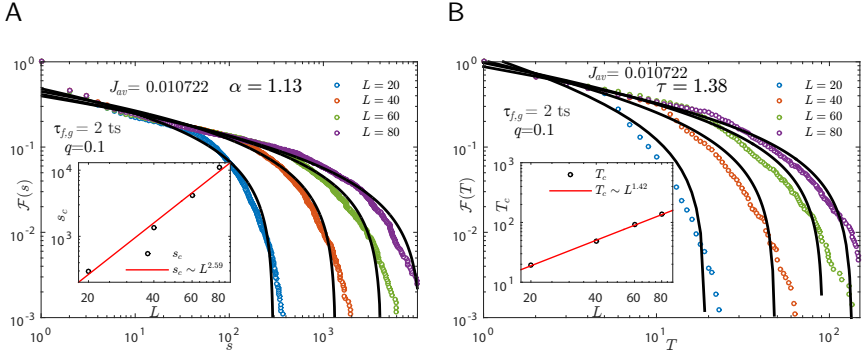


Figura 34. FSS da distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches, $\mathcal{F}(s)$, do modelo KTz logístico em rede quadrada para sinapses rápidas e ruído proporcional. Cada curva corresponde às avalanches para um L diferente em $J = J_{av}$ (curvas vermelhas na Fig. 33). O ajuste da lei de potência com corte dá $\alpha = 1.13$, $\tau = 1.38$, $D = 2.59$ e $z = 1.42$. T está em unidades de Δt .

excitatórias por rebote [$D = 2.46(2)$] [68]]. Note que os ajustes das distribuições $\mathcal{F}(T)$ são mais problemáticos do que $\mathcal{F}(s)$, já que cada duração medida T tem um erro intrínseco associado de Δt devido ao método utilizado para medir avalanches.

No Apêndice C, mostramos que os mesmos ajustes podem ser aplicados com sucesso ao caso 2 ($\tau_{f,g} = 2$ e $R = 0.1J$ proporcional em rede quadrada), resultando nos expoentes $\alpha = 1.02$, $\tau = 1.41$, $D = 3.36$ e $z = 1.86$ sobre o ponto $J = J_{av} = 0.010739$ (comparado a $J_{max} = 0.010926$ obtido para o máximo de χ com $L = 60$). Novamente, as avalanches com lei de potência se mostram deslocadas em relação ao máximo de χ , mas atribuímos isso a efeitos de tamanho finito. O expoente D expressa uma dimensionalidade típica das avalanches, mas não necessariamente está relacionado com a dimensionalidade da rede. Um expoente $D \gtrsim 2$ pode ser interpretado como as ondas indo e voltando numa rede quadrada, fazendo com que neurônios disparem mais de uma vez.

Ao aumentar $\tau_{f,g}$ para 10 (casos 3 e 4), as distribuições cumulativas se tornaram praticamente constantes para vários valores de $\langle J \rangle$. Não foi possível identificar nenhum $\langle J \rangle$ (mesmo que deslocado em relação aos J_{max}) onde as avalanches apresentam lei de potência com corte, conforme apresentado na Fig. 34. Isso se deve à diferença no procedimento de medida de ρ e $s(k)$, apresentado na Seção 5.2. $\tau_{f,g} = 10$ causa disparos recorrentes, já que o período refratário desse regime excitável em particular não é grande o suficiente. Dessa maneira, a atividade da rede raramente cessa, pois o ruído não é suficiente para dissipar a ativi-

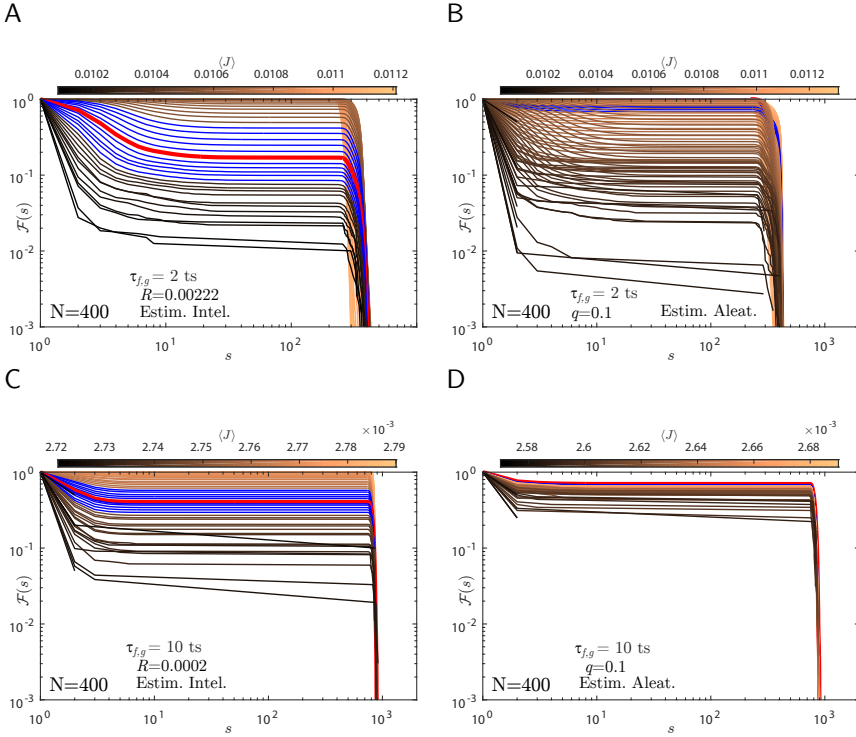


Figura 35. Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches, $\mathcal{F}(s)$, do modelo KTz logístico em rede de Barabási-Albert. Quatro casos de exemplo para $N = 400$ foram selecionados: Painel A: caso 6; Painel B: caso 7; Painel C: caso 10; Painel D: caso 11. Cada curva corresponde às avalanches para um $\langle J \rangle$ diferente. A curva vermelha corresponde ao J_{\max} e as curvas azuis são $\langle J \rangle$ na vizinhança de J_{\max} .

dade explosiva. As avalanches, então, são frequentemente muito grandes fazendo com que a distribuição perca o perfil de lei de potência. Em contrapartida, a média do número de neurônios que disparam para cada $\langle J \rangle$ permanece bem comportada e variando continuamente.

De um modo geral, as redes de Barabási-Albert apresentam distribuições supercríticas para as avalanches. A Fig. 35 mostra quatro casos usados como exemplo (outros podem ser vistos no Apêndice C) para sinapses lentas ou rápidas, com ruído proporcional ou livre, e estímulo aleatório ou inteligente. A distribuição em vermelho corresponde ao valor J_{\max} e as azuis são $\langle J \rangle$ na vizinhança de J_{\max} . Todas elas são praticamente constantes em quase todo o intervalo de tamanhos, s , mesmo para sinapses rápidas com $\tau_{f,g} = 2$. Isso se deve ao fato de o menor caminho médio na rede BA ser sempre muito pequeno e, por-

tanto, qualquer flutuação tem uma grande chance de se propagar pela rede inteira. A presença de nós extremamente conectados é crucial neste caso: mesmo que o período refratário seja grande para barrar atividade recorrente com $\tau_{f,g}$ pequenos, a atividade sempre acha um caminho na rede através do qual ela percola.

O que é interessante é que tanto para a rede BA quanto para a rede quadrada com $\tau_{f,g} = 10$, ρ varia continuamente e χ diverge. E ainda é possível determinar os expoentes críticos da transição de fases com uma boa precisão. É notável nos gráficos de $\rho(J)$ destes casos (rede quadrada com $\tau_{f,g} = 10$ na Fig. 31C e os outros no Apêndice C), entretanto, que a concavidade de ρ é mais abaulada do que para os casos de rede quadrada com $\tau_{f,g} = 2$, onde conseguimos obter avalanches com lei de potência. Esses resultados sugerem que ou a transição de fase não é contínua, mas aparenta ser contínua devido à resolução dos nossos dados; ou as avalanches de sistemas críticos não necessariamente precisam ter tamanhos e duração distribuídos em forma de lei de potência.

5.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS SOBRE AS TRANSIÇÕES DE FASES NAS REDES DE NEURÔNIOS KTZ LOGÍSTICO

Estudamos um modelo de rede de mapas acoplados, cujos parâmetros permitem uma conexão mais próxima com fenômenos biológicos, como os tempos característicos das sinapses e os regimes excitáveis dos neurônios. Mostramos que esses parâmetros que moldam a dinâmica microscópica do sistema modificam significativamente a descrição da transição de fases. Portanto, os resultados de Yu *et al.* [110] para os expoentes críticos de medidas LFP e MEG (destacados no início deste capítulo) se tornam menos estranhos, pois apesar de não terem correspondência direta com modelos padrão de Mecânica Estatística (como Ising, percolação, etc), vimos que a alteração de parâmetros dinâmicos microscópicos (como o tempo característico das sinapses) do sistema são capazes de modificar os expoentes significativamente. Em se tratando das classes de universalidade, este é um resultado estranho pois a classe deveria ser independente de $\tau_{f,g}$. Entretanto, podemos pensar que os parâmetros $\tau_{f,g}$ estão, de certa forma, relacionados ao alcance das interações (já que quanto maior $\tau_{f,g}$, maior a chance do neurônio que gera o sinal voltar a disparar) e, portanto, seria natural que a classe de universalidade do modelo dependesse deles. A estrutura da rede já era esperada que mudasse a classe de universalidade da transição.

As alterações detectadas nas transições de fase nos levam a questionar a significância dos modelos simples que são comumente empregados

para descrever as avalanches neurais: à medida que diversas simplificações são impostas sobre o sistema, diversos fenômenos dinâmicos típicos de problemas fora do equilíbrio se perdem. Apesar de descrever resultados experimentais, não há nenhuma garantia de que esses modelos simplificados correspondam à realidade subjacente do fenômeno que tentam descrever. Por outro lado, a simplificação é necessária em diversos níveis, por motivos computacionais e também porque caso o sistema não seja simplificado, o estudo se torna inviável dada a quantidade de parâmetros e variáveis dos modelos complexos. Uma abordagem de redes de mapas acoplados é um passo além dos autômatos celulares, pois mantém um equilíbrio entre simplicidade matemática, riqueza dinâmica e performance computacional.

Parâmetros como a conectividade da rede, o período refratário e o tempo característico das sinapses são essenciais num modelo, já que moldam diretamente a forma das distribuições de avalanches e os expoentes críticos associados ao parâmetro de ordem e à sua susceptibilidade associada. Inclusive, mostramos que transições aparentemente contínuas e com susceptibilidade divergente apresentam avalanches completamente diferentes do esperado. O perfil da distribuição de avalanches para as redes de BA e para redes quadradas com $\tau_{f,g}$ grandes lembra mais o que se espera para uma transição de primeira ordem: ou ocorrem avalanches grandes ou ocorrem avalanches pequenas. Curiosamente, a maneira como essas distribuições se modificam à medida que a intensidade do acoplamento aumenta, mantém o tamanho médio de avalanches (e, portanto, o número médio de neurônios ativados) bem comportado e variando aparentemente de maneira contínua.

Esses resultados indicam que a maneira como definimos o estado crítico em problemas fora do equilíbrio é, de certa forma, dúbia. Assumindo que as transições que estudamos aqui são certamente contínuas, podemos tirar uma das duas conclusões seguintes: ao mesmo tempo que diversos modelos contam com o *scaling* de lei de potência das suas distribuições de avalanche para determinar o ponto crítico, vimos que transições aparentemente contínuas nem sempre apresentam avalanches com lei de potência (o que está de acordo com Taylor *et al.* [26]); ou por outro lado, se o ponto crítico é definitivamente dotado de avalanches com lei de potência, nosso estudo mostra que podem existir transições de fase contínuas que não são críticas, pois suas avalanches não apresentam lei de potência.

Perspectivas desse trabalho incluem investigar se essas transições aparentemente contínuas, que não apresentam leis de potência nas avalanches, são na verdade transições fracas de primeira ordem através do histograma do parâmetro de ordem. Podemos também aprimorar o mo-

delo, adicionando dinâmica plástica às sinapses para verificar se um estado auto-organizado emerge na rede. Finalmente, também sugerimos o estudo desse modelo em redes aleatórias, além de uma possível modelagem através de equação mestra para investigar analiticamente como se dá a mudança nas transições de fase em função dos parâmetros do modelo. Todos os resultados apresentados neste capítulo são preliminares e necessitam de um estudo mais cuidadoso.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

O cérebro é um sistema dinâmico, mas também está sujeito a fenômenos estocásticos. Microscopicamente, é composto de íons e moléculas que difundem através de membranas semipermeáveis, modificando o potencial elétrico localmente em cada neurônio. A difusão é fruto de um processo de natureza estocástica, então certamente haverá flutuações nesses processos que acarretarão em um ruído de fundo numa possível descrição meso ou macroscópica do sistema. A difusão de íons modifica o potencial elétrico localmente nessas membranas e, por elas serem excitáveis, controlam a passagem do sinal através dos corpos dos neurônios de maneira análoga aos semicondutores num processador de computador. Certamente não há um só tipo de neurônio (além de, é claro, outras células que compõem o sistema nervoso, como os astrócitos e as glias) e essa heterogeneidade em formas e funções faz do cérebro um sistema muito mais complexo que um simples conjunto de semicondutores idênticos que forma uma CPU.

Como se isso não bastasse, essas células formam ligações novas e desfazem ligações antigas entre si ao longo do tempo, e no processo formam um padrão de conexões que está longe de ser uma rede aleatória ou completamente conectada [229], como costumamos estudar em modelos físicos. A física consegue explicar muito bem a emergência de uma distribuição Gaussiana (ou Poissoniana) num sistema, como a distribuição de velocidades ou posições num gás em equilíbrio térmico a baixas pressões e altas temperaturas. Essas distribuições decorrem diretamente de processos aleatórios (no tempo, no espaço, ou em ambos), i.e. processos cujo próximo estado depende unicamente do estado atual. Contudo, esses processos Markovianos, como são chamados, não são capazes de explicar a emergência de distribuições do tipo lei de potência em sistemas físicos (ou biológicos, sociais, econômicos, etc). Curiosamente, sistemas que apresentam essas distribuições são extremamente comuns na Natureza e na nossa sociedade, como listamos na Seção 2.2. A distribuição do peso das conexões entre regiões macroscópicas do cérebro é um exemplo de uma distribuição desse tipo [107].

O estado de um processo não-Markoviano depende também de vários estados anteriores ao último estado visitado. Esses processos têm uma certa *memória* da sua história. Assim, distribuições não-Gaussianas nos dizem que existe alguma força, alguma maneira de o sistema se organizar, que guia a evolução do sistema no tempo. Não é surpreendente, portanto, que a distribuição de velocidades das formigas num formi-

gueiro seja do tipo lei de potência [44]: as formigas interagem entre si e tomam decisões em relação ao seu movimento de acordo com o ambiente que as cerca, o que acaba com o caráter aleatório do *processo de difusão de formigas* num formigueiro. De certa forma, um neurônio no cérebro em desenvolvimento é como a formiga no formigueiro: ele vai crescendo, ramificando-se e interagindo com seus vizinhos e com o meio que o cerca. Esse processo complexo é mediado pela propagação dos potenciais elétricos em suas membranas, além das limitações físicas impostas pela fronteira do sistema (i.e. a própria caixa craniana). Mesmo esses limites físicos são contestados pelo cérebro em desenvolvimento: assim se formam os sulcos e cavidades na superfície cerebral. Portanto, a força que guia o sistema é simplesmente dada pelas interações internas do sistema (que, certamente, dependem do fluxo de matéria e energia – íons e moléculas consumidas – através do corpo do animal). Dizemos, então, que o cérebro é um sistema auto-organizado.

A maneira mais simples de tentar quantificar a memória temporal de um sistema é medindo a autocorrelação entre seus estados. Se essa autocorrelação decai lentamente com o atraso entre dois estados, então o sistema possui correlação de longo-alcance. Como vimos, o espectro de potência e a autocorrelação são dois lados da mesma moeda: medir um espectro de potência com a forma $1/f$ nos diz que o sistema apresenta correlação de longo-alcance e deve ter uma certa memória. Não surpreende, portanto, que os sistemas cujas distribuições de eventos ou estados são lei de potência, tenham também espectro de potência $1/f$. Novamente, o cérebro é um exemplo de sistema que apresenta ruído $1/f$ [64, 77–79, 81, 82], correlação temporal e espacial de longo alcance [63, 106, 118] e avalanches (eventos) distribuídos continuamente numa lei de potência [3, 67, 109, 110]. E isso, na verdade, se verifica para muitos sistemas na natureza [14]. A teoria da Criticalidade Auto-Organizada, proposta por Bak *et al.* [13], foi uma primeira abordagem para entender esses sistemas como dotados de uma não-linearidade intrínseca (que gera limiares locais) e interações de curto alcance que podem gerar eventos globais. Essas características guariam o sistema para um estado análogo ao estado crítico termodinâmico: o comprimento de correlação diverge e, portanto, emerge uma certa ordem no sistema. O ordenamento do sistema, porém, não é trivial, já que localmente o sistema é aparentemente desordenado. Mas em todas as escalas de comprimento ou duração (limitadas apenas pelas fronteiras físicas do sistema) é possível que uma flutuação se propague por toda a extensão do sistema através dessa aparente desordem local. Essa possibilidade de propagar flutuações geraria esses eventos que muitas vezes são pequenos, mas que de vez em quando percolam por todo o sistema: as avalanches.

Essas avalanches deveriam apresentar-se distribuídas através de uma lei de potência em todos os tamanhos continuamente.

Neurônios estão sujeitos a interações com seus vizinhos e com o meio, e essas interações devem ser suficientes para que o cérebro atinja um estado capaz de processar informação de maneira sensível e ordenada (afinal a resposta de $2 + 2$ deverá sempre ser 4). Por outro lado, um sistema que dá sempre, incondicionalmente, a mesma resposta, é um sistema que está destinado, certamente, a cometer todos os erros possíveis (menos um). O cérebro deve estar sujeito, portanto, a uma certa variabilidade: ele deve ser um sistema aparentemente ordenado macroscopicamente, mas que microscopicamente está sujeito a erros e flutuações. Isso abriria possibilidades para que houvesse variabilidade e estabilidade, simultaneamente, no processamento da informação. O ambiente que nos cerca é dotado de muitas coisas e funcionalidades distintas, sendo portanto capaz de nos prover uma imensa variabilidade de estímulos. Identificar e processar esse ambiente heterogêneo da melhor maneira possível é certamente uma vantagem evolutiva que nos leva para o estado crítico [4]. De fato, sabemos que o estado crítico traz diversas vantagens para sistemas excitáveis, como as redes de neurônios presentes no cérebro [1, 50, 51]. Inclusive mostramos no Capítulo 3 que o tempo de processamento do nosso modelo de sistema visual é minimizado no estado crítico enquanto que o processamento de informação passa a ser flexível, já que pequenas flutuações na estrutura da rede causam grande variabilidade no tempo de processamento. A ideia de que o cérebro deve ser um sistema macroscopicamente ordenado, mas sujeito a flutuações que podem o fazer mudar de estado já é antiga [5]. No Capítulo 5 mostramos que flutuações nas sinapses fazem com que apareça um ponto crítico no sistema, inclusive para diferentes redes.

Mesmo que a teoria de SOC não seja necessariamente a mais adequada, mostramos que redes de neurônios (em específico a rede do córtex visual) são capazes de gerar avalanches espontaneamente, através de um sinal com forte correlação temporal e ruído $1/f$. Talvez seja preciso generalizar a teoria de SOC para que ela não se restrinja a apenas sistemas que apresentem avalanches com forma de lei de potência. Uma teoria de sistemas dinâmicos de muitos componentes deveria levar em conta sistemas que apresentam pontos críticos (do ponto de vista das correlações de longo-alcance), mas que se organizam através de princípios mais gerais do que apenas por avalanches com duração e tamanho distribuídos em forma de lei de potência. Ainda, talvez o estado crítico em sistemas fora do equilíbrio também não seja apenas um estado de forte correlação, talvez ele seja dotado de propriedades que ainda não pudemos estimar através de uma teoria estatística, ou de dados computa-

cionais. De qualquer maneira, uma teoria única para descrever sistemas não-lineares compostos por muitos corpos parece, no mínimo, uma meta bastante audaciosa.

As ferramentas que já possuímos para descrever transições de fases e bifurcações são úteis para estudar a organização desses sistemas complexos. Nesse sentido, é fato que o cérebro apresenta uma transição de fase e é fato que a auto-organização se apresenta em diferentes escalas por todo o sistema nervoso. Logo, o simples fato de poder relacionar estados saudáveis ou doentes do cérebro com sistemas críticos ou fora da criticalidade nos abre portas para propor não só modelos, mas maneiras de colocar esse conhecimento em prática através de novas técnicas de diagnóstico para doenças conhecidas. Ou, talvez, até consigamos prever novas doenças ou desordens cerebrais a partir de dados de pessoas vivas obtidos com técnicas não-invasivas. Já do ponto de vista teórico e acadêmico, certamente não é possível propor um modelo que leve em conta todos os detalhes do sistema nervoso. Em algum nível, alguma incerteza terá que ser incorporada ao modelo para levar em conta fenômenos imprevisíveis, já que não temos controle sobre todas as partículas que interagem e formam o cérebro. Essa incerteza é que acaba gerando uma grande variedade de modelos, todos baseados em princípios diferentes, mas todos também reproduzem os mesmos dados experimentais (como é o caso das avalanches neurais). O que se pode fazer, ao invés de simplesmente misturar os modelos e propor um *sistema mais real*, é estudar de maneira sistematizada cada sistema experimental através de um bom modelo capaz de fazer as devidas previsões, generalizações e descrições do sistema de interesse.

