UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE FÍSICA DE SÃO CARLOS

CAMILO AKIMUSHKIN VALENCIA

Avalanches e redes complexas
no modelo Kinouchi-Copelli

São Carlos

2012

CAMILO AKIMUSHKIN VALENCIA

Avalanches e redes complexas no modelo Kinouchi-Copelli

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Instituto de Física de São Carlos da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Ciências.

Área de concentração: Física Básica
Orientador: Prof. Dr. Leonardo Paulo Maia

Versão corrigida
(Versão original disponível na Universidade que aloja o programa)

São Carlos
2012

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Ficha catalográfica elaborada pelo Serviço de Biblioteca e Informação do IFSC,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Akimushkin Valencia, Camilo

Avalanches e redes complexas no modelo Kinouchi-Copelli / Camilo Akimushkin Valencia; orientador Leonardo Paulo Maia - versão corrigida -- São Carlos, 2012.
131 p.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Física Básica) -- Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, 2012.

1. Modelo de Kinouchi-Copelli. 2. Psicofísica. 3. Fenômenos críticos. 4. Redes Complexas. 5. Avalanches. I. Maia, Leonardo Paulo, orient. II. Título.

À MINHA AVÓ,

CLELIA CÉSPEDES ACERO

AGRADECIMENTOS

Antes que nada quero homenagear a minha singular família, sem duvida, por causa da qual sou igualmente singular, primeiro que tudo os meus pais. Minha mãe Clara Patricia Valencia quem me fez a pessoa que eu sou, e o meu pai, Vladimir Akimushkin quem criou o meu gosto pela boa musica. À minha avó, Clelia Cespedes, por estar adiantada a sua época, e quem é sub-valorada como todos os bons artistas e à minha irma, Lucia por manter-se na procura da felicidade.

Neste meu mestrado, eu tive a grande fortuna de pertencer à melhor turma dos últimos anos da USP São Carlos, ela esta composta por gente sem par como são a Cora Castelo Branco, o Rodrigo Soares Veiga, o Tiago Barbin Batalhão, o Felipe Campos Penha, o Anderson de Oliveira, o Emerson Cristiano Barbano, o Luis Gonçalves, o Renato Martins e o Caio Wetterich, acompanhados de gente igualmente maravilhosa como são a Ana Leopoldina Leminski, o Luciano Falqueto, o Itauã Bergoc e o Leandro Zago, os quais me acolheram fraternalmente fazendo da minha estancia em Brasil uma experiencia única e pelos quais sinto grande afeto.

Mencionar a representação estrangeira em São Carlos seria uma tarefa interminável à qual não vou me someter, no entanto não posso esquecer da gente com a qual comparti moradia, o pessoal de Agrev-al e Julian e Adriana.

Aos meus amigos da Colômbia que ainda não se esqueceram de mim e que, mesmo na distância, conseguiram me ajudar nas horas criticas, em particular o Daniel Sarmiento, o Ramon Ariza e o Juan Pablo Argüello. Às pessoas que conheci na minha breve estancia em Paraguai. Ao Amadeu e à sua maravilhosa família.

Por último quero agradecer muito especialmente ao meu orientador, Dr. Leonardo Paulo Maia, quem teve a suficiente paciência e flexibilidade para se acomodar ao meu pouco ortodoxo estilo de trabalho. Igualmente agradeço a enorme ajuda brindada por meu companheiro

de grupo, Thiago Schiavo Mosqueiro, um dos melhores pesquisadores que eu já tive a fortuna de conhecer.

*Este trabalho foi financiado pela
CAPES*

Мы своё призвание не забудем -
Смех и радость мы приносим людям
Нам дворцов заманчивые своды
Не заменят никогда свободы

Бременские музыканты - Ничего на свете лучше нету, 1969

RESUMO

AKIMUSHKIN, C. *Avalanches e redes complexas no modelo Kinouchi-Copelli*. 2012. 109 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2012.

A capacidade de um sistema sensorial detectar estímulos eficientemente é tradicionalmente dimensionada pela faixa dinâmica, que é simplesmente uma medida da extensão do intervalo de intensidades de estímulo para as quais a rede é suficientemente sensível. Muitas vezes, sistemas biológicos exibem largas faixas dinâmicas, que abrangem diversas ordens de magnitude. A compreensão desse fenômeno não é trivial, haja vista que todos os neurônios apresentam janelas de sensibilidade muito estreitas. Tentativas de explicação baseadas em argumentos de recrutamento sequencial dos neurônios sensoriais, com efeitos essencialmente aditivos, simplesmente não são realísticas, haja vista que seria preciso que os limiares de ativação das unidades também apresentassem um escalonamento por várias ordens de magnitude, para cobrir a faixa dinâmica empiricamente observada em nível macroscópico.