REFERÊNCIAS

- 1 CHIALVO, D. R. Emergent complex neural dynamics. **Nat. Phys.**, v. 6, p. 744–750, 2010.
- 2 HALDEMAN, C.; BEGGS, J. M. Critical branching captures activity in living neural networks and maximizes the number of metastable states. **Phys. Rev. Lett.**, v. 94, p. 058101, 2005.
- 3 BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in neocortical circuits. **J. Neurosci.**, v. 23(35), p. 11167–11177, 2003.
- 4 HIDALGO, J.; GRILLI, J.; SUWEIS, S.; MUÑOZ, M. A.; BANAVAR, J. R.; MARITAN, A. Information-based fitness and the emergence of criticality in living systems. **Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)**, v. 111(28), p. 10095–10100, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1319166111>>.
- 5 TURING, A. M. Computing machines and intelligence. **Mind**, v. 59, p. 433–460, 1950.
- 6 ZAPPERI, S.; LAURITSEN, K. B.; STANLEY, H. E. Self-organized branching processes: Mean-field theory for avalanches. **Phys. Rev. Lett.**, v. 75, p. 4071, 1995.
- 7 HOPFIELD, J. J. Neurons with graded response have collective computational properties like those of two-state neurons. **Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)**, v. 81, p. 3088–3092, 1984.
- 8 HERTZ, J.; KROGH, A.; PALMER, R. G. **Introduction to the Theory of Neural Computation**. Boston, MA, USA: Addison-Wesley Publishing Company, 1991.
- 9 PERETTO, P. **An Introduction to the Modeling of Neural Networks**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1994.
- 10 KINOUCI, O.; KINOUCI, R. R. Dreams, endocannabinoids and itinerant dynamics in neural networks: re elaborating crick-mitchison unlearning hypothesis. **arXiv:cond-mat/0208590 [cond-mat.dis-nn]**, 2010.

- 11 FREEMAN, J. A.; SKAPURA, D. M. **Neural Networks: Algorithms, applications, and programming techniques**. Boston, MA, USA: Addison-Wesley, 1991.
- 12 PRUESSNER, G. **Self-Organised Criticality: Theory, models and characterisation**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2012.
- 13 BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality: An explanation of $1/f$ noise. **Phys. Rev. Lett.**, v. 59(4), p. 381–384, 1987.
- 14 BAK, P. **How Nature Works: The Science of Self-Organized Criticality**. New York, NY, USA: Copernicus Springer-Verlag New York, 1996.
- 15 JENSEN, H. J. **Self-Organized Criticality: Emergent complex behavior in physical and biological systems**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1998.
- 16 SORNETTE, D. **Critical Phenomena in Natural Sciences: Chaos, fractals, selforganization and disorder: Concepts and tools**. Germany: Springer, 2006.
- 17 KINOCHI, O.; COPELLI, M. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. **Nat. Phys.**, v. 2, p. 348–351, 2006.
- 18 ARCANGELIS, L. de; PERRONE-CAPANO, C.; HERRMANN, H. J. Self-organized criticality model for brain plasticity. **Phys. Rev. Lett.**, v. 96, p. 028107, 2006.
- 19 ARCANGELIS, L. de; HERRMANN, H. J. Learning as a phenomenon occurring in a critical state. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 107(9), p. 3977–3981, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0912289107>>.
- 20 BERTSCHINGER, N.; NATSCHLÄGER, T. Real-time computation at the edge of chaos in recurrent neural networks. **Neural Comput.**, v. 16(7), p. 1413–1436, 2004. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1162/089976604323057443>>.
- 21 MOSQUEIRO, T. S.; MAIA, L. P. Optimal channel efficiency in a sensory network. **Phys. Rev. E**, v. 88(1), p. 012712, 2013.
- 22 USHER, M.; STEMMLER, M.; OLAMI, Z. Dynamic pattern formation leads to $1/f$ noise in neural populations. **Phys. Rev. Lett.**, v. 74, p. 326–329, 1995.

- 23 STASSINOPOULOS, D.; BAK, P. Democratic reinforcement: A principle for brain function. **Phys. Rev. E**, v. 51(5), p. 5033–5039, 1995.
- 24 HERZ, A. V. M.; HOPFIELD, J. J. Earthquake cycles and neural reverberations: Collective oscillations in systems with pulse-coupled threshold elements. **Phys. Rev. Lett.**, v. 75, p. 1222–1225, 1995.
- 25 TOUBOUL, J.; DESTEXHE, A. Can power-law scaling and neuronal avalanches arise from stochastic dynamics? **PLoS ONE**, v. 5(2), p. e8982, 2010.
- 26 TAYLOR, T. J.; HARTLEY, C.; SIMON, P. L.; KISS, I. Z.; BERTHOUBE, L. Identification of criticality in neuronal avalanches: I. A theoretical investigation of the non-driven case. **J. Math. Neurosci.**, v. 3, p. 5, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1186/2190-8567-3-5>>.
- 27 TOUBOUL, J.; DESTEXHE, A. Power-law statistics and universal scaling in the absence of criticality. **arXiv:1503.08033 [q-bio.NC]**, 2015.
- 28 KUVA, S. M.; LIMA, G. F.; KINOUCI, O.; TRAGTENBERG, M. H. R.; ROQUE, A. C. A minimal model for excitable and bursting elements. **Neurocomputing**, v. 38–40, p. 255–261, 2001.
- 29 CALLEN, H. B. **Thermodynamics and Introduction to Thermostatistics**. [S.l.]: John Wiley & Sons, 1985.
- 30 STANLEY, H. E. **Introduction to Phase Transitions and Critical Phenomena**. New York, UK: Oxford University Press, 1971.
- 31 YEOMANS, J. M. **Statistical Mechanics of Phase Transitions**. New York, UK: Oxford University Press, 1992.
- 32 PLISCHKE, M.; BERGERSEN, B. **Equilibrium Statistical Physics**. Singapore: World Scientific, 1994.
- 33 MARRO, J.; DICKMAN, R. **Nonequilibrium Phase Transitions in Lattice Models**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999.
- 34 ÓDOR, G. Universality classes in nonequilibrium lattice systems. **Rev. Mod. Phys.**, v. 76(3), p. 663–724, 2004.

- 35 HENKEL, M.; HINRICHSSEN, H.; LÜBECK, S. **Non-Equilibrium Phase Transitions: Volume 1** – absorbing phase transitions. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2008.
- 36 NEWMAN, M. E. J.; BARKEMA, G. T. **Monte Carlo Methods in Statistical Physics**. New York, UK: Oxford University Press, 1999.
- 37 BARBER, M. N. Finite-size scaling. In: DOMB, C.; LEBOWITZ, J. L. (Ed.). **Phase Transitions and Critical Phenomena**. New York, USA: Academic Press, 1983. v. 8.
- 38 LANDAU, D. P.; BINDER, K. **A Guide to Monte Carlo Simulations in Statistical Physics**. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000.
- 39 BINDER, K. Finite size scaling analysis of Ising model block distribution functions. **Z. Phys. B**, v. 43(2), p. 119–140, 1981.
Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/BF01293604>>.
- 40 TOMÉ, T.; OLIVEIRA, M. J. de. **Dinâmica Estocástica e Irreversibilidade**. São Paulo, SP, BRA: Editora da Universidade de São Paulo, 2001.
- 41 FRETTE, V.; CHRISTENSEN, K.; MALTHE-SØRENSEN, A.; FEDER, J.; JØSSANG, T.; MEAKIN, P. Avalanche dynamics in a pile of rice. **Nature**, v. 379, p. 49–52, 1996.
- 42 CHRISTENSEN, K.; FLYVBJERG, H.; OLAMI, Z. Self-organized critical forest-fire model: Mean-field theory and simulation results in 1 to 6 dimensions. **Phys. Rev. Lett.**, v. 71(17), p. 2737–2740, 1993.
- 43 MALAMUD, B. D.; MOREIN, G.; TURCOTTE, D. L. Forest fires: an example of self-organized critical behavior. **Science**, v. 281, p. 1840–1842, 1998.
- 44 RICHARDSON, T. O.; ROBINSON, E. J. H.; CHRISTENSEN, K.; JENSEN, H. J.; FRANKS, N. R.; SENDOVA-FRANKS, A. B. Record dynamics in ants. **PLoS ONE**, v. 5(3), p. e9621, 2010.
- 45 GUTENBERG, B.; RICHTER, C. F. **Seismicity Of The Earth And Associated Phenomena**. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press, 1949.
- 46 WANG, F. Y.; DAI, Z. G. Self-organized criticality in X-ray flares of gamma-ray-burst afterglows. **Nat. Phys.**, v. 9, p. 465–467, 2013.
Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nphys2670>>.

- 47 GABAIX, X.; GOPIKRISHNAN, P.; PLEROU, V.; STANLEY, H. E. A theory of power-law distributions in financial market fluctuations. **Nature**, v. 423, p. 267–270, 2003. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nature01624>>.
- 48 ALBERT, R.; BARABÁSI, A.-L. Statistical mechanics of complex networks. **Rev. Mod. Phys.**, v. 74, p. 47–97, 2002.
- 49 GISIGER, T. Scale invariance in biology: coincidence or footprint of a universal mechanism? **Biol. Rev.**, v. 76, p. 161–209, 2001. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1017/S1464793101005607>>.
- 50 SHEW, W. L.; PLENZ, D. The functional benefits of criticality in the cortex. **Neuroscientist**, v. 19(1), p. 88–100, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1177/1073858412445487>>.
- 51 BEGGS, J. M.; TIMME, N. Being critical of criticality in the brain. **Front. Physiol.**, v. 3, p. 163, 2012.
- 52 WARD, L. M.; GREENWOOD, P. E. 1/f noise. **Scholarpedia**, v. 2(12), p. 1537, 2007. Acesso em 02/02/2016. Disponível em: <http://www.scholarpedia.org/article/1/f_noise>.
- 53 PENG, C.-K.; HAVLIN, S.; STANLEY, H. E.; GOLDBERGER, A. L. Quantification of scaling exponents and crossover phenomena in nonstationary heartbeat time series. **Chaos**, v. 5, p. 82–87, 1995. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1063/1.166141>>.
- 54 MANDELBROT, B. B. **The Fractal Geometry of Nature**. New York, NY, USA: Freeman, 1983.
- 55 JENSEN, H. J.; CHRISTENSEN, K.; FOGEDBY, H. C. 1/f noise, distribution of lifetimes and a pile of sand. **Phys. Rev. B**, v. 40(10), p. 7425–7427, 1989.
- 56 MASLOV, S.; TANG, C.; ZHANG, Y. C. 1/f noise in Bak-Tang-Wiesenfeld models on narrow stripes. **Phys. Rev. Lett.**, v. 83(12), p. 2449–2452, 1999.
- 57 DE-LOS-RIOS, P.; ZHANG, Y. C. Universal 1/f noise from dissipative self-organized criticality models. **Phys. Rev. Lett.**, v. 82(3), p. 472–475, 1999.
- 58 VOJTA, T. Rare region effects at classical, quantum and nonequilibrium phase transitions. **J. Phys. A: Math. Gen.**, v. 39, p. R143, 2006.

- 59 GRIFFITHS, R. B. Nonanalytic behavior above the critical point in a random Ising ferromagnet. **Phys. Rev. Lett.**, v. 23(1), p. 17–19, 1969. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevLett.23.17>>.
- 60 BRAY, A. J.; RODGERS, G. J. Diffusion in a sparsely connected space: A model for glassy relaxation. **Phys. Rev. B**, v. 38(16), p. 11461–11470, 1988.
- 61 MORETTI, P.; MUÑOZ, M. A. Griffiths phases and the stretching of criticality in brain networks. **Nat. Commun.**, v. 4, p. 2521, 2013.
- 62 ÓDOR, G.; DICKMAN, R.; ÓDOR, G. Griffiths phases and localization in hierarchical modular networks. **Sci. Rep.**, v. 5, p. 14451, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/srep14451>>.
- 63 HARDSTONE, R.; POIL, S.-S.; SCHIAVONE, G.; JANSEN, R.; NIKULIN, V. V.; MANSVELDER, H. D.; LINKENKAER-HANSEN, K. Detrended fluctuation analysis: a scale-free view on neuronal oscillations. **Front. Physiol.**, v. 3, p. 450, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3389/fphys.2012.00450>>.
- 64 LINKENKAER-HANSEN, K.; NIKOULINE, V. V.; PALVA, J. M.; ILMONIEMI, R. J. Long-range temporal correlations and scaling behavior in human brain oscillations. **J. Neurosci.**, v. 21(4), p. 1370–1377, 2001.
- 65 SETHNA, J. P.; DAHMEN, K. A.; MYERS, C. R. Crackling noise. **Nature**, v. 410, p. 242–250, 2001. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/35065675>>.
- 66 BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality. **Phys. Rev. A**, v. 38(1), p. 364–374, 1988.
- 67 SHEW, W. L.; CLAWSON, W. P.; POBST, J.; KARIMIPANAH, Y.; WRIGHT, N. C.; WESSEL, R. Adaptation to sensory input tunes visual cortex to criticality. **Nat. Phys.**, v. 11, p. 659–663, 2015.
- 68 GIRARDI-SCHAPPO, M.; KINOUCI, O.; TRAGTENBERG, M. H. R. Critical avalanches and subsampling in map-based neural networks coupled with noisy synapses. **Phys. Rev. E**, v. 88, p. 024701, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.88.024701>>.
- 69 NEWMAN, M. E. J. Power laws, Pareto distributions and Zipf's law. **Contemp. Phys.**, v. 46(5), p. 323–351, 2005.

- 70 NICOLIS, G.; PRIGOGINE, I. **Self-Organization in Nonequilibrium systems: from dissipative structures to order through fluctuations**. New York, NY, USA: John Wiley & Sons, 1977.
- 71 ANDERSON, P. W. More is different. **Science**, v. 177(4047), p. 393–396, 1972.
- 72 AZEVEDO, F. A. C.; CARVALHO, L. R. B.; GRINBERG, L. T.; FARFEL, J. M.; FERRETTI, R. E. L.; LEITE, R. E. P.; FILHO, W. J.; LENT, R.; HERCULANO-HOUZEL, S. Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain. **J. Comp. Neurol.**, v. 513, p. 532–541, 2009.
- 73 NUNEZ, P. L. **Neocortical dynamics and human EEG rhythms**. New York, UK: Oxford University Press, 1995.
- 74 IZHIKEVICH, E. M. Polychronization: Computation with spikes. **Neural Comput.**, v. 18(2), p. 245–282, 2006.
- 75 ABBOTT, L. F.; NELSON, S. B. Synaptic plasticity: taming the beast. **Nat. Neurosci.**, v. 3, p. 1178–1183, 2000.
- 76 SJÖSTRÖM, J.; GERSTNER, W. Spike-timing dependent plasticity. **Scholarpedia**, v. 5, n. 2, p. 1362, 2010. Revision 151671.
- 77 NOVIKOV, E.; NOVIKOV, A.; SHANNAHOFF-KHALSA, D.; SCHWARTZ, B.; WRIGHT, J. Scale-similar activity in the brain. **Phys. Rev. E**, v. 56(3), p. R2387–R2389, 1997.
- 78 FREEMAN, W. J.; ROGERS, L. J.; HOLMES, M. D.; SILBERGELD, D. L. Spatial spectral analysis of human electrocorticograms including the alpha and gamma bands. **J. Neurosci. Methods**, v. 95, p. 111–121, 2000.
- 79 ANDREW HENRIE, J.; SHAPLEY, R. Lfp power spectra in v1 cortex: The graded effect of stimulus contrast. **J. Neurophysiol.**, v. 94, p. 479–490, 2005. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1152/jn.00919.2004>>.
- 80 DING, Z.; NEWTON, A. T.; XU, R.; ANDERSON, A. W.; MORGAN, V. L.; GORE, J. C. Spatio-temporal correlation tensors reveal functional structure in human brain. **PLoS ONE**, Public Library of Science, v. 8, n. 12, p. e82107, 12 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0082107>>.

- 81 SMIT, D. J. A.; LINKENKAER-HANSEN, K.; GEUS, E. J. C. de. Long-range temporal correlations in resting-state alpha oscillations predict human timing-error dynamics. **J. Neurosci.**, v. 33(27), p. 11212–11220, 2013.
- 82 HERMES, D.; MILLER, K. J.; WANDELL, B. A.; WINAWER, J. Stimulus dependence of gamma oscillations in human visual cortex. **Cereb. Cortex**, 2014.
- 83 KOHN, A. Visual adaptation: Physiology, mechanisms, and functional benefits. **J. Neurophysiol.**, v. 97(5), p. 3155–3164, 2007.
- 84 MARKRAM, H.; TSODYKS, M. Redistribution of synaptic efficacy between pyramidal neurons. **Nature**, v. 382, p. 807–810, 1996. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/382807a0>>.
- 85 KATZ, B.; MILEDI, R. A study of synaptic transmission in the absence of nerve impulses. **J. Physiol.**, v. 192, p. 407–436, 1967.
- 86 LONDON, M.; SCHREIBMAN, A.; HÄUSSER, M.; LARKUM, M. E.; SEGEV, I. The information efficacy of a synapse. **Nat. Neurosci.**, v. 5, p. 332–340, 2002.
- 87 LÓPEZ, J. C. Quantifying synaptic efficacy. **Nat. Rev. Neurosci.**, v. 3, p. 332, 2002.
- 88 LOMBARDI, F.; CHIALVO, D. R.; HERRMANN, H. J.; DE ARCANGELIS, L. Strobing brain thunders: Functional correlation of extreme activity events. **Chaos Solitons Fractals**, v. 55, p. 102–108, 2013.
- 89 BAL, T.; MCCORMICK, D. A. What stops synchronized thalamocortical oscillations? **Neuron**, v. 17, p. 297–308, 1996.
- 90 BUTTS, D. A.; FELLER, M. B.; SHATZ, C. J.; ROKHSAR, D. S. Retinal waves are governed by collective network properties. **J. Neurosci.**, v. 19, p. 3580–3593, 1999.
- 91 BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches are diverse and precise activity patterns that are stable for many hours in cortical slice cultures. **J. Neurosci.**, v. 24(22), p. 5216–5229, 2004.
- 92 ALBRIGHT, T. D.; JESSELL, T. M.; KANDEL, E. R.; POSNER, M. I. Neural science: A century of progress and the mysteries that remain. **Neuron**, v. 25, p. S1–S55, 2000.

- 93 GIBSON, K. R.; PETERSEN, A. C. (Ed.). **Brain maturation and cognitive development**: Comparative and cross-cultural perspectives. Hawthorne, NY, USA: Aldine de Gruyter, 1991.
- 94 PACZUSKI, M.; MASLOV, S.; BAK, P. Avalanche dynamics in evolution, growth and depinning models. **Phys. Rev. E**, v. 53, p. 414–443, 1996.
- 95 SHEW, W. L.; YANG, H.; PETERMANN, T.; ROY, R.; PLENZ, D. Neuronal avalanches imply maximum dynamic range in cortical networks at criticality. **J. Neurosci.**, v. 29(49), p. 15595–15600, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3864-09.2009>>.
- 96 SCARPETTA, S.; CANDIA, A. de. Alternation of up and down states at a dynamical phase-transition of a neural network with spatiotemporal attractors. **Front. Syst. Neurosci.**, v. 8, p. 88, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3389/fnsys.2014.00088>>.
- 97 TEICH, M. C.; HENEGHAN, C.; LOWEN, S. B.; OZAKI, T.; KAPLAN, E. Fractal character of the neural spike train in the visual system of the cat. **J. Opt. Soc. Am. A**, v. 14(3), p. 529–546, 1997.
- 98 GEORGELIN, Y.; POUPARD, L.; SARTÉNE, R.; WALLET, J. C. Experimental evidence for a power law in electroencephalographic α -wave dynamics. **Eur. Phys. J. B**, v. 12, p. 303–307, 1999.
- 99 DESTEXHE, A.; BEDARD, C. Local field potential. **Scholarpedia**, v. 8(8), p. 10713, 2013. Disponível em: <http://www.scholarpedia.org/article/Local_field_potential>.
- 100 PRIESEMAN, V.; MUNK, M. H. J.; WIBRAL, M. Subsampling effects in neuronal avalanche distributions recorded in vivo. **BMC Neurosci.**, v. 10, p. 40, 2009.
- 101 RIBEIRO, T. L.; COPELLI, M.; CAIXETA, F.; BELCHIOR, H.; CHIALVO, D. R.; NICOLELIS, M. A. L.; RIBEIRO, S. Spike avalanches exhibit universal dynamics across the sleep-wake cycle. **PLoS ONE**, v. 5(11), p. e14129, 2010.
- 102 RIBEIRO, T. L.; RIBEIRO, S.; BELCHIOR, H.; CAIXETA, F.; COPELLI, M. Undersampled critical branching processes on small-world and random networks fail to reproduce the statistics of spike avalanches. **PLoS ONE**, v. 9(4), p. e94992, 2014.

103 GIRARDI-SCHAPPO, M. **Sincronização, transições de fase, criticalidade e subamostragem em redes de neurônios formais.** Dissertação (Mestrado) — Universidade Federal de Santa Catarina, SC, Brasil, 2012.

104 PRIESEMANN, V.; VALDERRAMA, M.; WIBRAL, M.; LE VAN QUYEN, M. Neuronal avalanches differ from wakefulness to deep sleep – evidence from intracranial depth recordings in humans. **PLoS Comput. Biol.**, v. 9(3), p. e1002985, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002985>>.

105 HAHN, G.; PETERMANN, T.; HAVENITH, M. N.; YU, S.; SINGER, W.; PLENZ, D.; NIKOLIĆ, D. Neuronal avalanches in spontaneous activity in vivo. **Journal of Neurophysiology**, v. 104(6), p. 3312–3322, 2010.

106 HAIMOVICI, A.; TAGLIAZUCCHI, E.; BALENZUELA, P.; CHIALVO, D. R. Brain organization into resting state networks emerges at criticality on a model of the human connectome. **Phys. Rev. Lett.**, v. 110, p. 178101, 2013.

107 HAGMANN, P.; CAMMOUN, L.; GIGANDET, X.; MEULI, R.; HONEY, C. J.; WEDEEN, V. J.; SPORNS, O. Mapping the structural core of human cerebral cortex. **PLoS Biol.**, v. 6, n. 7, p. e159, 07 2008. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0060159>>.

108 SPORNS, O. **Discovering the Human Connectome.** Cambridge, MA, USA: The MIT Press, 2012.

109 SHRIKI, O.; ALSTOTT, J.; CARVER, F.; HOLROYD, T.; HENSON, R.; SMITH, M.; COPPOLA, R.; BULLMORE, E.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in the resting MEG of the human brain. **J. Neurosci.**, v. 33, n. 16, p. 7079–7090, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4286-12.2013>>.

110 YU, S.; YANG, H.; SHRIKI, O.; PLENZ, D. Universal organization of resting brain activity at the thermodynamic critical point. **Front. Syst. Neurosci.**, v. 7, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3389/fnsys.2013.00042>>.

111 CHIALVO, D. R. Critical brain networks. **Physica A**, v. 340, p. 756–765, 2004.

- 112 PLENZ, D.; CHIALVO, D. R. Scaling properties of neuronal avalanches are consistent with critical dynamics. **arXiv:0912.5369 [q-bio.NC]**, 2009.
- 113 BONACHELA, J. A.; MUÑOZ, M. A. Self-organization without conservation: true or just apparent scale-invariance? **J. Stat. Mech.**, p. P09009, 2009.
- 114 BONACHELA, J. A.; FRANCISCIS, S. de; TORRES, J. J.; MUÑOZ, M. A. Self-organization without conservation: are neuronal avalanches generically critical? **J. Stat. Mech.**, p. P02015, 2010.
- 115 MILTON, J. G. Neuronal avalanches, epileptic quakes and other transient forms of neurodynamics. **Eur. J. Neurosci.**, v. 36(2), p. 2156–2163, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1460-9568.2012.08102.x>>.
- 116 VERTES, P. E.; BASSETT, D. S.; DUKE, T. Scale-free statistics of neuronal assemblies predict learning performance. **BMC Neurosci.**, v. 12(Suppl 1), p. O4, 2011.
- 117 TAGLIAZUCCHI, E.; CHIALVO, D. R.; SINIATCHKIN, M.; AMICO, E.; BRICHANT, J.-F.; BONHOMME, V.; NOIRHOMME, Q.; LAUFS, H.; LAUREYS, S. Large-scale signatures of unconsciousness are consistent with a departure from critical dynamics. **J. R. Soc. Interface**, v. 13, p. 20151027, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2015.1027>>.
- 118 LINKENKAER-HANSEN, K.; MONTÓ, S.; RYTSÄLÄ, H.; SUOMINEN, K.; ISOMETSÄ, E.; KÄHKÖNEN, S. Breakdown of long-range temporal correlations in theta oscillations in patients with major depressive disorder. **J. Neurosci.**, v. 25(44), p. 10131–10137, 2005.
- 119 ABBOTT, L. F.; ROHRKEMPER, R. A simple growth model constructs critical avalanche networks. **Prog. Brain Res.**, v. 165, p. 13–19, 2007.
- 120 LEVINA, A.; HERRMANN, J. M.; GEISEL, T. Dynamical synapses causing self-organized criticality in neural networks. **Nat. Phys.**, v. 3, p. 857–860, 2007.
- 121 ANDRADE COSTA, A. de; COPELLI, M.; KINOUCI, O. Can dynamical synapses produce true self-organized criticality? **J. Stat. Mech.**, IOP and SISSA, p. P06004, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1088/1742-5468/2015/06/P06004>>.

- 122 POIL, S.-S.; HARDSTONE, R.; MANSVELDER, H. D.; LINKENKAER-HANSEN, K. Critical-state dynamics of avalanches and oscillations jointly emerge from balanced excitation/inhibition in neuronal networks. **J. Neurosci.**, v. 32(29), p. 9817–9823, 2012.
- 123 LOMBARDI, F.; HERRMANN, H. J.; PERRONE-CAPANO, C.; PLENZ, D.; ARCANGELIS, L. de. Balance between excitation and inhibition controls the temporal organization of neuronal avalanches. **Phys. Rev. Lett.**, v. 108, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevLett.108.228703>>.
- 124 UHLENBECK, G. E.; ORNSTEIN, L. S. On the theory of brownian motion. **Phys. Rev.**, v. 36, p. 823–841, 1930. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRev.36.823>>.
- 125 CLAUSET, A.; SHALIZI, C. R.; NEWMAN, M. E. J. Power-law distributions in empirical data. **SIAM Rev.**, v. 51(4), p. 661–703, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1137/070710111>>.
- 126 IZHIKEVICH, E. M. **Dynamical Systems in Neuroscience: The geometry of excitability and bursting.** Cambridge, Massachusetts, USA: The MIT Press, 2007.
- 127 DAYAN, P.; ABBOTT, L. F. **Theoretical Neuroscience: Computational and mathematical modeling of neural systems.** Cambridge, MA, USA: The MIT Press, 2001.
- 128 SCHUTTER, E. de (Ed.). **Computational Modeling Methods for Neuroscientists.** Cambridge, MA, USA: The MIT Press, 2010.
- 129 GIRARDI-SCHAPPO, M.; KINOUCI, O.; TRAGTENBERG, M. H. R. A brief history of excitable map-based neurons and neural networks. **J. Neurosci. Methods**, v. 220, n. 2, p. 116–130, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.jneumeth.2013.07.014>>.
- 130 HODGKIN, A. L.; HUXLEY, A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation nerve. **Journal of Physiology**, v. 117(4), p. 500–544, 1952.
- 131 BELLMAN, R. E. **Dynamic Programming.** Mineola, NY, USA: Dover, 2003.
- 132 FITZHUGH, R. Mathematical models of threshold phenomena in the nerve membrane. **Bulletin of Mathematical Biophysics**, v. 17, p. 257–278, 1955.

- 133 NAGUMO, J.; ARIMOTO, S.; YOSHIKAWA, S. An active pulse transmission line simulating nerve axon. **Proceedings of the IRE**, v. 50, p. 2061–2070, 1962.
- 134 MORRIS, C.; LECAR, H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. **Biophysics Journal**, v. 35, p. 193–213, 1981.
- 135 IZHIKEVICH, E. M. Simple model of spiking neurons. **IEEE Trans. Neural Netw.**, v. 14(6), p. 1569–1572, 2003.
- 136 MCCULLOCH, W. S.; PITTS, W. H. A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. **Bull. Math. Biophys.**, v. 5, p. 115–133, 1943.
- 137 CHIALVO, D. R. Generic excitable dynamics on a two-dimensional map. **Chaos Solitons Fractals**, v. 5, p. 461–479, 1995.
- 138 KINOUCI, O.; TRAGTENBERG, M. H. R. Modeling neurons by simple maps. **Int. J. Bifurcat. Chaos**, v. 6, p. 2343–2360, 1996.
- 139 RULKOV, N. F. Modeling of spiking-bursting neural behavior using two-dimensional map. **Phys. Rev. E**, v. 65, p. 041922, 2002.
- 140 COURBAGE, M.; NEKORKIN, V. I.; VDOVIN, L. V. Chaotic oscillations in a map-based model of neural activity. **Chaos**, v. 17(4), p. 043109, 2007.
- 141 IZHIKEVICH, E. M. Neural excitability, spiking and bursting. **Int. J. Bifurcat. Chaos**, v. 10(6), p. 1171–1266, 2000.
- 142 IZHIKEVICH, E. M.; HOPPENSTEADT, F. Classification of bursting mappings. **Int. J. Bifurcat. Chaos**, v. 14(11), p. 3847–3854, 2004.
- 143 LISMAN, J. E. Bursts as a unit of neural information: making unreliable synapses reliable. **Trends Neurosci.**, v. 20(1), p. 38–43, 1997. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2236\(96\)10070-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0166-2236(96)10070-9)>.
- 144 LUO, C. H.; RUDY, Y. A model of the ventricular cardiac action potential. Depolarization, repolarization, and their interaction. **Circ. Res.**, v. 68(6), p. 1501–1526, 1991. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1161/01.RES.68.6.1501>>.
- 145 KEENER, J.; SNEYD, J. **Mathematical Physiology**. New York, NY, USA: Springer, 1998.

- 146 CONNORS, B. W.; LONG, M. A. Electrical synapses in the mammalian brain. **Annu. Rev. Neurosci.**, v. 27, p. 393–418, 2004.
- 147 ROTH, A.; VAN ROSSUM, M. C. W. Modeling synapses. In: DE SCHUTTER, E. (Ed.). **Computational Modeling Methods for Neuroscientists**. Cambridge, MA, USA: The MIT Press, 2010.
- 148 FAISAL, A. A.; SELEN, L. P. J.; WOLPERT, D. M. Noise in the nervous system. **Nat. Rev. Neurosci.**, v. 9, p. 292–303, 2008.
- 149 OJA, E. A simplified neuron model as a principal component analyzer. **J. Math. Biol.**, v. 15, p. 267–2735, 1982.
- 150 TSODYKS, M.; WU, S. Short-term synaptic plasticity. **Scholarpedia**, v. 8, n. 10, p. 3153, 2013. Revision 136920.
- 151 HEBB, D. O. **The Organization of Behavior: A neuropsychological theory**. New York, NY, USA: John Wiley & Sons, 1942.
- 152 MILLMAN, D.; MIHALAS, S.; KIRKWOOD, A.; NIEBUR, E. Self-organized criticality occurs in non-conservative neuronal networks during up states. **Nat. Phys.**, v. 6, n. 10, p. 801–805, 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nphys1757>>.
- 153 NEWMAN, M. **Networks: An introduction**. New York, UK: Oxford University Press, 2010.
- 154 SPORNS, O. **Networks of the Brain**. Cambridge, MA, USA: The MIT Press, 2010.
- 155 GUIMERÀ, R.; AMARAL, L. A. N. Modeling the world-wide airport network. **Eur. Phys. J. B**, v. 38, p. 381–385, 2004. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1140/epjb/e2004-00131-0>>.
- 156 WATTS, D. J.; STROGATZ, S. H. Collective dynamics of small-world networks. **Nature**, v. 393, p. 440–442, 1998.
- 157 BARABÁSI, A. L.; ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. **Science**, v. 286, p. 509–512, 1999.
- 158 NEWMAN, M. E. J.; WATTS, D. J. Renormalization group analysis of the small-world network model. **Phys. Lett. A**, v. 263(4–6), p. 341–346, 1999. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0375-9601\(99\)00757-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0375-9601(99)00757-4)>.

- 159 HOLME, P.; KIM, B. J. Growing scale-free networks with tunable clustering. **Phys. Rev. E**, v. 65, p. 026107, 2002.
- 160 ANDREAZZA, J. K.; PINTO, L. T. Proposition of a physiologically plausible neuronal network for the simulation of the primary visual cortex of the macaque monkey. In: **Proceedings of BICS 2008 – Brain Inspired Cognitive Systems**. São Luís, MA, Brazil: [s.n.], 2008.
- 161 CALLAWAY, E. M. Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey. **Annu. Rev. Neurosci.**, v. 21(2), p. 47–74, 1998.
- 162 NICOLELIS, M. A. L.; DIMITROV, D.; CARMENA, J. M.; CRIST, R.; LEHEW, G.; KRALIK, J. D.; WISE, S. P. Chronic, multisite, multielectrode recordings in macaque monkeys. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 100(19), p. 11041–11046, 2003.
- 163 POGGIO, T.; SERRE, T. Models of visual cortex. **Scholarpedia**, v. 8(4), p. 3516, 2013.
- 164 CARANDINI, M. Area v1. **Scholarpedia**, v. 7(7), p. 12105, 2012.
- 165 ANDREAZZA, J. K.; PINTO, L. T. Simulation of the primary visual cortex of the macaque monkey by natural neural networks. In: **Proceedings of 2nd LNCC Meeting on Computational Modelling**. Petrópolis, RJ, Brazil: [s.n.], 2006.
- 166 ANDREAZZA, J. K. **Proposição de rede neuronal fisiologicamente plausível para o estudo da dinâmica dos sistemas cerebrais aplicada ao sistema visual primário de mamíferos**. Tese (Doutorado) — Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC, Brasil, 2007.
- 167 PINTO, L. T.; ANDREAZZA, J. K. The excitatory post synaptic potential and the dendrite space constant influences in the behaviour of system of neurons. In: **Proceedings of BICS 2008 – Brain Inspired Cognitive Systems**. São Luís, MA, Brazil: [s.n.], 2008.
- 168 O’KUSKY, J.; COLONNIER, M. A laminar analysis of the number of neurons, glia and synapses in the visual cortex (area 17) of adult macaque monkeys. **J. Comp. Neurol.**, v. 210, p. 278–290, 1982.
- 169 LUND, J. S. Spiny stellate neurons. In: PETERS, A.; JONES, E. G. (Ed.). **The Cerebral Cortex**. New York, USA: Plenum Press, 1984. v. 1, cap. 7, p. 255–308.

- 170 YABUTA, N. H.; CALLAWAY, E. M. Functional streams and local connections of layer 4c neurons in primary visual cortex of the macaque monkey. **J. Neurosci.**, v. 18(22), p. 9489–9499, 1998.
- 171 WILLIAMS, S. R.; STUART, G. J. Dependence of EPSP efficacy on synapse location in neocortical pyramidal neurons. **Science**, v. 295, p. 1907–1910, 2002.
- 172 SONG, S.; SJÖSTRÖM, P. J.; REIGL, M.; NELSON, S.; CHKLOVSKII, D. B. Highly nonrandom features of synaptic connectivity in local cortical circuits. **PLoS Biol.**, v. 3(3), p. e68, 2005. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0030068>>.
- 173 LEFORT, S.; TOMM, C.; FLOYD SARRIA, J.-C.; PETERSEN, C. C. The excitatory neuronal network of the c2 barrel column in mouse primary somatosensory cortex. **Neuron**, v. 61(2), p. 301–316, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2008.12.020>>.
- 174 WILLIAMS-GARCÍA, R. V.; MOORE, M.; BEGGS, J. M.; ORTIZ, G. Quasicritical brain dynamics on a nonequilibrium widom line. **Phys. Rev. E**, v. 90(6), p. 062714, 2014.
- 175 PRIESEMANN, V.; WIBRAL, M.; VALDERRAMA, M.; PRÖPPER, R.; LE VAN QUYEN, M.; GEISEL, T.; TRIESCH, J.; NIKOLIĆ, D.; MUNK, M. H. J. Spike avalanches in vivo suggest a driven, slightly subcritical brain state. **Front Syst Neurosci.**, v. 8, p. 108, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.3389/fnsys.2014.00108>>.
- 176 BORTOLOTTO, G. S.; GIRARDI-SCHAPPO, M.; GONSALVES, J. J.; PINTO, L. T.; TRAGTENBERG, M. H. R. Information processing occurs via critical avalanches in a model of the primary visual cortex. **J. Phys. Conf. Ser.**, v. 686, n. 1, p. 012008, 2016. Disponível em: <<http://stacks.iop.org/1742-6596/686/i=1/a=012008>>.
- 177 GIRARDI-SCHAPPO, M.; BORTOLOTTO, G. S.; GONSALVES, J. J.; PINTO, L. T.; TRAGTENBERG, M. H. R. Griffiths phase and long-range correlations in a biologically motivated V1 model. **arXiv:1509.08954 [q-bio.NC]**, 2015.
- 178 ANGELINO, E.; BRENNER, M. P. Excitability constraints on voltage-gated sodium channels. **PLoS Comput. Biol.**, v. 3, p. 1751–1760, 2007. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.0030177>>.

- 179 KOLE, M. H. P.; ILSCHNER, S. U.; KAMPA, B. M.; WILLIAMS, S. R.; RUBEN, P. C.; STUART, G. J. Action potential generation requires a high sodium channel density in the axon initial segment. **Nat. Neurosci.**, v. 11(2), p. 178–186, 2008. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/nm2040>>.
- 180 DEUTSCH, S.; DEUTSCH, A. **Understanding the Nervous System**. New York, NY, USA: IEEE Press, 1993.
- 181 KERMAK, W. O.; MCKENDRICK, A. G. A contribution to the mathematical theory of epidemics. **Proc. R. Soc. Lond. A**, v. 115, p. 700–721, 1927. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1098/rspa.1927.0118>>.
- 182 SOUZA, D. R. de; TOMÉ, T.; ZIFF, R. M. A new scale-invariant ratio and finite-size scaling for the stochastic susceptible-infected-recovered model. **J. Stat. Mech.**, IOP and SISSA, p. P03006, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1088/1742-5468/2011/03/P03006>>.
- 183 JANSSEN, H.-K.; MÜLLER, M.; STENULL, O. Generalized epidemic process and tricritical dynamic percolation. **Phys. Rev. E**, v. 70, p. 026114, 2004. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.70.026114>>.
- 184 MUÑOZ, M. A.; DICKMAN, R.; VESPIGNANI, A.; ZAPPERI, S. Avalanche and spreading exponents in systems with absorbing states. **Phys. Rev. E**, v. 59(5), p. 6175–6179, 1999. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.59.6175>>.
- 185 JIMÉNEZ-DALMARONI, A.; HINRICHSEN, H. Epidemic processes with immunization. **Phys. Rev. E**, v. 68, p. 036103, 2003. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.68.036103>>.
- 186 FERREIRA, S. C.; CASTELLANO, C.; PASTOR-SATORRAS, R. Epidemic thresholds of the susceptible-infected-susceptible model on networks: A comparison of numerical and theoretical results. **Phys. Rev. E**, v. 86, p. 041125, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.86.041125>>.
- 187 MATA, A. S.; FERREIRA, R. S.; FERREIRA, S. C. Heterogeneous pair-approximation for the contact process on complex networks. **New J. Phys.**, v. 16, p. 053006, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1088/1367-2630/16/5/053006>>.