Notavelmente, o modelo Kinouchi-Copelli (KC), que carrega o nome de seus idealizadores, mostrou que aquele comportamento pode ser um efeito coletivo (não aditivo) do conjunto de neurônios sensoriais. O modelo KC é uma rede de unidades excitáveis com dinâmicas estocásticas e acoplados segundo uma topologia de grafo aleatório. Kinouchi e Copelli mostraram que a taxa espontânea de disparo dos neurônios (ou atividade média) sinaliza uma transição de fase fora do equilíbrio do tipo ordem-desordem, e que exatamente no ponto crítico desta transição (em termos de um parâmetro ligado às características estruturais da rede) a sensibilidade a estímulos externos é máxima, ou seja, a faixa dinâmica exibe uma *otimização crítica*.

Neste trabalho, investigamos como o ponto crítico depende da topologia, utilizando os modelos mais comuns das chamadas redes complexas. Além disso, estudamos computacionalmente os padrões de atividade (avalanches neuronais) exibidos pelo modelo, com especial atenção às mudanças qualitativas de comportamento devido às mudanças de topologia. Comentaremos também a relação desses resultados com experimentos recentes de monitoramento de dinâmicas neurais.

Palavras-chave: Modelo de Kinouchi-Copelli. Psicofísica. Fenômenos críticos. Redes Complexas. Avalanches.

ABSTRACT

AKIMUSHKIN, C. *Avalanches and complex networks in Kinouchi-Copelli model*. 2012. 109 p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2012.

The capacity of a sensory system in efficiently detecting stimuli is usually given by the dynamic range, a simple measure of the range of stimulus intensity over which the network is sensible enough. Many times biological systems exhibit large dynamic ranges, covering many orders of magnitude. There is no easy explanation for that, since individual neurons present very short dynamic ranges isolatedly. Arguments based on sequential recruitment are doomed to failure since the corresponding arrangement of the limiar thresholds of the units over many orders of magnitude is unrealistic.

Notably the so-called Kinouchi-Copelli (KC) model strongly suggested that large dynamic range should be a collective effect of the sensory neurons. The KC model is a network of stochastic excitable elements coupled as a random graph. KC showed the spontaneous activity of the network signals an order-disorder nonequilibrium phase transition and that the dynamic range exhibits an optimum precisely at the critical point (in terms of a control parameter related to structural properties of the network).

In this work, we investigate how the critical point depends on the topology, considering the alternatives among the standard complex networks. We also study the burts of activity (neuronal avalanches) exhibited by the model, focusing on the qualitative changes due to alternative topologies. Finally we comment on possible connections among our results and recent observations of neural dynamics.

Keywords: Kinouchi-Copelli model. Psychophysics. Critical Phenomena. Complex Networks. Avalanches.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1 - Glomérulos identificados no bulbo olfatório.	27
Figura 1.2 - Faixa dinâmica no bulbo olfatório.	28
Figura 1.3 - Curva estímulo-resposta de rato selvagem contra rato geneticamente modificado.	30
Figura 2.1 - Padrão de atividade autônoma no ACGH.	38
Figura 2.2 - Dinâmica de um neurônio no KC2006.	39
Figura 2.3 - Atividade instantânea na rede aleatória.	46
Figura 2.4 - Atividade média como parâmetro de ordem na rede aleatória.	47
Figura 2.5 - Padrão de atividade numa rede triangular.	51
Figura 2.6 - Faixa dinâmica da rede aleatória.	54
Figura 2.7 - Comportamento lineal por efeito do tamanho finito.	55
Figura 2.8 - Curvas estímulo-resposta da rede aleatória.	57
Figura 3.1 - Deslocamento do ponto crítico na rede WS devido à conectividade.	61
Figura 3.2 - Deslocamento do ponto crítico na rede WS devido ao número de estados.	62
Figura 3.3 - Diagrama de fase das redes WS.	63
Figura 3.4 - Curvas críticas nas redes WS.	65
Figura 3.5 - Faixa dinâmica nas redes WS.	66
Figura 3.6 - Atividade na rede BA.	67
Figura 3.7 - Atividade na rede BA com o número de estados.	68
Figura 3.8 - Faixa dinâmica da rede BA.	69
Figura 4.1 - Tamanho das avalanches na rede aleatória.	74