- 188 TERAMAE, J.-N.; FUKAI, T. Local cortical circuit model inferred from power-law distributed neuronal avalanches. **J. Comput. Neurosci.**, v. 22(3), p. 301–312, 2007. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s10827-006-0014-6>>.
- 189 CHUNG, S.; LI, X.; NELSON, S. B. Short-term depression at thalamocortical synapses contributes to rapid adaptation of cortical sensory responses in vivo. **Neuron**, v. 34, n. 3, p. 437–446, 2002. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00659-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00659-1)>.
- 190 CASTRO-ALAMANCOS, M. A. Absence of rapid sensory adaptation in neocortex during information processing states. **Neuron**, v. 41, n. 3, p. 455–464, 2004. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0896-6273\(03\)00853-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0896-6273(03)00853-5)>.
- 191 SCARPETTA, S.; CANDIA, A. de. Neural avalanches at the critical point between replay and non-replay of spatiotemporal patterns. **PLoS One**, v. 8(6), p. e64162, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0064162>>.
- 192 IZHIKEVICH, E. M.; EDELMAN, G. M. Large-scale model of mammalian thalamocortical systems. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, v. 105(9), p. 3593–3598, 2008.
- 193 DE GARIS, H.; SHUO, C.; GOERTZEL, B.; RUITING, L. A world survey of artificial brain projects, Part I: Large-scale brain simulations. **Neurocomputing**, v. 74, p. 3–29, 2010.
- 194 ELIASMITH, C.; STEWART, T. C.; CHOO, X.; BEKOLAY, T.; DEWOLF, T.; TANG, Y.; RASMUSSEN, D. A large-scale model of the functioning brain. **Science**, v. 338, p. 1202–1205, 2012.
- 195 POTJANS, T. C.; DIESMANN, M. The cell-type specific cortical microcircuit: Relating structure and activity in a full-scale spiking network model. **Cereb. Cortex**, v. 24(3), p. 785–806, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1093/cercor/bhs358>>.
- 196 MARKRAM, H.; MULLER, E.; RAMASWAMY, S.; REIMANN, M. W.; ABDELLAH, M.; SANCHEZ, C. A.; AILAMAKI, A.; ALONSO-NANCLARES, L.; ANTILLE, N.; ARSEVER, S.; KAHOU, G. A. A.; BERGER, T. K.; BILGILI, A.; BUNCIC, N.; CHALIMOURDA, A.; CHINDEMI, G.; COURCOL, J.; DELALONDRE, F.; DELATTRE, V.; DRUCKMANN, S.; DUMUSC, R.; DYNES, J.; EILEMANN, S.; GAL, E.; GEVAERT, M. E.; GHOBRI, J.; GIDON, A.; GRAHAM, J. W.; GUPTA, A.; HAENEL,

- V.; HAY, E.; HEINIS, T.; HERNANDO, J. B.; HINES, M.; KANARI, L.; KELLER, D.; KENYON, J.; KHAZEN, G.; KIM, Y.; KING, J. G.; KISVARDAY, Z.; KUMBHAR, P.; LASSERRE, S.; LE BÉ, J.; MAGALHÃES, B. R. C.; MERCHÁN-PÉREZ, A.; MEYSTRE, J.; MORRICE, B. R.; MULLER, J.; MUÑOZ-CÉSPEDES, A.; MURALIDHAR, S.; MUTHURASA, K.; NACHBAUR, D.; NEWTON, T. H.; NOLTE, M.; OVCHARENKO, A.; PALACIOS, J.; PASTOR, L.; PERIN, R.; RANJAN, R.; RIACHI, I.; RODRÍGUEZ, J.; RIQUELME, J. L.; RÖSSERT, C.; SFYRAKIS, K.; SHI, Y.; SHILLCOCK, J. C.; SILBERBERG, G.; SILVA, R.; TAUHEED, F.; TELEFONT, M.; TOLEDO-RODRIGUEZ, M.; TRÄNKLER, T.; VAN GEIT, W.; DÍAZ, J. V.; WALKER, R.; WANG, Y.; ZANINETTA, S. M.; DEFELIPE, J.; HILL, S. L.; SEGEV, I.; SCHÜRMAN, F. Reconstruction and simulation of neocortical microcircuitry. **Cell**, v. 163(2), p. 456–492, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2015.09.029>>.
- 197 HERZ, A. V. M.; GOLLISCH, T.; MACHENS, C. K.; JAEGER, D. Modeling single-neuron dynamics and computations: A balance of detail and abstraction. **Science**, v. 314, p. 80–85, 2006. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1126/science.1127240>>.
- 198 IBARZ, B.; CASADO, J. M.; SANJUÁN, M. A. F. Map-based models in neuronal dynamics. **Phys. Rep.**, v. 501, p. 1–74, 2011.
- 199 RULKOV, N. F. Regularization of synchronized chaotic bursts. **Phys. Rev. Lett.**, v. 86, p. 183–186, 2001.
- 200 MESBAH, S.; MOGHTADAEI, M.; GOLPAYEGANI, M. R. H.; TOWHIDKHAH, F. One-dimensional map-based neuron model: A logistic modification. **Chaos Solitons Fractals**, v. 65, p. 20–29, 2014. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960077914000526>>.
- 201 IZHIKEVICH, E. M. Which model to use for cortical spiking neurons? **IEEE Trans. Neural Netw.**, v. 15, p. 1063–1070, 2004.
- 202 AMIR, R.; MICHAELIS, M.; DEVOR, M. Burst discharge in primary sensory neurons: Triggered by subthreshold oscillations, maintained by depolarizing afterpotentials. **J. Neurosci.**, v. 22(3), p. 1187–1198, 2002.
- 203 ZHU, Z. Tao; MUNHALL, A.; SHEN, K. Zhong; JOHNSON, S. W. Calcium-dependent subthreshold oscillations determine bursting activity induced by N-methyl-d-aspartate in rat subthalamic neurons

in vitro. **Eur. J. Neurosci.**, v. 19, p. 1296–1304, 2004. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1460-9568.2004.03240.x>>.

204 SATO, D.; XIE, L. Hua; SOVARI, A. A.; TRAN, D. X.; MORITA, N.; XIE, F.; KARAGUEUZIAN, H.; GARFINKEL, A.; WEISS, J. N.; QU, Z. Synchronization of chaotic early afterdepolarizations in the genesis of cardiac arrhythmias. **Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)**, v. 106(9), p. 2983–2988, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0809148106>>.

205 WHITE, J. A.; BUDDE, T.; KAY, A. R. A bifurcation analysis of neuronal subthreshold oscillations. **Biophys. J.**, v. 69, p. 1203–1217, 1995. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495\(95\)79995-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3495(95)79995-7)>.

206 IZHIKEVICH, E. M. Resonance and selective communication via bursts in neurons having subthreshold oscillations. **BioSystems**, v. 67, p. 95–102, 2002. Disponível em: <[http://dx.doi.org/10.1016/S0303-2647\(02\)00067-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0303-2647(02)00067-9)>.

207 TRAN, D. X.; SATO, D.; YOCHELIS, A.; WEISS, J. N.; GARFINKEL, A.; QU, Z. Bifurcation and chaos in a model of cardiac early afterdepolarizations. **Phys. Rev. Lett.**, v. 102, p. 258103, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevLett.102.258103>>.

208 PINTO, R. D.; VARONA, P.; VOLKOVSKII, A. R.; SZÜCS, A.; ABARBANEL, H. D. I.; RABINOVICH, M. I. Synchronous behavior of two coupled electronic neurons. **Phys. Rev. E**, v. 62(2), p. 2644–2656, 2000. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.62.2644>>.

209 STROGATZ, S. H. **Nonlinear Dynamics and Chaos: With Applications to Physics, Biology, Chemistry, and Engineering**. [S.l.]: Westview Press, 2001.

210 SHILNIKOV, A.; CYMBALYUK, G. Transition between tonic spiking and bursting in a neuron model via the blue-sky catastrophe. **Phys. Rev. Lett.**, v. 94, p. 048101, 2005.

211 TRAGTENBERG, M. H. R.; YOKOI, C. S. O. Field behavior of an Ising model with competing interactions on the Bethe lattice. **Phys. Rev. E**, v. 52(3), p. 2187–2197, 1995.

212 COPELLI, M.; TRAGTENBERG, M. H. R.; KINOUCI, O. Stability diagrams for bursting neurons modeled by three-variable maps. **Physica A**, v. 342, p. 263–269, 2004.

- 213 GALLAS, J. A. C. Dissecting shrimps: results for some one-dimensional physical models. **Physica A**, v. 202, p. 196–223, 1994.
- 214 SOUZA, S. L. T. de; BATISTA, A. M.; BAPTISTA, M. S.; CALDAS, I. L.; BALTHAZAR, J. M. Characterization in bi-parameter space of a non-ideal oscillator. **arXiv:1507.06791v1 [nlin.CD]**, 2015.
- 215 RULKOV, N. F. A map-based model of the cardiac action potential. **arXiv:0708.1173v1 [q-bio.CB]**, 2007.
- 216 PAVLOV, E. A.; OSIPOV, G. V.; CHAN, C. K.; SUYKENS, J. A. K. Map-based model of the cardiac action potential. **Phys. Lett. A**, v. 375, p. 2894–2902, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.physleta.2011.06.014>>.
- 217 ECKMANN, J.-P.-P.; RUELLE, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. **Rev. Mod. Phys.**, v. 57, n. 3, p. 617–656, 1985. Disponível em: <<http://link.aps.org/doi/10.1103/RevModPhys.57.617>>.
- 218 HENNESSY, J. L.; PATTERSON, D. A. **Computer Architecture: A quantitative approach**. Waltham, MA, USA: Morgan Kaufmann, 2012.
- 219 TOLKACHEVA, E. G.; SCHAEFFER, D. G.; GAUTHIER, D. J.; MITCHELL, C. C. Analysis of the Fenton–Karma model through an approximation by a one-dimensional map. **Chaos**, v. 12(4), p. 1034–1042, 2002.
- 220 BRETTE, R. What is the most realistic single-compartment model of spike initiation? **PLoS Comput Biol**, v. 11(4), p. e1004114, 2015. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004114>>.
- 221 RYBARSCH, M.; BORNHOLDT, S. Avalanches in self-organized critical neural networks: A minimal model for the neural soc universality class. **PLoS ONE**, v. 9(4), p. e93090, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0093090>>.
- 222 AMIN MOOSAVI, S.; MONTAKHAB, A. Mean-field behavior as a result of noisy local dynamics in self-organized criticality: Neuroscience implications. **Phys. Rev. E**, v. 89, p. 052139, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.89.052139>>.
- 223 KANEKO, K. **Theory and Applications of Coupled Map Lattices**. Chichester, USA: Wiley, 1993.

- 224 DESTEXHE, A.; RUDOLPH-LILITH, M. **Neuronal Noise**. [S.l.]: Springer, 2012. (Springer Series in Computational Neuroscience).
- 225 CHIALVO, D. R.; CECCHI, G. A.; MAGNASCO, M. O. Noise-induced memory in extended excitable systems. **Phys. Rev. E**, v. 61(5), p. 5654–5657, 2000.
- 226 JUANICO, D. E.; MONTEROLA, C. Background activity drives criticality of neuronal avalanches. **J. Phys. A: Math. Theor.**, v. 40, p. 9297–9309, 2007.
- 227 KOMENDANTOV, A. O.; ASCOLI, G. A. Dendritic excitability and neuronal morphology as determinants of synaptic efficacy. **J. Neurophysiol.**, v. 101, p. 1847–1866, 2009.
- 228 DOS PASSOS, W. **Numerical Methods, Algorithms and Tools in C#**. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 2010.
- 229 SPORNS, O.; TONONI, G.; KOTTER, R. The human connectome: A structural description of the human brain. **PLoS Comput. Biol.**, v. 1, p. 245–251, 2005.
- 230 LANGLOIS, D.; COUSINEAU, D.; THIVIERGE, J.-P. Maximum likelihood estimators for truncated and censored power-law distributions show how neuronal avalanches may be misevaluated. **Phys. Rev. E**, v. 89, p. 012709, 2014. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1103/PhysRevE.89.012709>>.
- 231 REICH, D. S.; MECHLER, F.; PURPURA, K. P.; VICTOR, J. D. Interspike intervals, receptive fields, and information encoding in primary visual cortex. **J. Neurosci.**, v. 20(5), p. 1964–1974, 2000.
- 232 WU, X.-B.; MO, J.; YANG, M.-H.; ZHENG, Q.-H.; GU, H.-G.; REN, W. Two different bifurcation scenarios in neural firing rhythms discovered in biological experiments by adjusting two parameters. **Chin. Phys. Lett.**, v. 25(8), p. 2799–2802, 2008. Disponível em: <<http://stacks.iop.org/0256-307X/25/i=8/a=018>>.
- 233 OSTOJIC, S. Interspike interval distributions of spiking neurons driven by fluctuating inputs. **J. Neurophysiol.**, v. 106, p. 361–373, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1152/jn.00830.2010>>.
- 234 GU, H.; PAN, B.; XU, J. Bifurcation scenarios of neural firing patterns across two separated chaotic regions as indicated by theoretical and biological experimental models. **Abstract and**

Applied Analysis, v. 2013, p. 374674, 2013. Disponível em:
<<http://dx.doi.org/10.1155/2013/374674>>.

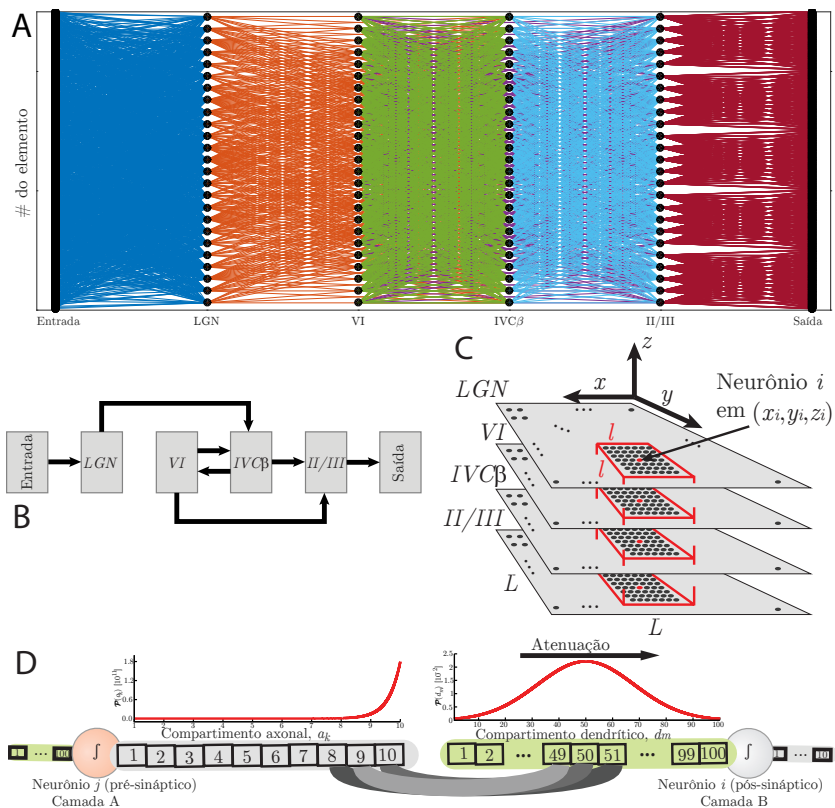
235 WANG, L.; LIU, S. The effects of leakage conductance on firing properties in a compartment neuron model. In: YAMAGUCHI, Y. (Ed.). **Advances in Cognitive Neurodynamics (III)**:. Springer Netherlands, 2013. p. 825–832. ISBN 978-94-007-4791-3. Disponível em:
<http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-4792-0_108>.

236 TRAGTENBERG, M. H. R. **Estudo de modelos para sistemas modulados magnéticos e estruturais**. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil, 1993.

**APÊNDICE A - Estrutura e outros dados do modelo de
Andreazza e Pinto (V1)**

A.1 ESTRUTURA DA REDE

O modelo foi inicialmente proposto por Andreazza & Pinto [160, 165, 167]. A rede completa tem $N_{full} = 2N_{io} + N$ elementos, onde $N = 4L^2$ é a quantidade de neurônios que compõem as camadas internas (LGN, VI, IVC β e II/III, cada uma com L^2 neurônios), $N_{io} = (10L)^2$ é



Fonte: Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.
 Figura 36. Elementos do modelo do VI. A: Uma realização da rede com $L = 5$. Círculos são fotorreceptores (Entrada), neurônios (camadas internas) e compartimentos axonais (Saída). As camadas estão linearizadas no eixo y . B: Arquitetura da rede. C: Organização espacial da rede com $N = 4L^2$ neurônios. A estrutura colunar está destacada em vermelho. Há uma coluna de tamanho $N_c = 4l^2 \approx 196$ neurônios centrada em cada neurônio da rede. D: Esquema dos compartimentos dos neurônios. A probabilidade, $\mathcal{P}(a_k)$, de escolher um compartimento axonal pré-sináptico, a_k , de qualquer neurônio é exponencial tal que a maioria das sinapses comecem do final do axônio (esquerda). A probabilidade, $\mathcal{P}(d_m)$, de escolher um compartimento dendrítico, d_m , é Gaussiana com média 50 e desvio padrão 10, tal que a maioria das sinapses cheguem no meio dos dendritos (direita).

Tabela 4. Ligações do V1 (tentativas) por neurônio pré-sináptico. Ligações saem das camadas nas linhas e vão para as camadas nas colunas. O elemento pré-sináptico pode ser um fotorreceptor (da camada de Entrada) ou um neurônio (das camadas internas). Há 100 fotorreceptores na camada de Entrada para cada neurônio do *LGN*. Há 100 compartimentos axonais para cada neurônio na camada *II/III* conectando ao V2. Esses valores são predefinidos no início da simulação, mas não são exatamente atingidos na prática por causa das condições de contorno. Esses números são baseados em diversos trabalhos experimentais. Ver a tese de Andreazza [166] para mais detalhes.

| From \ To | <i>LGN</i> | <i>VI</i> | <i>IVCβ</i> | <i>II/III</i> | Output |
|---------------|------------|-----------|-------------|---------------|--------|
| Input | 1 | - | - | - | - |
| <i>LGN</i> | - | - | 500 | - | - |
| <i>VI</i> | - | - | 1100 | 350 | - |
| <i>IVCβ</i> | - | 600 | - | 700 | - |
| <i>II/III</i> | - | - | - | - | 100 |

a quantidade de elementos em cada uma das camadas de entrada/saída. Um exemplo ilustrativo de uma realização da rede para $L = 5$ está na Fig. 36A. A arquitetura da rede está representado na Fig. 36B, em que as setas apontam a direção das conexões por onde o sinal é propagado.

As camadas estão empilhadas como mostrado na Fig. 36B,C. Podemos atribuir uma posição espacial a cada elemento i da rede, $\vec{r}_i = (x_i, y_i, z_i)$, rotulando as camadas desde a entrada ($z_i = 0$) até a saída ($z_i = 5$) e posições inteiras $(x_i, y_i) \in [1; L] \times [1; L]$ (para $z_i = 1, 2, 3, 4$) e $(x_i, y_i) \in [1; 10L] \times [1; 10L]$ para $z_i = 0$ ou $z_i = 5$. Os elementos da entrada são fotorreceptores da retina. Os elementos da saída são apenas os terminais axonais que conectariam ao V2. Os elementos das outras camadas (internas) são todos neurônios compartimentais (Fig. 36D).

Há uma matriz de 10×10 fotorreceptores posicionada em frente a cada neurônio da *LGN* (totalizando N_{io} fotorreceptores). No outro lado da rede, cada neurônio da camada *II/III* envia 100 sinapses para o V2 (totalizando N_{io} terminais axonais que conectariam com o V2). Os 100 terminais axonais de um neurônio estão posicionados em sua frente e aleatoriamente distribuídos numa matriz 10×10 .

Todas as conexões são escolhidas e fixadas no começo da simulação (desordem *quenched*). A quantidade de conexões que cada elemento de uma dada camada tenta enviar para cada camada adjacente está na Tabela 4. As condições de contorno são livres, o que significa que toda tentativa de sinapse que cai fora da camada pós-sináptica é descartada. Assim, a quantidade de sinapses realmente efetivadas por elemento pré-sináptico é um pouco menor do que os valores nessa tabela. Essas quantidades são mais parecidas com os valores da Tabela 5.

A Tabela 5 mostra a quantidade de sinapses que um dado elemento recebe para uma única realização da rede (outras realizações flutuam em torno desses números). A rede é simétrica, em média, no sentido de que a

Tabela 5. Ligações do V1 por neurônio pós-sináptico. Camadas nas colunas recebem ligações das camadas nas linhas. Elementos pós-sinápticos são todos neurônios. Há 100 compartimentos axonais na camada de saída para cada neurônio e cada um desses compartimentos formaria uma sinapse com o V2. As médias foram tomadas ao montar uma rede com $L = 99$ e, junto com a Tabela 4 mostram a simetria da rede entre conexões de saída e de chegada num neurônio.

| From \ To | LGN | VI | IVC β | II/III | Output |
|------------------------------|-----|-----|-------------|--------|--------|
| Input | 98 | - | - | - | - |
| LGN | - | - | 488 | - | - |
| VI | - | - | 1073 | 293 | - |
| IVCβ | - | 585 | - | 683 | - |
| II/III | - | - | - | - | 1 |

média do número de sinapses por neurônio pré-sináptico é praticamente igual à média do número de sinapses por neurônio pós-sináptico. As Tabelas 4 e 5 também deixam clara a adjacência das camadas.

Para criar uma conexão, cada neurônio pré-sináptico j projeta seu axônio numa região de $l^2 = 7 \times 7$ neurônios de uma camada adjacente. Os neurônios pós-sinápticos nessa região são, então, selecionados aleatoriamente através de uma distribuição Gaussiana bidimensional, $\mathcal{P}_G(x, y; x_j, y_j, \sigma_d)$, centrada nas coordenadas (x_j, y_j) do neurônio pré-sináptico e com desvio padrão $\sigma_d = 3$ em ambas as direções.

A estrutura colunar da rede emerge ao realizar a escolha de vizinhos numa camada adjacente apenas dentro dessa região limitada de l^2 neurônios. O V1 apresenta essa estrutura experimentalmente [92]. Portanto, cada coluna tem aproximadamente $N_c = 4l^2 = 196$ neurônios (Fig. 36C). Se considerarmos o *loop* entre as camadas $IVC\beta$ e VI , então as colunas da rede teriam, virtualmente, cerca de $N_c = 5l^2 = 245$ neurônios. As conexões da camada de entrada para o *LGN* são criadas dessa mesma maneira.

Uma vez que os neurônios pré e pós-sinápticos estão escolhidos, as sinapses são formadas entre um compartimento axonal, $a_k^{(j)}$, escolhido com probabilidade exponencial $\mathcal{P}_E(k) = (10/4) \exp(10k/4)$, da célula pré-sináptica, j , e um compartimento dendrítico, $d_m^{(i)}$, escolhido com probabilidade Gaussiana $\mathcal{P}_G(m; d^{(c)}, \sigma_d)$, da célula pós-sináptica, i , onde $d^{(c)} = 50$ e $\sigma_d = 10$ (Fig. 36D).

A probabilidade de escolher um compartimento dendrítico é tomada como sendo Gaussiana porque tentativas consecutivas de se conectar a qualquer compartimento dendrítico devem ser independentes e porque a maioria das sinapses deve chegar no centro dos dendritos [171]. A probabilidade de escolher um compartimento axonal é exponencial porque axônios devem transportar o sinal até o mais longe possível, então a maioria das sinapses de saída devem vir do final do axônio [161, 168–170].

Os neurônios desse modelo podem ser mapeados em autômatos celulares simples, como o estudado por Kinouchi e Copelli [17]. Para isso, as probabilidades de excitar um vizinho (no modelo referido) devem ser ajustadas proporcionais à fração do sinal que chegaria no compartimento do corpo celular em nosso modelo (essa fração é derivada na próxima seção). Ainda, o disparo do neurônio teria que ser atrasado (no modelo de Kinouchi e Copelli) para imitar o número de compartimentos médio que o sinal anda em nosso modelo até causar um disparo. A quantidade de estados refratários também teria que ser ajustada para evitar atividade autossustentada no *loop* entre camadas. Por final, basta construir a rede da maneira descrita nesta seção.

A.2 SINAL MÉDIO NO SOMA

Considere o dendrito de um único neurônio cuja estrutura está descrita na Fig. 36D. Se uma única sinapse chega no compartimento n , $d_n(0) = E$ no instante $t = 0$, então depois de $k - n$ passos o sinal no compartimento k é $d_k(t = k - n) = \lambda^{k-n} E$, cuja média é $\langle d_k \rangle = \langle \lambda^{k-n} \rangle E$ (omitimos o tempo por simplicidade). Lembrando que λ é a constante de atenuação e E é o valor do potencial pós-sináptico.

As sinapses chegam num compartimento dendrítico qualquer, d_n , com distribuição Gaussiana $\mathcal{P}_G(n; 50, 10)$ (média $d^{(c)} = 50$ e desvio padrão $\sigma_d = 10$). Então, a média $\langle \lambda^{k-n} \rangle$ é dada por:

$$\langle \lambda^{k-n} \rangle = \lambda^k \int_{-\infty}^{+\infty} \lambda^{-n} \mathcal{P}_G(n) dn, \quad (\text{A.1})$$

onde a integral é contínua porque mais do que 99% da distribuição Gaussiana está contida nos limites do dendrito.

O integrando na Eq. (A.1) pode ser manipulado (reduzir o quadrado) para obter uma nova Gaussiana a ser integrada,

$$\langle \lambda^{k-n} \rangle = \lambda^{k-d^{(c)} + \sigma_d^2 \ln(\lambda)/2} \int_{-\infty}^{+\infty} \bar{\mathcal{P}}_G(n) dn, \quad (\text{A.2})$$

$$\langle \lambda^{k-n} \rangle = \lambda^{k-d^{(c)} + \sigma_d^2 \ln(\lambda)/2}, \quad (\text{A.3})$$

onde $\bar{\mathcal{P}}_G(n)$ é uma Gaussiana reescalada, normalizada e com média deslocada. Note que $r_k(\lambda) \equiv \langle \lambda^{k-n} \rangle = \langle d_k \rangle / E$ é a fração do sinal que chega no compartimento k .

Se a sinapse (ou estímulo externo) chegasse apenas no compartimento $d^{(c)}$ (localizada), i.e. com $\sigma_d = 0$, então $r_k(\lambda) = \lambda^{k-d^{(c)}}$ seria um decaimento exponencial simples com constante característica $-1/\ln(\lambda)$, como esperado experimentalmente [171]. O ajuste do experimento de Williams e Stuart [171] nessas condições e utilizando 100 compartimentos dendríticos resulta no valor de $\lambda = 0.996$ utilizado nas nossas simulações.

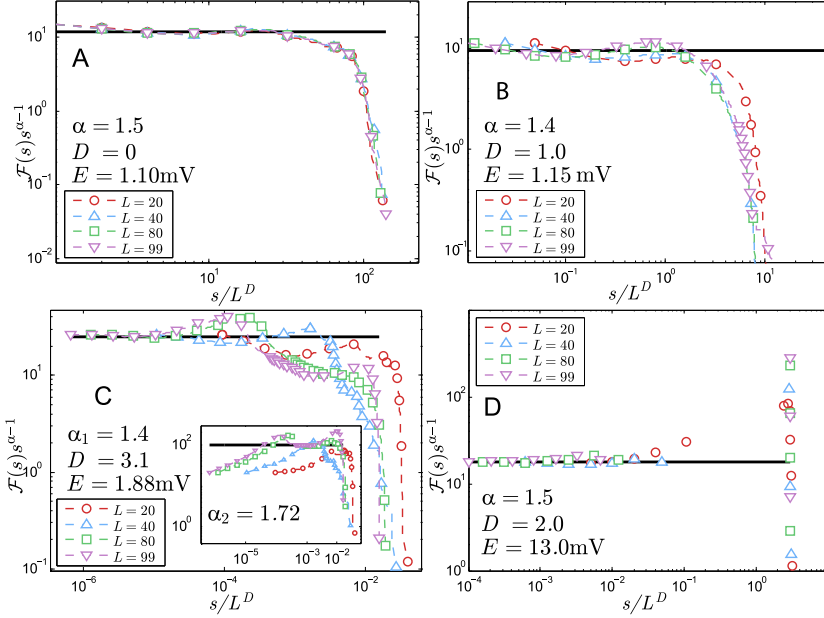
A.3 COLAPSO DAS AVALANCHES E RELAÇÃO DE SETHNA

Os resultados desta seção foram desenvolvidos principalmente por Germano S. Bortolotto (doutorando) e Jheniffer J. Gonsalves (graduada). Para realizar o colapso, assumimos que as Eqs. (2.56) e (2.57) são também válidas para as distribuições cumulativas e isolamos a função de escala $\mathcal{G}_s(s/L^D) \sim s^{\alpha-1}\mathcal{F}(s)$. Assim, basta ajustar o expoente D tal que os cortes das funções $\mathcal{G}_s(s/L^D)$ para diferentes L coincidam e, também, ajustar o expoente α de modo que $\mathcal{G}_s(s \rightarrow 0) = \text{const.}$ A Fig. 37 mostra esse procedimento aplicado aos dados obtidos numericamente para E em cada uma das fases.

A fase inativa tem $D = 0$, o que significa que o corte, s_c , é independente do tamanho do sistema e, portanto, não há criticalidade. A fase ativa fraca tem duas escalas características, uma com $1.0(1) < D \leq 3.1(1)$ para $1.2 \leq E \leq 2$ mV (que chamamos de fase *ativa fraca*, pois ainda não há uma avalanche muito grande visivelmente dominante) e outra com $D = 2$ para $E > 2$ mV (que chamamos de fase *ativa forte*, pois já existe uma avalanche visivelmente dominante). A fase crítica apresenta $D = 1.0(1)$. O valor de D separa as fases em termos da dinâmica do modelo, pois em cada uma dessas fases, as avalanches atingem a borda de maneira diferente, conforme discutido na Seção 3.3.

A relação de Sethna, $\langle s \rangle \sim T^a$, derivada na Subseção 2.2.2, é usada na literatura para determinar se o sistema possui ou não uma relação de escala entre os tamanhos e duração de avalanches. Se possui, o sistema é comumente aceito como crítico. Contudo, Touboul e Destexhe [27] trouxe dúvidas a essa questão pois mostrou que um sistema não-crítico por construção pode obedecer a relação de escala de Sethna. Plotamos a relação de Sethna para todas as fases (crítica e não-críticas) do nosso modelo na Fig. 38.

Nossos dados mostram que a relação de Sethna se mantém válida até nas fases não-críticas, ao contrário do que comumente se acredita e dando suporte ao argumento de Touboul e Destexhe [27]. Calculamos o expoente de Sethna, a , para as quatro fases através dos dados apresentados na Fig. 38, resultando em a_{Fit} . Independentemente, cal-

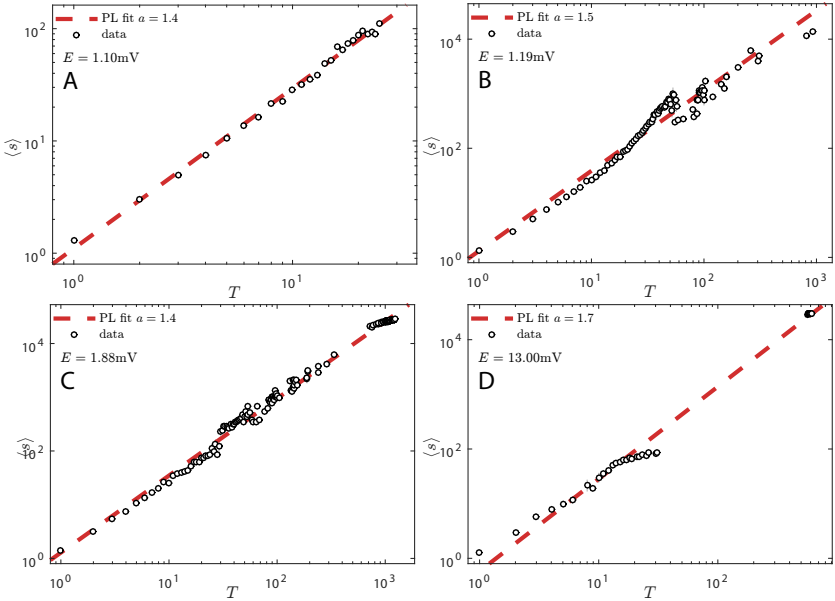


Fonte: Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

Figura 37. Colapso das distribuições cumulativas de tamanhos de avalanches para várias realizações da simulação para cada E . Painei A: fase inativa; o corte não escala com o tamanho do sistema ($D = 0$), mas a distribuição apresenta um intervalo lei de potência com $\alpha = 1.5(1)$ devido a atividade ruidosa no *LGN*. Painei B: fase crítica com expoente $\alpha = 1.4(1)$ e $D = 1.0(1)$ correspondente à Fig. 15B. Painei C: fase ativa fraca com expoentes $\alpha_1 = 1.4(1)$, $\alpha_2 = 1.72(8)$ e $D = 3.1(3)$; a saliência separando ambos os intervalos de lei de potência é uma consequência da estrutura colunar da rede, já que fica em $s \approx N_c$. Painei D: fase ativa forte com $\alpha = 1.5(1)$ e $D = 2$; o buraco nessa distribuição mostra que o processamento ocorre principalmente através de uma avalanche grande dominante, então a lei de potência é devida à apenas atividade ruidosa no *LGN*. A linha preta é guia aos olhos para o colapso das leis de potência. α é o expoente de $\mathcal{P}(s)$ e foi verificado usando o teste de *Maximum likelihood*. O expoente D muda conforme a dinâmica através da qual o sinal atinge a borda muda (discussão na Seção 3.3).

culamos os expoentes τ e α através do ajuste da Eq. (2.62) para ambos tamanho e duração de avalanches (ambos os expoentes podem ser calculados por colapso das curvas, conforme descrito há pouco) e calculamos $a_{Dist} = (\tau - 1)/(\alpha - 1)$ [Eq. (2.60)]. A Tabela 6 compara todos esses expoentes.

Devido aos erros associados aos ajustes de τ , α e a_{Fit} (5% cada), os valores da Tabela 6 podem ser considerados iguais. Os erros grandes ocorrem devido ao cortes s_c e T_c serem relativamente pequenos (já que s_c escala com L^D com $D = 1.0(1)$ na fase crítica). Assim, o ajuste da lei de potência não pode ser feito com uma boa precisão, pois a maioria dos dados está no corte.



Fonte: Bortolotto *et al.* [176].

Figura 38. Relação de escala tamanho-duração de Sethna para avalanches e diferentes E . Pontos são dados das simulações e linhas tracejadas são os ajustes $\langle s \rangle \sim T^a$ [Eq. (2.60)] que resulta em a_{Fit} (Tabela 6). A: $E = 1.1$ mV, apenas avalanches pequenas ocorrem; B: $E = 1.19$ mV é o ponto crítico e avalanches ocorrem em todas as escalas; C: $E = 1.88$ mV está na fase ativa fraca e apresenta um pequeno buraco entre avalanches muito grandes e as outras; D: $E = 13$ mV está na fase ativa forte e há um buraco grande entre avalanches muito grandes e as avalanches reminiscentes pequenas. Cada avalanche grande nos painéis C,D corresponde a uma realização da simulação.

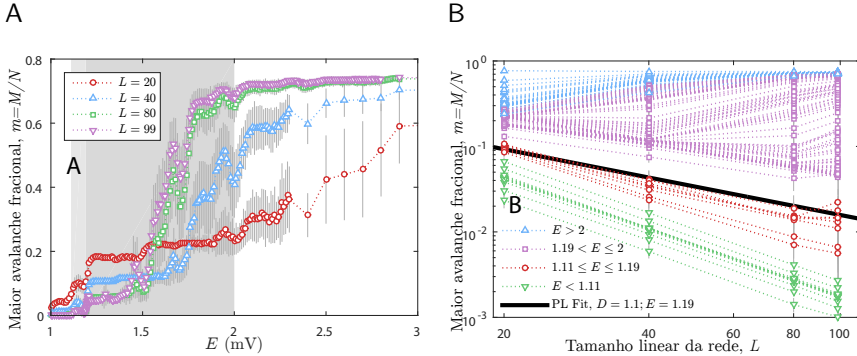
Tabela 6. Expoentes das distribuições de avalanches, τ e α . A coluna a_{Dist} é obtida usando-se a Eq. (2.60). Os valores de a_{Fit} foram obtidos ajustando os dados de simulação $\langle s \rangle \times T$ na Fig. 38. O erro percentual entre os dois valores para a é mostrado na última coluna. τ , α e a_{Fit} têm um erro associado de 5% cada.

| E (mV) | τ | α | a_{Dist} | a_{Fit} | Error (%) |
|-------------|--------|----------|------------|-----------|-----------|
| 1.10 | 1.788 | 1.602 | 1.309 | 1.426 | -8.17 |
| 1.19 | 1.596 | 1.390 | 1.531 | 1.470 | 4.19 |
| 1.88 | 1.737 | 1.491 | 1.500 | 1.434 | 4.58 |
| 13.0 | 1.520 | 1.350 | 1.483 | 1.688 | -12.1 |

Fonte: Bortolotto *et al.* [176].

A.4 MAIOR AVALANCHE

A maior avalanche (ou cluster) fracional, $m = M/N$, onde M é a maior avalanche (ou cluster) que ocorre na rede, é algumas vezes tomada como um parâmetro de ordem para estudar fases de Griffiths [58, 60, 61].



Fonte: Girardi-Schappo *et al.* [177]. Artigo submetido para publicação.

Figura 39. Maior avalanche fracional, $m(E; L) = M/N$. Painel A: m em função de E para vários L . Painel B: m FSS. Os círculos vermelhos correspondem a fase de Griffiths. O ajuste $m \sim L^{-D'}$ nos dá $D' = 1.0(1)$ dentro da região de Griffiths.

Na Fig. 39, nós apresentamos m como função de E para L crescente e, também, o FSS de m para vários E .

Dentro da região crítica, esperamos que $m \sim L^{-D'}$ pois m é um possível parâmetro de ordem associado ao expoente crítico D' . De fato, o ajuste dessa equação aos nosso dados dentro da fase de Griffiths ($1.11 \leq E \leq 1.19$ mV) dá $D' = 1.0(1)$. Podemos então calcular o *scaling* da maior avalanche, M , pois $m = M/N$ e $N = 4L^2$. Logo,

$$\begin{aligned} M &= m(4L^2) \\ \Rightarrow M &\sim L^{-D'} L^2, \end{aligned}$$

dá

$$M \sim L^{2-D'}. \quad (\text{A.4})$$

Como $D' = 1$, então $M \sim L^1$. A maior avalanche concorda com o corte das avalanches, s_c , ajustado através da Eq. (2.62), além de $M \sim L^D$ ser também esperado dentro de uma fase de Griffiths, onde D é o expoente da exponencial estendida para o tempo de autocorrelação [60], Eq. (2.49). A lei de escala da Eq. (A.4) é válida apenas no ponto crítico. Ambos os expoentes D e D' foram ajustados independentemente um do outro.

A.5 SUSCEPTIBILIDADE

No texto principal, utilizamos a susceptibilidade modificada, $\chi_\rho = N(\langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2) / \langle \rho \rangle$, para calcular o expoente γ/ν . Nesta seção, mos-

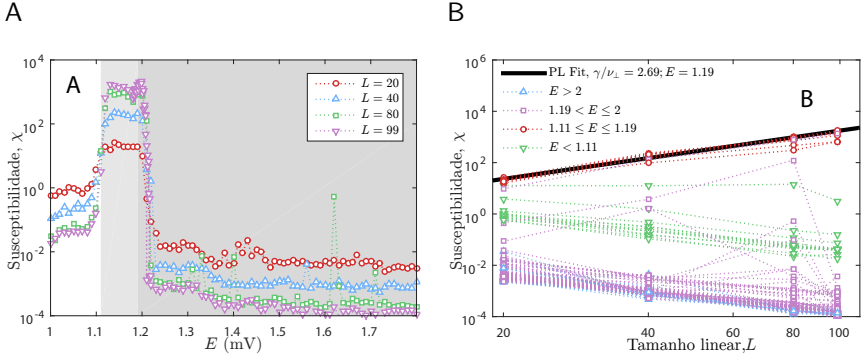


Figura 40. Susceptibilidade tradicional, Eq. (A.5). Painel A: χ em função de E para vários L . Painel B: χ FSS. Os círculos vermelhos correspondem a fase de Griffiths. O ajuste $\chi \sim L^{\gamma/\nu}$ nos dá $\gamma/\nu = 2.6(1)$ dentro da região de Griffiths, o que é esperado através do ajuste de γ'/ν .

tramos na Fig. 40 o gráfico da susceptibilidade tradicional associada ao parâmetro de ordem escolhido:

$$\chi = N \left(\langle \rho^2 \rangle - \langle \rho \rangle^2 \right). \quad (\text{A.5})$$

A susceptibilidade é esperada escalar com γ/ν e a Fig. 40 mostra o ajuste $\gamma/\nu = 2.6(1)$ dentro da região crítica, concordando com o valor calculado através do ajuste da susceptibilidade modificada, χ_ρ

A.6 ESTIMATIVA DE MAXIMUM LIKELIHOOD

Todas as leis de potência das distribuições de tamanhos de avalanches, $\mathcal{P}(s)$, tiveram seus expoentes α checados através do teste de Maximum Likelihood (também realizado por Germano S. Bortolotto, doutorando). Para levar em conta a saliência na distribuição para $E = 1.88$ mV e os cortes para esse e os outros valores de E , é preciso usar uma estimativa de Maximum Likelihood censurada (pois ela considera apenas os dados que seguem lei de potência para calcular o melhor α). A fórmula da estimativa é aplicável a leis de potência discretas, desenvolvida por

Langlois *et al.* [230]:

$$\hat{\alpha} = \underset{\alpha}{\operatorname{argmax}}[-n \ln \zeta(\alpha, s_{min}, s_{max}) + \mathcal{H}], \quad (\text{A.6})$$

$$\mathcal{H} = \sum_{i=1}^n \begin{cases} \ln \left(\sum_{k=s_{min}}^{s_L} k^{-\alpha} \right) & \text{for } s_i = s_L, \\ \ln \left(\sum_{k=s_R}^{s_{max}} k^{-\alpha} \right) & \text{for } s_i = s_R, \\ \ln (s_i^{-\alpha}) & \text{else} \end{cases} \quad (\text{A.7})$$

onde $\hat{\alpha}$ é o melhor valor para o expoente da lei de potência que melhor ajusta os dados, $1 \leq s_{min} \leq s \leq s_{max}$ e a função zeta de Hurwitz é definida por:

$$\zeta(\alpha, s_{min}, s_{max}) = \zeta(\alpha, s_{min}) - \zeta(\alpha, s_{max}), \quad (\text{A.8})$$

em que

$$\zeta(\alpha, s) = \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{(i+s)^{\alpha}}. \quad (\text{A.9})$$

Aplicamos este teste para as distribuições cumulativas $\mathcal{F}(s)$ para alguns valores de E e $L = 99$. Para $E = 1.10$ mV, $E = 1.19$ mV (ponto crítico) e $E = 13.0$ mV, obtivemos os valores $\hat{\alpha} = 1.46$, $\hat{\alpha} = 1.34$ e $\hat{\alpha} = 1.50$, respectivamente, para o melhor expoente. Para $E = 1.88$ mV, dividimos a distribuição em duas partes ao redor da saliência em avalanches de tamanho $s \approx N_c \approx 200$. Para a primeira parte ($s_{min} = 1$, $s_{max} = 190$) obtivemos o melhor expoente $\hat{\alpha}_1 = 1.69$, enquanto que para a segunda parte ($s_{min} = 600$, $s_{max} = 1500$), obtivemos $\hat{\alpha}_2 = 1.57$. Todos esses valores são muito próximos dos α obtidos ou por colapso (Fig. 37) ou por ajuste da Eq. (2.62) (Fig. 15).