Figura 4.2 - Tempo das avalanches na rede aleatória.	75
Figura 4.3 - Médias das avalanches na rede aleatória.	76
Figura 4.4 - Avalanches nas redes WS.	78
Figura 4.5 - Avalanches na rede WS com $\beta = 0$	79
Figura 4.6 - Avalanches na rede WS com $\beta = 1$	81
Figura 4.7 - Avalanches na rede BA.	82
Figura A.1 - Curvas estímulo-resposta na escala lineal no campo médio.	105
Figura A.2 - Curvas estímulo-resposta na escala logarítmica no campo médio.	106
Figura A.3 - Atividade média espontânea no campo médio.	106
Figura B.1 - Rede aleatória.	108
Figura B.2 - Rede de mundo pequeno.	110
Figura B.3 - Histogramas de conectividade da rede de mundo pequeno.	111
Figura B.4 - Rede livre de escala.	115
Figura B.5 - Histogramas de conectividade da rede livre de escala.	116
Figura C.1 - Curvas estímulo-resposta das redes WS aleatórias.	119
Figura C.2 - Curvas estímulo-resposta das redes WS regulares.	120
Figura C.3 - Curvas estímulo-resposta da rede BA.	121
Figura C.4 - Segundos momentos das avalanches na rede WS com $\beta = 0$	122
Figura C.5 - Segundos momentos das avalanches na rede WS com $\beta = 1$	122
Figura C.6 - Segundos momentos das avalanches na rede BA.	122

SUMÁRIO

1	Introdução	23
1.1	Complexidade e criticalidade	24
1.2	Alguns conceitos de neurociência	25
1.3	O problema da faixa dinâmica	27
1.3.1	As leis psicofísicas	31
2	Modelo de Kinouchi-Copelli	35
2.1	Dinâmica do modelo	37
2.1.1	Autômato de Greenberg-Hastings	37
2.1.2	Autômato de Kinouchi-Copelli	39
2.1.3	Propriedades estatísticas	43
2.1.3.1	O parâmetro de controle	44
2.1.3.2	O parâmetro de ordem	45
2.2	Influência da rede no modelo	48
2.2.1	Neurônios desacoplados	48
2.2.2	Rede unidimensional determinística	49

2.2.3	Rede bidimensional determinística	51
2.2.4	Rede aleatória probabilista	53
2.2.4.1	Campo médio	55
3	Novas redes	59
3.1	Rede de mundo pequeno	60
3.2	Rede livre de escala	67
4	Avalanches	71
4.1	Rede aleatória	74
4.2	Rede de mundo pequeno	78
4.2.1	Limite das redes WS regulares	79
4.2.2	Limite das redes WS aleatórias	80
4.3	Rede livre de escala	82
5	Conclusões	85
5.1	Rede aleatória	86
5.2	Rede de mundo pequeno	87
5.3	Rede livre de escala	90
5.4	Posfácio	91
	REFERÊNCIAS	93
	APÊNDICES	101
A	Atividade no campo médio da rede aleatória	103
B	Redes complexas	107
B.1	Rede aleatória	108

B.2	Rede de mundo pequeno	110
B.3	Rede livre de escala	112
C	Figuras miscelâneas	117
C.1	Curvas estímulo-resposta	117
C.2	Segundo momento das avalanches	118
ANEXOS		118
D - Publicação DINCON		125

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO

*The facts all contribute only to setting the problem,
not on its solution*

Tomato, Underworld - Everything everything, 2000

A história da ciência tem mostrado que, na hora de enfrentar um problema em uma determinada área do conhecimento, muitas vezes é possível utilizar os métodos e resultados de outras áreas que inicialmente não têm relação aparente, mas posteriormente resultam estar profundamente ligadas. Nos últimos anos, o estudo das redes neurais biológicas tomou um grande impulso após abordagens de complexidade estatística sugerirem que tais redes podem apresentar as características de um sistema crítico. Esta descoberta abriu a perspectiva de que diversos fenômenos interessantes que ocorrem em um ponto crítico poderiam estar relacionados ao funcionamento do sistema nervoso.