**APÊNDICE B - Métodos para análise de sistemas dinâmicos
e KTz tanh**

B.1 PONTOS FIXOS E ESTABILIDADE

Um ponto fixo (FP) é o ponto que não muda com a iteração do mapa, tal que

$$\begin{aligned} [x(t+1), y(t+1), z(t+1)] &= [x(t), y(t), z(t)] \\ &= (x^*, y^*, z^*). \end{aligned}$$

Um FP pode também ser chamado de ciclo-1, pois a iteração do mapa se repete exatamente após um 1 ts. Um ciclo- Q ($Q > 1$) ou qualquer outro atrator caótico ou quase-periódico será simplesmente chamado de *ciclo limite* (LC) ou atrator oscilatório.

A máxima amplitude de um atrator LC dado pelo conjunto de pontos $\{x(t)\}$ resultantes da iteração do mapa é:

$$A = \left| \max_t \{x(t)\} - \min_t \{x(t)\} \right|. \quad (\text{B.1})$$

Nós usamos a aplicação direta da equação de recorrência do mapa para obter uma expressão polinomial para os FP em ambos os casos (I e II). A estabilidade dos FPs é calculada usando os autovalores da matriz Jacobiana do sistema.

B.2 INTERVALO ENTRE DISPAROS (ISI)

A distinção entre comportamentos oscilatórios pode ser feita através do intervalo entre disparos (ISI). A bifurcação do ISI é um método comum na literatura tanto *in vitro* quanto em simulações para caracterizar o processamento individual de informação (ver, por exemplo, as Refs. [231–235]). Definimos o ISI, medido em ts, como o intervalo de tempo entre dois disparos consecutivos na série $\{x(t)\}$. Para o KTz (logístico e tanh), um disparo ocorre no instante $t_{sp}^{(j)}$ se $x(t_{sp}^{(j)}+1)x(t_{sp}^{(j)}) < 0$, com $x(t_{sp}^{(j)}+1) < x(t_{sp}^{(j)})$, tal que $ISI_j = t_{sp}^{(j+1)} - t_{sp}^{(j)}$. Os vários ISI_j estão distribuídos de acordo com $\mathcal{P}(ISI)$ cuja média é $\langle ISI \rangle$. Exemplos dessas distribuições para comportamentos oscilatórios típicos estão na Fig. 41. Também plotamos ISI_j versus T e x_R como diagrama de bifurcação na Subseção 4.1.1.

Definimos um limiar $ISI_{th} = 20$ ts para poder separar comportamentos oscilatórios ao traçar os diagramas de fase: disparos rápidos têm um único $ISI_j = \langle ISI \rangle < ISI_{th}$; disparos cardíacos têm um $ISI_j = \langle ISI \rangle > ISI_{th}$ característico; e *bursting* tem tanto $ISI_j < ISI_{th}$

quanto $ISI_j > ISI_{th}$. Obviamente, FP não tem ISI já que o potencial da membrana não tem oscilação. Uma região de disparos cardíacos aperiódicos foi identificada. Ela é caracterizada por ter muitos ISI_j diferentes, todos distribuídos em volta de uma média bem definida ($\langle ISI \rangle > ISI_{th}$) de acordo com, aparentemente, uma lognormal (ver Fig. 21C detalhe).

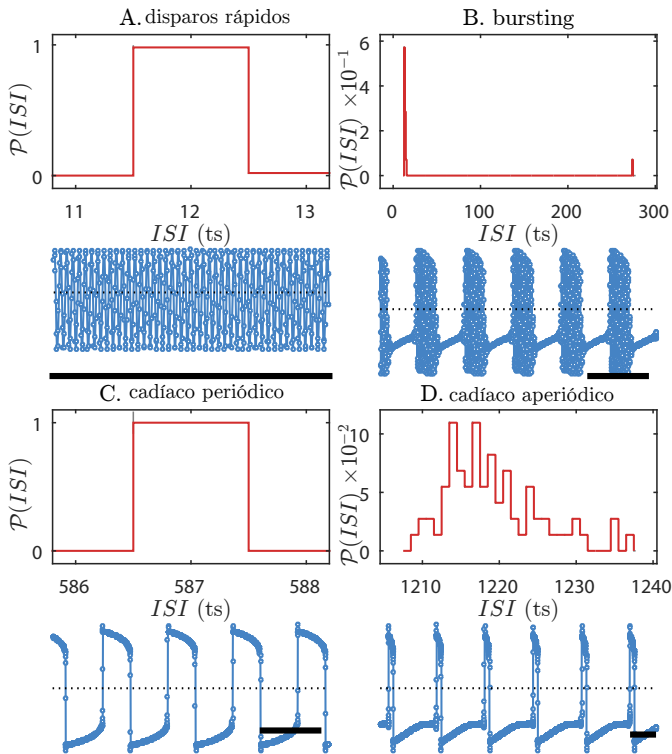


Figura 41. Distribuições típicas do intervalo entre disparos. Quatro tipos diferentes de distribuições $\mathcal{P}(ISI)$ são mostrados nos painéis A a D (topo) com suas respectivas iterações do mapa (baixo). Linhas sólidas e tracejadas são apenas guias. Painel A: disparo rápido (FS) – um único e bem definido pico em $\mathcal{P}(ISI)$ tal que $\langle ISI \rangle < ISI_{th}$. Painel B: *bursting* (BS) – dois picos estão geralmente presentes em $\mathcal{P}(ISI)$; se for *burst* caótico, ambos os picos ficarão alargados; *bursts* lentos têm o maior ISI maior que um limiar definido arbitrariamente. Painel C: disparos cardíacos periódicos (CS) – um único pico em $\mathcal{P}(ISI)$ com $\langle ISI \rangle > ISI_{th}$. Painel D: disparos cardíacos aperiódicos (ACS) – uma distribuição larga com um único pico $\mathcal{P}(ISI)$, $\langle ISI \rangle > ISI_{th}$ e parecida com uma lognormal. FP não tem ISI .

B.3 LIMITES DE ESTABILIDADE

Os diagramas de fase são tipicamente dados pelos limites de estabilidade dos FP para ambos os casos (I e II). Cada limite de estabilidade é uma curva no espaço de parâmetros do modelo. Para um dado FP (x^*, y^*, z^*) , o limite de estabilidade é obtido pela condição:

$$\max_i \{|\Lambda_i|\} = 1, \quad (\text{B.2})$$

onde i percorre todos os autovalores Λ_i do FP.

Para distinguir entre diferentes LC, usamos a distribuição $\mathcal{P}(ISI)$, conforme descrito na seção anterior. As fases de oscilação sublimiars são identificadas através da amplitude das oscilações, A , dada na Eq. (B.1).

B.4 PARÂMETROS DOS COMPORTAMENTOS

Os parâmetros para cada painel das Figs. 25 e 26 estão dados na Tabela 7. Os comportamentos excitáveis são obtidos através de um dos seguintes procedimentos de estímulo:

- pulsos de corrente $I(t) = I_0 \delta_{t,t_0}$;
- degraus de corrente $I(t) = I_0 [\Theta(t - t_0) - \Theta(t - t_1)]$;
- rampas de corrente $I(t) = a(t - t_0)$;

onde a e I_0 são parâmetros que definem a amplitude da corrente, t_0 é o instante inicial do estímulo, t_1 é o instante final do estímulo, δ_{t,t_0} é o delta de Kronecker e $\Theta(t - t_0)$ é a função degrau de Heaviside.

B.5 APROXIMANDO A TANGENTE HIPERBÓLICA

A função logística pode ser vista como uma expansão de Taylor em primeira ordem do denominador e do numerador da tanh simultane-

Tabela 7. Parâmetros para reproduzir todos os comportamentos do KTrz logístico nas Figs. 25 e 26. A corrente externa está na Tabela 8.

| Comportamento | Fig. | K | T | δ | λ | xR | H | $\vec{r}(0)$ |
|-------------------|------|-----|------|----------|-----------|-------|--------|----------------------------|
| fixed point | 25A | 0.6 | 0.35 | 0 | 0 | 0 | -0.06 | (-0.375, -0.375, 0) |
| transient osc. | 25B | 0.6 | 0.35 | 0 | 0 | 0 | -0.06 | (-0.375, -0.375, 0) |
| tonic spiking | 25C | 0.6 | 0.35 | 0 | 0 | 0 | -0.06 | (-0.375, -0.375, 0) |
| nerve blocking | 25D | 0.6 | 0.35 | 0 | 0 | 0 | -0.06 | (-0.375, -0.375, 0) |
| distability | 25E | 0.6 | 0.35 | 0 | 0 | 0 | -0.014 | (-0.237, -0.237, 0) |
| excitability | 25F | 0.6 | 0.3 | 0 | 0 | 0 | -0.05 | (-0.422, -0.422, 0) |
| fast spiking | 25G | 0.6 | 0.3 | 0.001 | 0.001 | -0.05 | 0 | (0, 0, 0) |
| slow spiking | 25H | 0.6 | 0.21 | 0.01 | 0.01 | -0.37 | 0 | (0, 0, 0) |
| cardiac spiking | 25I | 0.6 | 0.2 | 0.001 | 0.001 | -0.2 | 0 | (0, 0, 0) |
| fast bursting | 25J | 0.6 | 0.27 | 0.001 | 0.001 | -0.2 | 0 | (0, 0, 0) |
| slow bursting | 25K | 0.6 | 0.27 | 0.001 | 0.001 | -0.3 | 0 | (0, 0, 0) |
| chaotic bursting | 25L | 0.6 | 0.25 | 0.001 | 0.001 | -0.15 | 0 | (0, 0, 0) |
| subthreshold osc. | 25M | 0.6 | 0.23 | 0.001 | 0.008 | -0.38 | 0 | (-0.39, -0.39, 0.00891) |
| tonic spiking | 26A | 0.6 | 0.19 | 0.051 | 0.015 | -0.59 | 0 | (-0.549, -0.549, -0.0119) |
| phasic spiking | 26B | 0.6 | 0.15 | 0.05 | 0.03 | -0.7 | 0 | (-0.658, -0.658, -0.0253) |
| tonic bursting | 26C | 0.6 | 0.3 | 0.001 | 0.003 | -0.3 | 0 | (-0.297, -0.297, -0.00801) |
| phasic bursting | 26D | 0.6 | 0.3 | 0.001 | 0.001 | -0.35 | 0 | (-0.333, -0.333, -0.0167) |
| mixed mode | 26E | 0.6 | 0.3 | 0.04 | 0.01 | -0.59 | 0 | (-0.411, -0.411, -0.0448) |
| class 1 exc. | 26F | 0.6 | 0.23 | 0.001 | 0.008 | -0.38 | 0 | (-0.39, -0.39, 0.00891) |
| class 2 exc. | 26G | 0.6 | 0.23 | 0 | 0.008 | -0.38 | 0 | (-0.39, -0.39, 0.00891) |
| subthreshold osc. | 26H | 0.6 | 0.25 | 0.1 | 0.0058 | -0.52 | 0 | (-0.401, -0.401, -0.00691) |
| resonator | 26I | 0.6 | 0.25 | 0.04 | 0.01 | -0.4 | 0 | (-0.387, -0.387, -0.00314) |
| integrator | 26J | 0.6 | 0.2 | 0.04 | 0.05 | -0.5 | 0 | (-0.5, -0.5, 0) |
| rebound spike | 26K | 0.6 | 0.3 | 0.001 | 0.008 | -0.35 | 0 | (-0.347, -0.347, -0.0207) |
| rebound burst | 26L | 0.6 | 0.3 | 0.004 | 0.001 | -0.35 | 0 | (-0.308, -0.308, -0.0104) |
| threshold var. | 26M | 0.6 | 0.15 | 0.06 | 0.01 | -0.5 | 0 | (-0.598, -0.598, 0.0163) |
| distability | 26N | 0.6 | 0.23 | 0 | 0 | -0.1 | 0 | (-0.425, -0.425, 0) |
| accommodation | 26O | 0.6 | 0.3 | 0.001 | 0.008 | -0.35 | 0 | (-0.347, -0.347, -0.0207) |

Tabela 8. Corrente externa aplicada aos neurónios KTz, complementando a Tabela 7.

| Comportamento | Fig. | Corrente de entrada | Parâmetros |
|-------------------|------|---------------------|--|
| fixed point | 25A | Degrau | $I_0 = 0.04; t_0 = 150 \text{ ts}; t_1 = 350 \text{ ts}$ |
| transient osc. | 25B | Degrau | $I_0 = 0.04185; t_0 = 150 \text{ ts}; t_1 = 350 \text{ ts}$ |
| tonic spiking | 25C | Degrau | $I_0 = 0.05; t_0 = 150 \text{ ts}; t_1 = 350 \text{ ts}$ |
| nerve blocking | 25D | Rampa | $a = 0.0005 \text{ ts}^{-1}; t_0 = 100 \text{ ts}$ |
| bistability | 25E | Dois pulsos | $I_0 = 0.1, t_0 = 150 \text{ ts}; I_1 = -0.09, t_1 = 312 \text{ ts}$ |
| excitability | 25F | Vários pulsos | $I_0 \leq 0.13; t_0 = 10 \text{ ts}$ |
| fast spiking | 25G | - | - |
| slow spiking | 25H | - | - |
| cardiac spiking | 25I | - | - |
| fast bursting | 25J | - | - |
| slow bursting | 25K | - | - |
| chaotic bursting | 25L | - | - |
| subthreshold osc. | 25M | - | - |
| tonic spiking | 26A | Degrau | $I_0 = 0.069; t_0 = 200 \text{ ts}; t_1 = 700 \text{ ts}$ |
| phasic spiking | 26B | Degrau | $I_0 = 0.1; t_0 = 100 \text{ ts}; t_1 = 400 \text{ ts}$ |
| tonic bursting | 26C | Degrau | $I_0 = 0.3; t_0 = 200 \text{ ts}; t_1 = 700 \text{ ts}$ |
| phasic bursting | 26D | Degrau | $I_0 = 0.04; t_0 = 100 \text{ ts}; t_1 = 900 \text{ ts}$ |
| mixed mode | 26E | Degrau | $I_0 = 0.07; t_0 = 100 \text{ ts}; t_1 = 400 \text{ ts}$ |
| class 1 exc. | 26F | Rampa | $a = 0.0001 \text{ ts}^{-1}; t_0 = 100 \text{ ts}$ |
| class 2 exc. | 26G | Rampa | $a = 0.0001 \text{ ts}^{-1}; t_0 = 100 \text{ ts}$ |
| subthreshold osc. | 26H | Pulso | $I_0 = 0.1; t_0 = 20 \text{ ts}$ |
| resonator | 26I | Quatro pulsos | $I_0 = 0.05; \Delta t_1 = 8 \text{ ts}; \Delta t_2 = 51 \text{ ts}$ |
| integrator | 26J | Quatro pulsos | $I_0 = 0.07; \Delta t_1 = 9 \text{ ts}; \Delta t_2 = 17 \text{ ts}$ |
| rebound spike | 26K | Pulso | $I_0 = -0.2; t_0 = 20 \text{ ts}$ |
| rebound burst | 26L | Pulso | $I_0 = -0.09; t_0 = 20 \text{ ts}$ |
| threshold var. | 26M | Três pulsos | $I_0 = I_2 = 0.1; I_1 = -0.1; t_0 = 50 \text{ ts}; t_0 = 400 \text{ ts}; t_0 = 420 \text{ ts}$ |
| bistability | 26N | Dois pulsos | $I_0 = 0.2; t_0 = 200 \text{ ts}; t_0 = 605 \text{ ts}$ |
| accommodation | 26O | Dois rampas | $a_0 = 0.0002 \text{ ts}^{-1}; t_0 = 0 \text{ ts}; e a_1 = 0.005 \text{ ts}^{-1}, t_1 = 2500$ |

amente, mas válida para todo o intervalo real de x :

$$\begin{aligned}\tanh(x) &\equiv \frac{1 - e^{-2x}}{1 + e^{-2x}} \\ \tanh(x) &= \frac{2x - 2x^2 + \frac{4x^3}{3} - \frac{2x^4}{3} + \dots}{2 - 2x + 2x^2 - \frac{4x^3}{3} + \frac{2x^4}{3} - \dots} \\ \tanh(x) &= \frac{x - \mathcal{O}(2)}{1 - x + \mathcal{O}(2)}.\end{aligned}$$

Ignorando os termos de $\mathcal{O}(2)$, podemos definir a função $f_-(x) \equiv x/(1-x)$ e dizer que $\tanh(x) \approx f_-(x)$ para $|x| \ll 1$. Mas a função que queremos deve aproximar a \tanh não só para $x \approx 0$, mas também nos limites $x \rightarrow \pm\infty$. $f_-(x) < 0$ para x negativo e tem limite $f_-(x \rightarrow -\infty) \rightarrow -1$ assintótico. Porém, além de divergir em $x = 1$, o limite para x positivo é também -1 . Como estamos interessados exatamente no ramo para x negativo de $f_-(x)$, podemos rotacionar esse ramo por π radianos em torno do ponto $x = 0$ [raiz de $f_-(x)$] para obter um ramo positivo simétrico com limite 1. A função rotacionada é $f_+(x) = x/(1+x)$. Agora, $f_-(x)$ aproxima $\tanh(x)$ para x negativo e $f_+(x)$ aproxima $\tanh(x)$ para x positivo, tendo ambos os limites $x \rightarrow \pm\infty$ e raiz $f_-(x = 0) = f_+(x = 0) = 0$ coincidindo. Portanto, a função contínua dada pelas partes $f_-(x)$ e $f_+(x)$ é justamente a função logística:

$$f(x) = \begin{cases} f_-(x), & \text{se } x < 0 \\ f_+(x), & \text{se } x \geq 0 \end{cases} \equiv \frac{x}{1 + |x|}, \quad (\text{B.3})$$

que constitui uma certa *linearização* da tangente hiperbólica em torno da origem. A inversa de $f(x)$ é simplesmente

$$f(x) = \frac{x}{1 - |x|}. \quad (\text{B.4})$$

B.6 OS MODELOS KT E KTz HIPERBÓLICOS

B.6.1 Modelo KT tanh

Originalmente derivado a partir de um problema de Mecânica Estatística [211, 236], o mapa que chamamos de modelo KT tem a

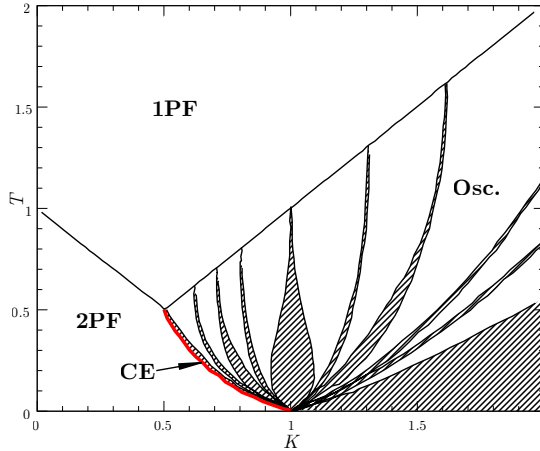


Figura 42. Diagrama de fases do modelo KT com $H = I(t) = 0$. Estão destacadas as regiões com um ponto fixo (1FP), com coexistência de dois pontos fixos (2FP), coexistência entre FP e oscilações (CE) e uma região onde há oscilações periódicas e quase-periódicas (Osc. – toda a região das línguas de Arnold). A região em branco entre as línguas é cheia de outras línguas extremamente finas.

forma [138]:

$$\begin{aligned} x(t+1) &= \tanh\left(\frac{x(t) - Ky(t) + H + I(t)}{T}\right), \\ y(t+1) &= x(t), \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

onde $x(t)$ é o potencial da membrana do neurônio no tempo t , $y(t)$ é uma variável auxiliar, K , T e H são os parâmetros que determinam a dinâmica do neurônio e $I(t)$ é a soma das correntes externas sobre o neurônio (caso haja alguma). Dentro da Neurociência computacional, este mapa segue a linha dos modelos que evoluíram a partir do modelo de McCulloch e Pitts [136]. Para uma breve contextualização o leitor é remetido ao nosso trabalho [129].

Este modelo apresenta dois comportamentos básicos: ponto fixo (FP) e oscilações (Osc.). As oscilações podem ser periódicas, quase-periódicas ou caóticas [129, 138, 211, 236]. O diagrama de fases do modelo para $H = 0$ está na Fig. 42.

Há quatro regiões distintas nesse gráfico: uma região com apenas um FP estável (1FP), outra com dois FP estáveis (2FP), uma linha de coexistência entre dois FP e oscilações (CE) e a região onde há fases oscilatórias (Osc. – toda a região com as línguas de Arnold, inclusive o espaço em branco entre as línguas). As curvas do limite de estabilidade do ponto fixo da região 1FP, $T_s(K)$, são analiticamente determinadas

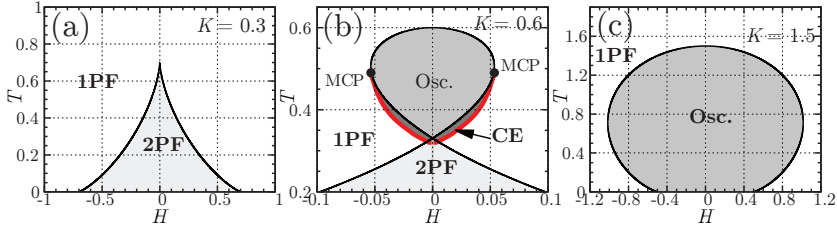


Figura 43. Diagramas de fases do modelo KT com $H \neq 0$ ($I(t) = 0$) para diferentes K . (a) $K = 0.3 \rightarrow$ duas fases, uma com apenas um FP estável e outra com dois FP estáveis; (b) $K = 0.6 \rightarrow$ fases com um FP, com dois FP e com oscilações (Osc.); há uma região de coexistência (CE) entre FP e oscilações; MCP é um ponto multicrítico; (c) $K = 1.5 \rightarrow$ fases com um FP e com oscilações (Osc.). As bolhas em (b) e (c) são preenchidas com as diversas línguas de Arnold da Fig. 42.

por uma análise de estabilidade linear [138, 211, 236]:

$$T_s(K) = \begin{cases} 1 - K & , \text{ se } 0 < K < 0.5 , \\ K & , \text{ se } K > 0.5 . \end{cases} \quad (\text{B.6})$$

O efeito de ajustar o parâmetro $H \neq 0$ é expandir as regiões da Fig. 42 com um eixo H . A Fig. 43 mostra os três regimes possíveis: (a) $K < 0.5 \rightarrow$ a fase 2FP abre na forma de um pico, cuja ponta é a reta decrescente que separa essa da fase 1FP do diagrama na Fig. 42; (b) $0.5 < K < 1 \rightarrow$ a fase 2FP continua aberta da mesma maneira, mas seu pico é, agora, na região de coexistência (CE) entre FP e oscilações; as línguas que formam a região de oscilações se expandem formando uma bolha cujo topo está sobre a reta crescente no diagrama da Fig. 42; (c) $K > 1 \rightarrow$ a região 2FP deixa de existir; existem somente as línguas de Arnold, dobrando-se umas sobre as outras, formando a bolha de comportamento oscilatório; o topo dessa bolha é, também, sobre a reta crescente no diagrama da Fig. 42.

Os únicos FP analíticos, $(x(t+1), y(t+1)) = (x(t), y(t)) \equiv (x^*, y^*)$, do modelo se encontram sobre as curvas do limite de estabilidade dos FP (curvas sólidas e pretas da Fig. 43). Para calculá-los, escrevemos a matriz Jacobiana aplicada no FP [236]:

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \frac{1}{T} \operatorname{sech}^2 \left(\frac{x - Ky + H}{T} \right) & -\frac{K}{T} \operatorname{sech}^2 \left(\frac{x - Ky + H}{T} \right) \\ 1 & 0 \end{bmatrix} ,$$

$$\Rightarrow \mathbf{J}|_{(x^*, y^*)} = \begin{bmatrix} \frac{1}{T} \operatorname{sech}^2 \left(\frac{(1-K)x^* + H}{T} \right) & -\frac{K}{T} \operatorname{sech}^2 \left(\frac{(1-K)x^* + H}{T} \right) \\ 1 & 0 \end{bmatrix}, \quad (\text{B.7})$$

cujos autovalores, Λ_{\pm} , são [236]:

$$\Lambda_{\pm} = \frac{1 - (x^*)^2}{2T} \left(1 \pm \sqrt{1 - \frac{4KT}{1 - (x^*)^2}} \right), \text{ com } T > 0. \quad (\text{B.8})$$

A mesma expressão pode ser obtida para $T < 0$, porém com o sinal trocado.

O limite de estabilidade do FP é calculado através da Eq. (B.2), de onde obtemos os FP para $\Lambda_{\pm} \in \mathbb{R}$ e para $\Lambda_{\pm} \in \mathbb{C}$ sobre a curva do limite de estabilidade [236]:

$$x_{\pm}^*(K, T) = \begin{cases} \pm \sqrt{1 - \frac{T}{1-K}} & \text{para } 0 < K < 0.5 \ (\Lambda_{\pm} \in \mathbb{R}), \\ \pm \sqrt{1 - \frac{T}{K}} & \text{para } K > 0.5 \ (\Lambda_{\pm} \in \mathbb{C}). \end{cases} \quad (\text{B.9})$$

Expressões similares podem ser encontradas para $K < 0$ [138].

A curva do limite de estabilidade no plano $T \times H$, $H_s(K, T)$, pode ser obtida diretamente da equação do mapa para $(x(t+1), y(t+1)) = (x(t), y(t)) = (x^*, y^*)$. Ela é dada pela Eq. (B.9):

$$H_s^{\pm}(K, T) = (K - 1) x_{\pm}^*(K, T) + T \operatorname{atanh}(x_{\pm}^*(K, T)), \quad (\text{B.10})$$

onde $\operatorname{atanh}(x)$ é a inversa da função $\operatorname{tanh}(x)$. As curvas $H_s(K, T)$, dadas na Eq. (B.10) com K fixo e especificado nas figuras, são as curvas sólidas pretas plotadas nas Figs. 43(a), (b) e (c).

B.6.2 Modelo KTz

O modelo KTz é uma extensão do modelo KT que exhibe *bursts*. Foi sugerido por Kinouchi e Tragtenberg [138], mas só foi estudado por Kuva *et al.* [28] e por Copelli *et al.* [212]. O modelo KT é modificado de modo que $H \equiv z(t)$ tenha uma dinâmica lenta, fazendo com que o regime sob o qual o neurônio está sujeito mude com o tempo, passando por sobre os limites de estabilidade do FP, i.e. para dentro e para fora

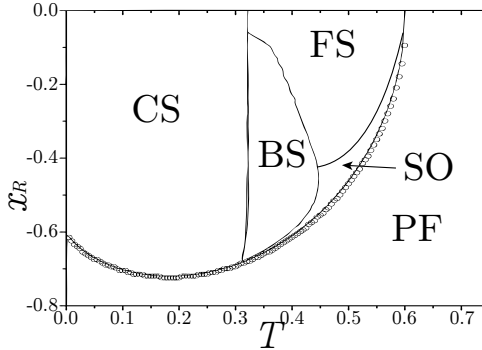


Figura 44. Diagrama de fases do modelo KTz onde aparecem os comportamentos oscilatórios detalhados. CS → região com disparos cardíacos; BS → região com *bursting*; FS → região com disparos rápidos; SO → região de oscilações sublimiares; FP → região de ponto fixo. O lado com $x_R > 0$ tem $x^* > 0$ estável e, portanto, os comportamentos (*bursting*, disparos rápidos, etc) ocorrem com $x(t)$ invertido.

das regiões Osc. e 2FP da Fig. 43.

As equações do KTz são:

$$\begin{aligned} x(t+1) &= \tanh\left(\frac{x(t) - Ky(t) + z(t) + I(t)}{T}\right), \\ y(t+1) &= x(t), \\ z(t+1) &= (1 - \delta)z(t) - \lambda(x(t) - x_R), \end{aligned} \quad (\text{B.11})$$

onde $x(t)$ é o potencial de membrana no tempo t (em *time steps*), $y(t)$ é uma variável auxiliar, $z(t)$ é a variável lenta (responsável por *bursts*), K e T são parâmetros responsáveis pela dinâmica de disparos rápidos, pelo limiar de excitabilidade e pelos disparos cardíacos, δ é o inverso do tempo de recuperação da variável $z(t)$ e controla o período refratário, λ define o regime de oscilações lentas e *bursting* e controla a atenuação das oscilações de $x(t)$ e x_R é o potencial de inversão da variável $z(t)$, controlando também as oscilações lentas e os *bursts* [28, 129, 212]. $I(t)$ é o termo com todas as correntes externas, caso existam.

A Fig. 44 mostra o limite de estabilidade do FP para $\delta = \lambda = 0.001$ e $K = 0.6$ (a bolha que envolve todas as regiões). Estão apontadas nesse diagrama as regiões onde ocorrem *bursts* de atividade (BS), disparos rápidos (FS), oscilações sublimiares (SO), disparos cardíacos (CS) e quiescência (FP) [28].

Para $\lambda \ll 1$ ou $\delta \ll 1$, a variável $z(t)$ varia muito lentamente em relação a $x(t)$ e, portanto, o valor estacionário de $z \equiv z^*$ pode ser escrito como $z^* = (\lambda/\delta)(x_R - x^*)$ [212]. Nesse regime, toda a análise de FP feita na seção anterior para o modelo KT vale também para o KTz,

inclusive os limites de estabilidade e, portanto, o limiar de excitação do neurônio [212]. O limite de estabilidade do FP, nesta aproximação, é dado pela Eq. (B.10) substituindo $H_s^\pm(K, T)$ por z_* . Isolando x_R , a curva resultante no plano $x_R \times T$ é mostrada na Fig. 44 [212] (a bolha que envolve as outras regiões).

O caso $\delta = 0$ é um caso particular em que o FP pode ser determinado analiticamente:

$$\begin{aligned} x^* &= x_R, \\ y^* &= x_R, \\ z^* &= (K - 1)x_R + T \operatorname{atanh}(x_R). \end{aligned} \quad (\text{B.12})$$

Esse regime representa um comportamento completamente adaptativo: uma corrente externa, $I(t)$, causará oscilações transientes até que a corrente $z(t)$ atinja seu valor estacionário (comportamento de disparos fáscicos).

Os três autovalores da matriz Jacobiana desse sistema, $\Lambda_{1,2,3}$, resultam da seguinte equação [212]:

$$\begin{aligned} -\Lambda^3 + \left[\frac{1 - (x^*)^2}{T} + 1 - \delta \right] \Lambda^2 - \frac{1 - (x^*)^2}{T} (\lambda + K + 1 - \delta) \Lambda + \\ + \frac{K(1 - \delta) [1 - (x^*)^2]}{T} = 0. \end{aligned} \quad (\text{B.13})$$

Os limites de estabilidade deste modelo podem ser calculados usando também a fórmula de Cardano-Tartaglia. Porém, como os FP em geral não são analíticos, é preciso resolvê-la computacionalmente através da iteração do mapa.

APÊNDICE C – Resultados de todos os casos da rede de neurônios KTz logístico

C.1 FILTRO PASSA-BAIXA

A maneira mais simples de realizar um *filtro passa-baixa* em um sinal é fazer a convolução discreta desse sinal com uma função constante. Como J varia em intervalos de comprimento ΔJ , podemos considerar que ρ é uma função discreta de argumento $n = J/\Delta J$. Seja o sinal $\rho(n)$ e a função constante $g(n) = 1$, a convolução discreta de ambas as funções é:

$$\rho * g(n) = \sum_{m=-M}^M \rho(n-m)g(m), \quad (\text{C.1})$$

onde a função $g(n)$ está definida apenas no intervalo $[-M; M]$. A convolução $\rho * g(n)$ é posteriormente normalizada para que seu máximo coincida com o máximo da função filtrada. Na prática, o processo consiste em tomar a média dos $2M$ pontos $\rho(n-m)$ da vizinhança do ponto n e substituir $\rho(n)$ por essa média. A Fig. 45 mostra esse algoritmo aplicado aos dados do caso $\tau_{f,g} = 10$ com ruído proporcional em rede quadrada.

A quantidade de pontos em $g(n)$ deve ser ajustada com cuidado: uma quantidade muito grande de pontos faz com que a susceptibilidade fique mais larga e achatada do que os dados crus. Uma quantidade muito pequena, por outro lado, faz com que os dados continuem apresentando flutuações de alta frequência arbitrárias. Essas flutuações são o que prejudica a obtenção de uma lei de FSS para ρ , já que é muito difícil determinar o melhor valor de ρ para cada $\langle J \rangle$. A convolução dá apenas uma estimativa que não leva em conta nem os erros intrínsecos da medida das 200 observações de ρ .

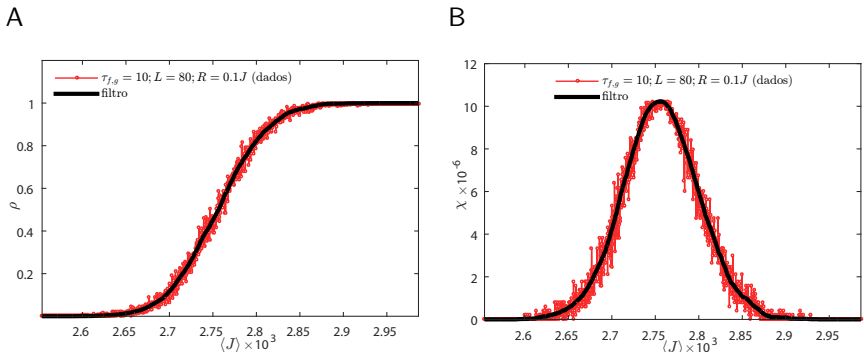


Figura 45. Dados crus e filtrados do parâmetro de ordem e da susceptibilidade da rede de KTz logístico.

C.2 RESULTADOS PARA TODOS OS CASOS CONSIDERADOS

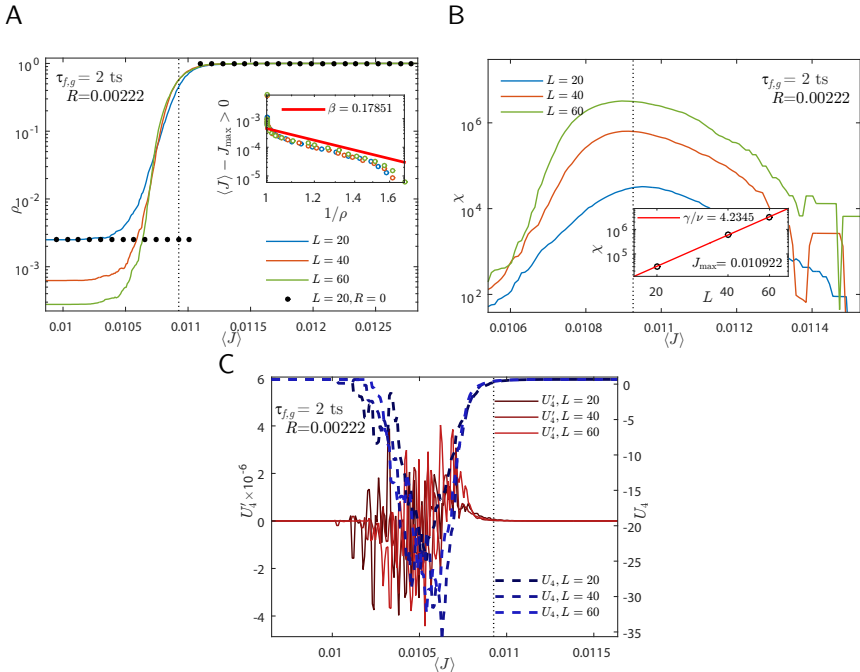


Figura 46. Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede quadrada com sinapses rápidas e ruído livre. Os valores obtidos para os expoentes β e γ/ν são mostrados em cada painel. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

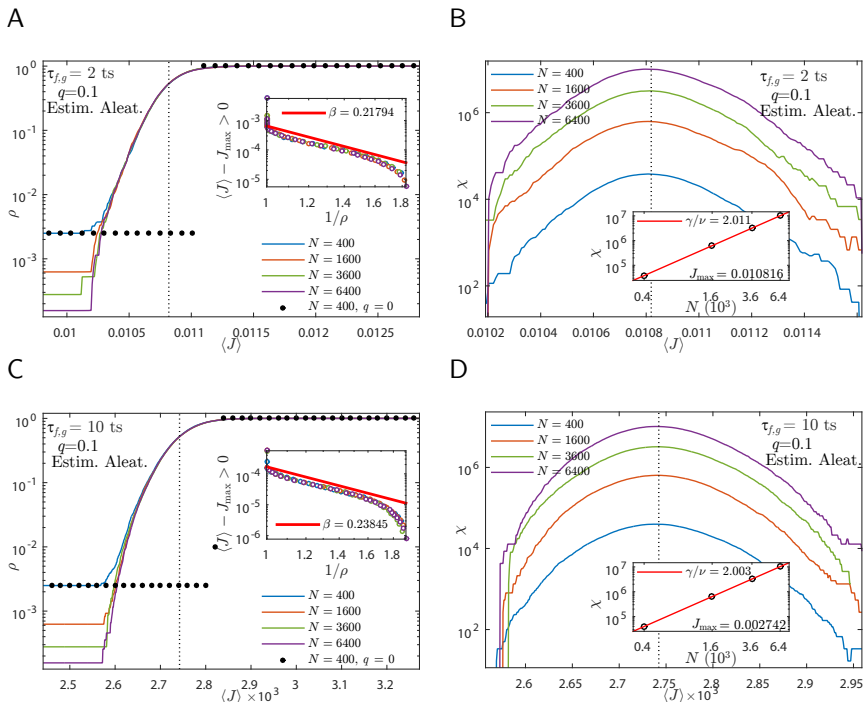


Figura 47. Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído proporcional e estímulo aleatório. Painéis A e B: sinapses rápidas; Painéis C e D: sinapses lentas. Os valores obtidos para os expoentes β e γ/ν são mostrados em cada painel. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

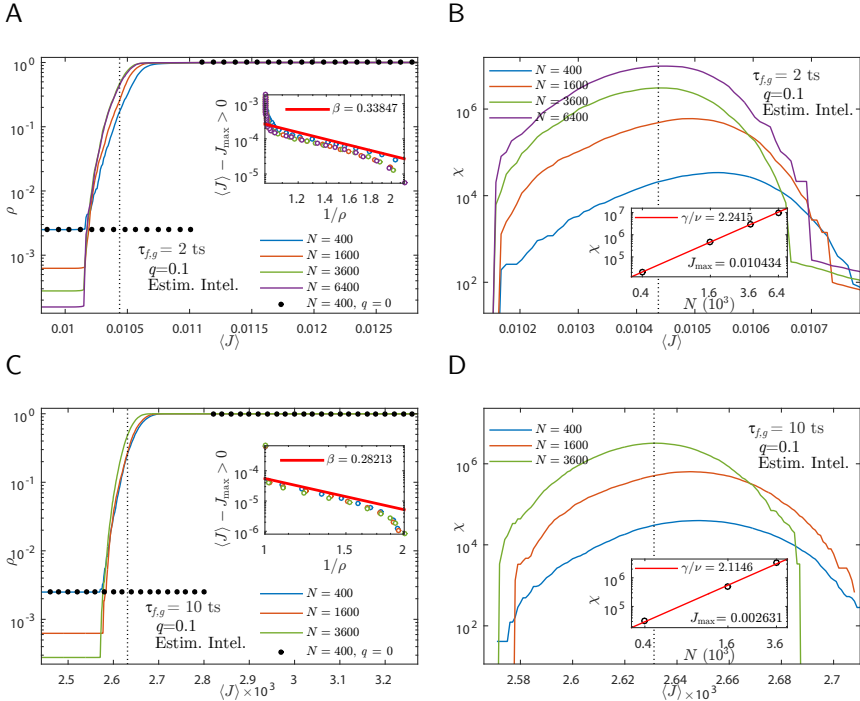


Figura 48. Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído proporcional e estímulo inteligente. Painéis A e B: sinapses rápidas; Painéis C e D: sinapses lentas. Os valores obtidos para os expoentes β e γ/ν são mostrados em cada painel. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