No presente trabalho, estudamos a dinâmica de redes neurais sensoriais na criticalidade com base no modelo Kinouchi-Copelli, que consegue explicar a ampla faixa de sensibilidade observada nos sistemas sensoriais biológicos. Neste modelo, há um parâmetro de controle que pode ser “sintonizado” em um ponto crítico. Em particular, estamos interessados em dois aspectos. Primeiro, na influência da *topologia* de redes complexas, especialmente no contexto em que avanços técnicos têm possibilitado a inferência da verdadeira estrutura do sistema nervoso, o que certamente leva a efeitos bem diferentes daqueles exibidos pelas re-

des tradicionalmente estudadas. Em segundo lugar, estudamos a aparição de *avalanches*, que são padrões de atividade neural cuja duração e número de neurônios envolvidos são distribuídos segundo leis de potência, as quais são tipicamente encontradas na criticalidade da física estatística de equilíbrio. Notavelmente, observamos que as avalanches na topologia original (grafos aleatórios) apresentam os expoentes críticos observados experimentalmente em amostras *in vitro* de tecido cortical.

O trabalho está organizado da seguinte forma: no resto deste primeiro capítulo, introduzimos a terminologia e apresentamos o problema da faixa dinâmica que motivou a criação do modelo Kinouchi-Copelli. No capítulo 2, descrevemos em detalhe o modelo original, em que os neurônios acoplam-se como os nós de um grafo aleatório. No capítulo 3, estudamos as características do modelo em duas novas topologias: a rede de mundo pequeno e a rede livre de escala. Finalmente, no capítulo 4, descrevemos as avalanches. As conclusões gerais do trabalho serão discutidas no capítulo 5.

1.1 Complexidade e criticalidade

O estudo dos sistemas complexos, isto é, sistemas com propriedades emergentes que resultam de acoplamentos não lineares entre diversos graus de liberdade, adquiriu muita importância na física nas últimas décadas. Problemas científicos monumentais como a formação de estruturas macroscópicas a partir de interações entre partículas elementares e o surgimento da vida a partir da matéria inorgânica devem continuar inacessíveis por muito tempo, mas, formalmente, enquadram-se no paradigma da complexidade. Por outro lado, estruturas biológicas como folhas e esponjas de mar, e, no corpo humano, o sistema circulatório e o sistema nervoso, puderam ser compreendidas como sistemas complexos. Estudos detalhados revelaram que estas estruturas são efetivamente auto-similares e exibem dimensões fractais (1). Acredita-se que essa complexidade estrutural deva estar relacionada a uma complexidade *funcional*, isto é, haveria uma maior diversidade de processos dinâmicos imersos em tais estru-

turas em comparação com formas de organização mais “simples”. Em particular, o modelo de que se ocupa esta dissertação apresenta uma dinâmica mais complexa, propícia a uma maior eficiência no processamento de informação em sistemas sensoriais, em algum sentido, quando é implementado nas chamadas redes complexas.

Nas transições de fase contínuas da mecânica estatística do equilíbrio, o comprimento de correlação diverge quando um sistema encontra-se no estado crítico, o que corresponde a uma perda de escala espacial característica, que se manifesta como a auto-similaridade descrita acima. Essa fenomenologia também é observada em sistemas fora do equilíbrio. Contudo, as diversas leis de escala observadas na natureza não podem ser diretamente vistas como exemplos dos fenômenos críticos de equilíbrio, já que em geral não conhecemos o mecanismo de ajuste na condição crítica. Dessa forma, é importante destacar que os fenômenos de avalanche quase sempre são associados à teoria da *criticalidade auto-organizada* (*self-organized criticality - SOC*), (2–4), proposta como uma explicação para a invariância de escala na natureza. Por outro lado, este trabalho é uma exceção. O modelo de Kinouchi-Copelli descreve uma transição de fase fora do equilíbrio com um parâmetro de controle ajustável a um valor crítico.

1.2 Alguns conceitos de neurociência

A maioria dos organismos multicelulares apresenta um sistema nervoso, que tradicionalmente é dividido em um Sistema Nervoso Periférico (SNP), constituído pelos órgãos sensoriais e nervos espalhadas pelo corpo do animal, e um Sistema Nervoso Central (SNC), constituído pelo cérebro e a medula espinhal. As células que compõem o sistema nervoso podem ser classificadas em dois tipos: os **neurônios**, que são capazes de gerar e reagir a estímulos na forma de potenciais elétricos (da ordem de alguns mV), e as células de suporte chamadas **neurógli**a, ou simplesmente glia, que não processam sinais elétricos, mas estão encarregadas de funções de apoio metabólico e estrutural aos neurônios (5, 6).