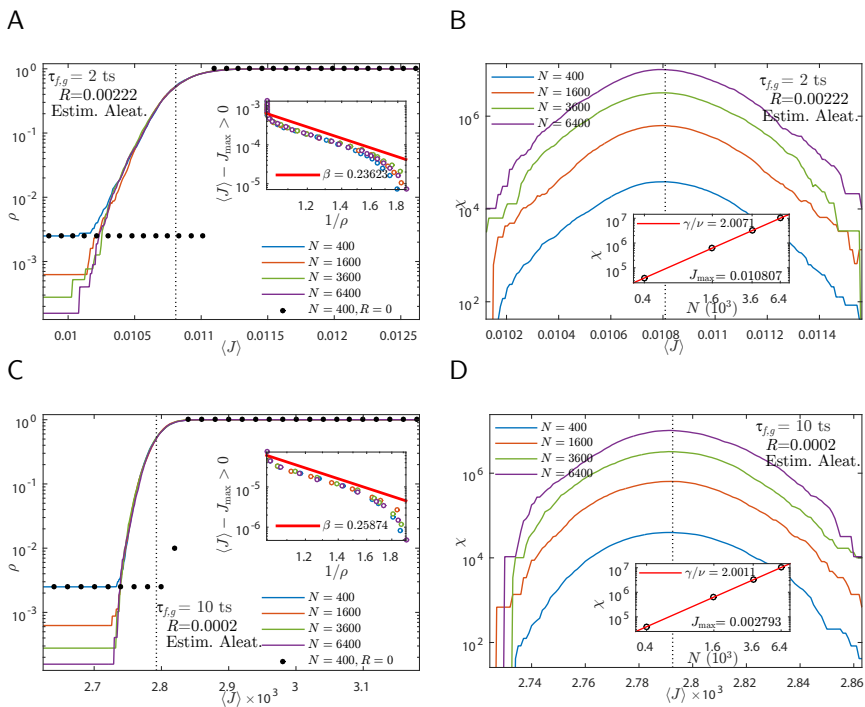


Figura 49. Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído livre e estímulo aleatório. Painéis A e B: sinapses rápidas; Painéis C e D: sinapses lentas. Os valores obtidos para os expoentes β e γ/ν são mostrados em cada painel. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

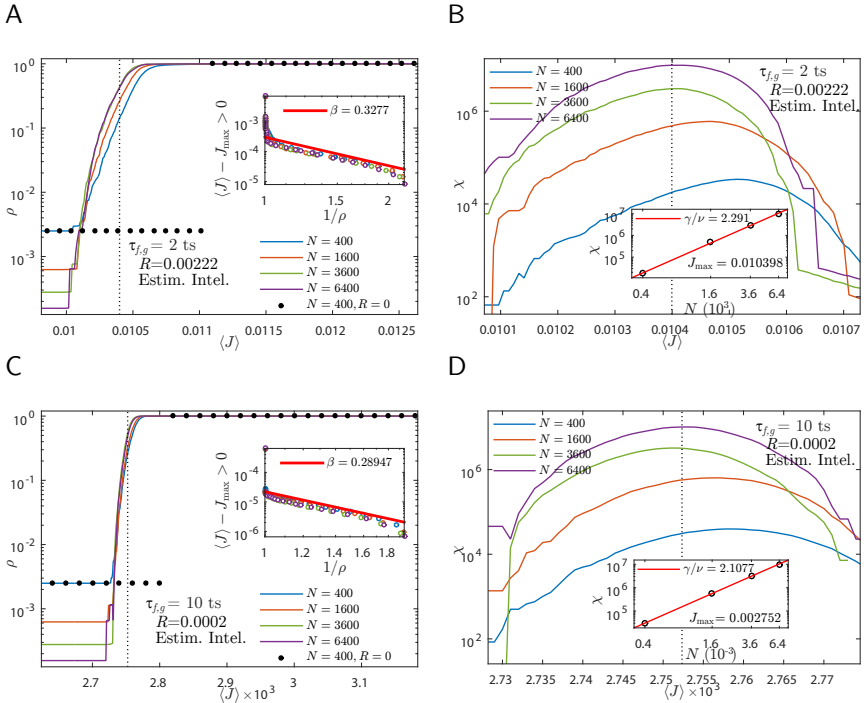


Figura 50. Parâmetro de ordem e susceptibilidade do modelo KTz logístico em rede BA com ruído livre e estímulo inteligente. Painéis A e B: sinapses rápidas; Painéis C e D: sinapses lentas. Os valores obtidos para os expoentes β e γ/ν são mostrados em cada painel. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

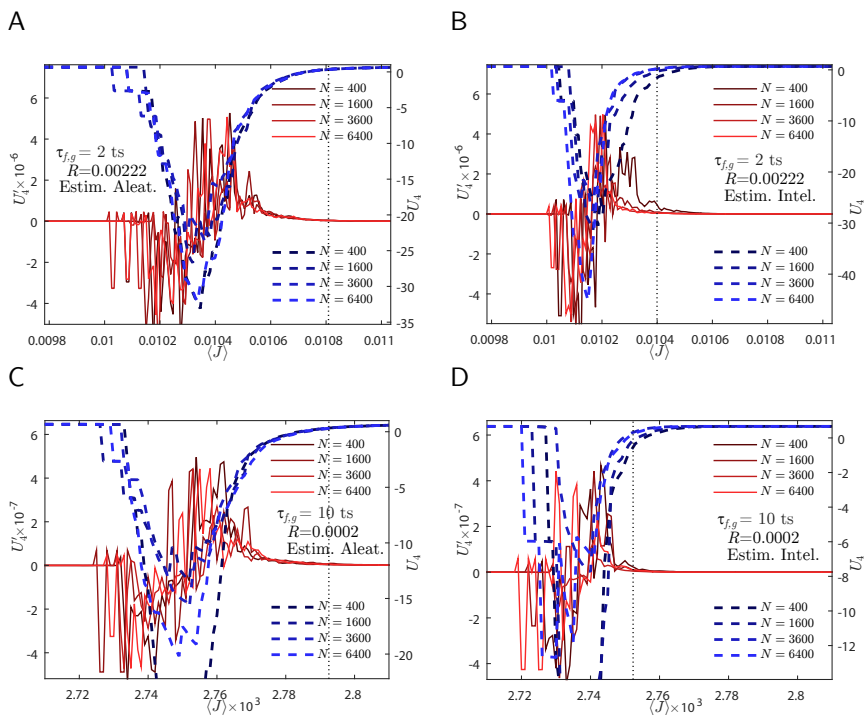


Figura 51. Cumulante de Binder e sua derivada para rede BA com ruído livre. Painéis A e B: sinapses rápidas; Painéis C e D: sinapses lentas. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

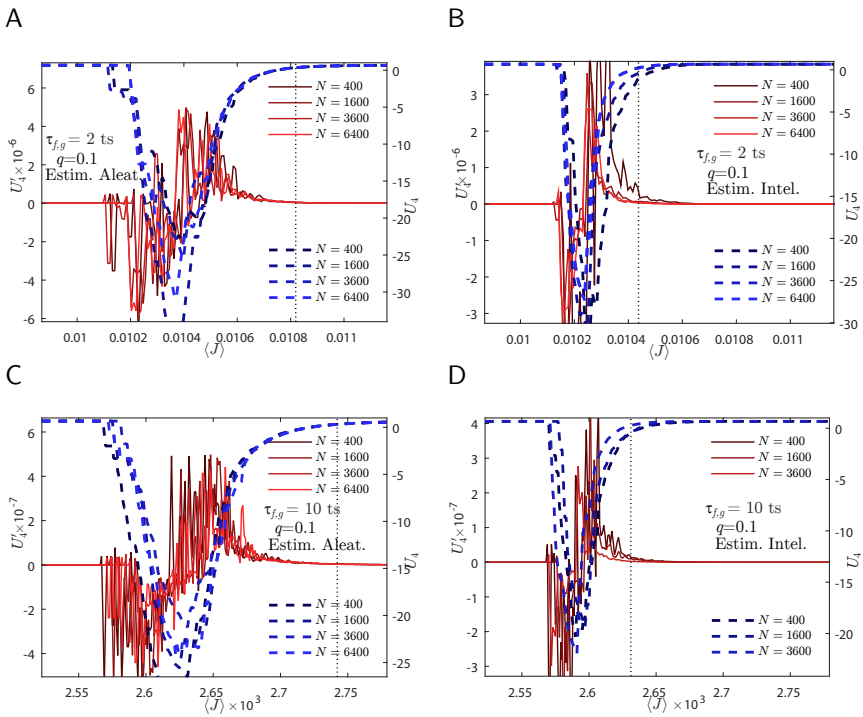


Figura 52. Cumulante de Binder e sua derivada para rede BA com ruído livre. Painéis A e B: sinapses rápidas; Painéis C e D: sinapses lentas. As linhas pontilhadas verticais destacam o ponto do máximo da susceptibilidade para a maior rede considerada.

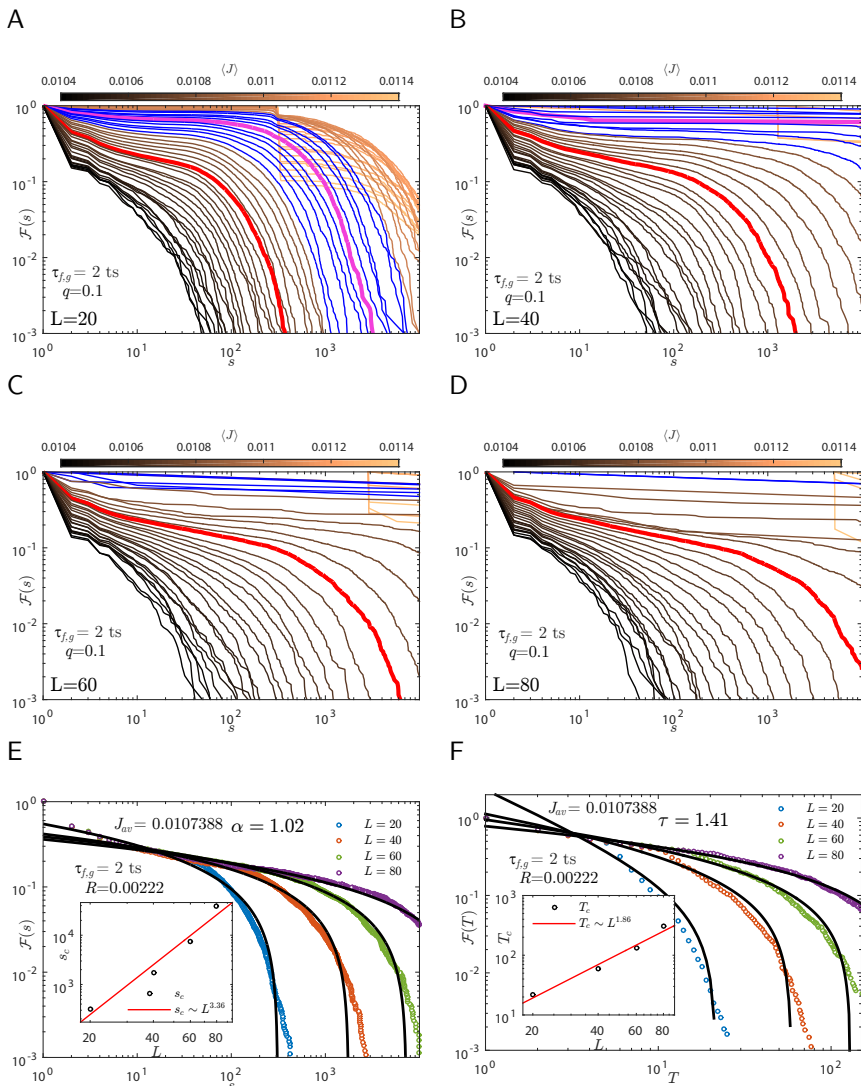


Figura 53. Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches, $\mathcal{F}(s)$, do modelo KTz logístico em rede quadrada para sinapses rápidas $\tau_{f,g} = 2$. Painéis A–D: ruído proporcional; cada curva corresponde às avalanches para um $\langle J \rangle$ diferente, enquanto que cada painel corresponde a um tamanho de rede. A curva rosa corresponde ao J_{max} e as curvas azuis são $\langle J \rangle$ na vizinhança de J_{max} . As avalanches apresentam *scaling* crítico apenas para o $J = J_{av}$ (curva vermelha). Painéis E,F: ruído livre; ajuste de leis de potência às distribuições de tamanho e duração de avalanches (expoentes nos painéis).

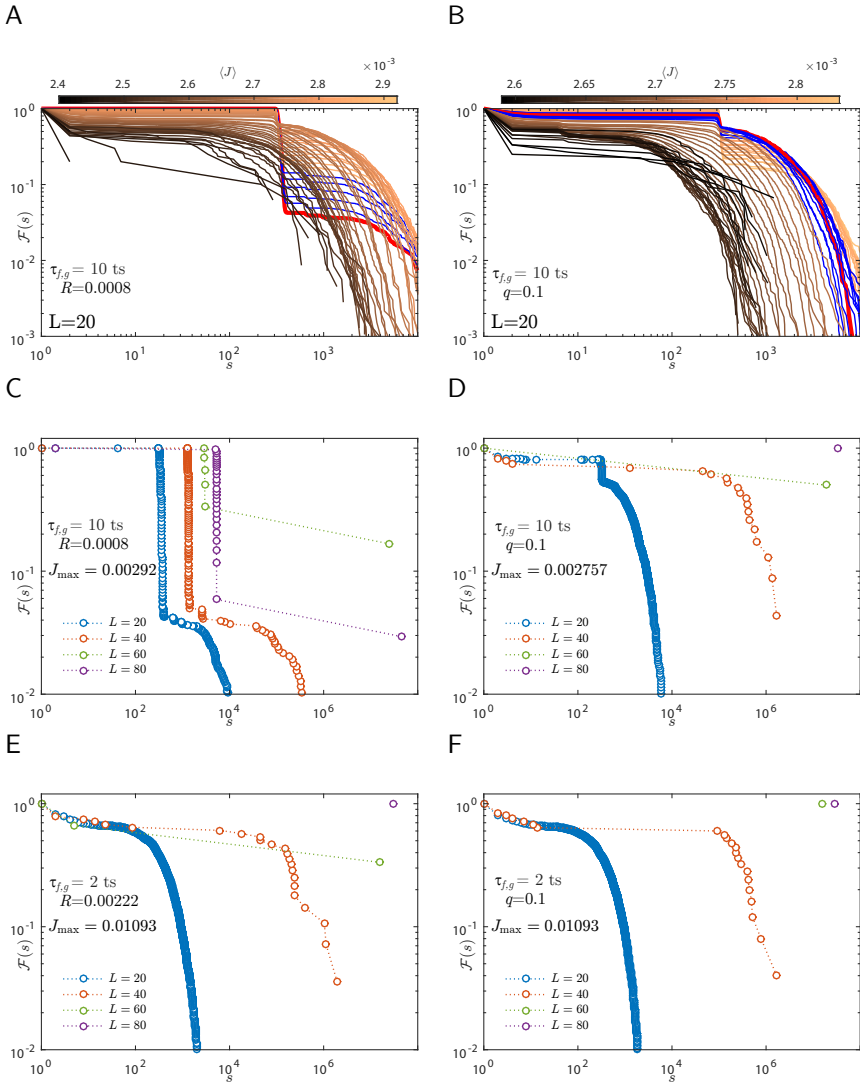


Figura 54. Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches, $\mathcal{F}(s)$, do modelo KTz logístico em rede quadrada. Painéis A–B: sinapses lentas e redes com $L = 20$; cada curva corresponde às avalanches para um $\langle J \rangle$ diferente, enquanto que cada painel corresponde a um tamanho de rede. A curva vermelha corresponde ao J_{\max} e as curvas azuis são $\langle J \rangle$ na vizinhança de J_{\max} . Painéis C–D: *scaling* das avalanches para sinapses lentas no ponto $J = J_{\max}$; Painéis E–F: *scaling* das avalanches para sinapses lentas no ponto $J = J_{\max}$.

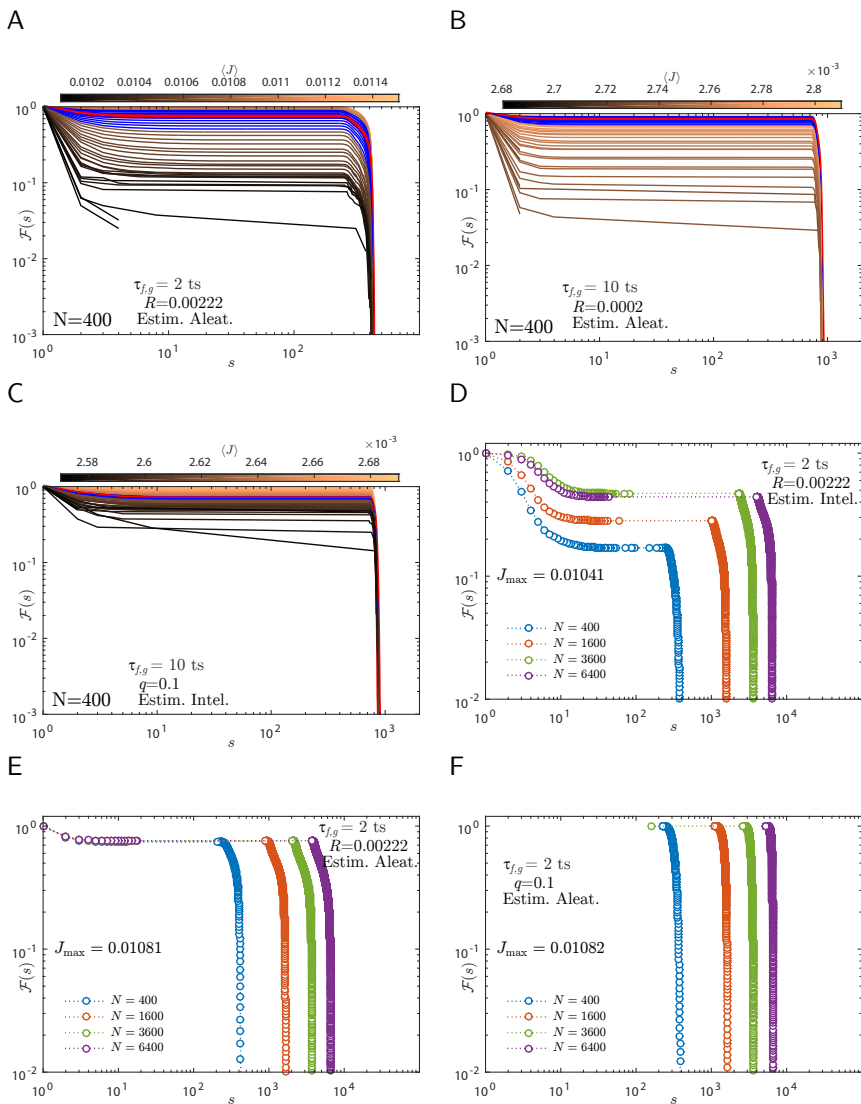


Figura 55. Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches, $\mathcal{F}(s)$, do modelo KTz logístico em rede de Barabási-Albert. Painéis A-C: avalanches para redes de tamanho $N = 400$ com sinapses lentas e rápidas; Painéis D-F: *scaling* das avalanches para sinapses rápidas no ponto $J = J_{\max}$.

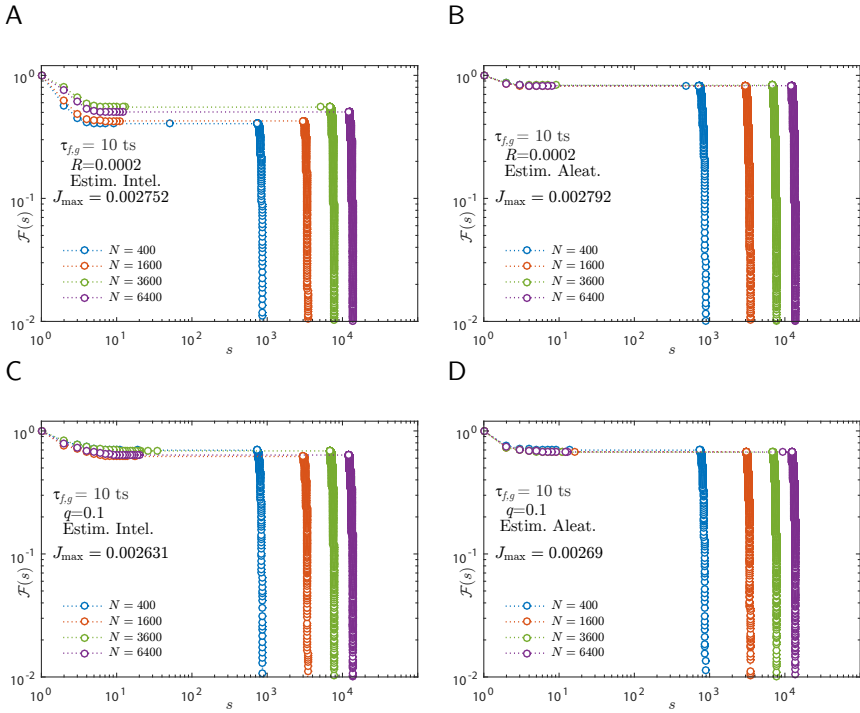


Figura 56. Distribuição cumulativa dos tamanhos de avalanches, $\mathcal{F}(s)$, do modelo KTz logístico em rede de Barabási-Albert com sinapses lentas. Painéis A–B: ruído livre; painéis D–F: ruído proporcional. Todos os painéis: *scaling* das avalanches para sinapses lentas no ponto $J = J_{\max}$.