O cérebro é o órgão com a maior variedade de tipos de células em um corpo humano,

contendo uma enorme quantidade (da ordem de 80 bilhões) de neurônios. Apesar dos neurônios apresentarem-se em formas altamente especializadas, cada um deles apresenta três estruturas básicas, os dendritos, o corpo (ou soma) e o axônio. Os **dendritos** estão encarregadas de receber a maioria dos estímulos incidentes. Os estímulos provenientes dos dendritos são integrados e enviados para outras células através do **axônio**. As conexões que permitem a transmissão de sinais entre dois neurônios são conhecidas como **sinapses**. Existem duas classes principais de sinapses, as elétricas e as químicas. As **sinapses elétricas** são minoritárias, mas estão presentes na maior parte do sistema nervoso. Elas são gigantescos canais iônicos que ligam diretamente os corpos de dois neurônios, permitindo a troca de muitas substâncias além dos íons. Estas conexões são bidirecionais e extremamente rápidas em comparação com as **sinapses químicas**, que, ativadas pela entrada de Ca^{2+} por canais dependentes de voltagem na parte pré-sináptica, liberam vesículas com *neurotransmissores* (há mais de 100 conhecidos) que, quando dispersos no espaço intracelular, aderir-se-ão a certos receptores pós-sinápticos específicos, que por sua vez regulam o funcionamento de canais iônicos pós-sinápticos.

É possível entender o funcionamento interno de neurônios individuais como um *sistema dinâmico*, embora nessa dissertação o enfoque resida em efeitos coletivos e as unidades dinâmicas sejam descritas de uma forma minimalista. Adotando a terminologia pertinente, vamos definir o **estado quiescente ou de repouso** como um atrator no espaço de fase. No momento em que um neurônio é perturbado do seu estado quiescente, ele vai percorrer uma órbita fechada até estabilizar-se novamente. No entanto, há um limiar que distingue qualitativamente essas excursões. Se a perturbação for grande o suficiente, a órbita visita regiões bem mais afastadas do estado quiescente no espaço de fase, constituindo a observação de um **spike**, disparo ou potencial de ação, com o correspondente período refratário até que o neurônio possa disparar novamente. Por outro lado, disparos periódicos podem ser vistos como ciclos-limite da dinâmica (5, 7). A fração de neurônios de um sistema disparando simultaneamente denomina-se a **atividade** da rede. Embora os neurônios observados com as diferentes técnicas correspondem a uma fração dos neurônios do sistema nervoso envolvidos numa situação real, acostuma-se identificar a atividade total com a atividade medida neste sub-conjunto de neurônios. Recentemente, as técnicas de mensuração da atividade neural vêm passando por progressos notáveis (8, 9).

Neste trabalho, vamos estudar os efeitos coletivos das conexões elétricas presentes em redes sensoriais. Em particular, o modelo aqui apresentado parece ser pertinente à visão

Figura 1.1 – Ativação espacial em glomérulos identificados nos bulbos olfatórios de ratos. Em vários espécimes (quantidades entre parênteses) foram identificadas regiões que respondiam seletivamente a cinco odorantes apresentados (cores). Tomado de (13).

e ao olfato. No sistema visual, existem *gap junctions* entre os bastonetes e entre células All amácrinas (10). No sistema olfatório, os axônios das células olfativas sensoriais, que transmitem a informação ao bulbo olfatório, apresentam-se empacotados e desmielinizados, o que facilita o acoplamento elétrico mediante as assim chamadas conexões efáticas, um tipo de conexão elétrica (11, 12).

1.3 O problema da faixa dinâmica

Os órgãos sensoriais do SNP têm a difícil missão de codificar a vasta riqueza de estímulos existentes no nosso mundo. Hoje em dia, sabe-se que os órgãos sensoriais apresentam mecanismos distintos para registrar o tipo e a intensidade de um estímulo. A forma mais comum dessa separação ocorrer consiste em associar cada tipo de estímulo à ativação de uma determinada região no órgão receptor. Por exemplo, no bulbo olfatório de um rato, cada um dos neurônios receptores de estímulos externos expressa uma de ~ 1000 proteínas receptoras olfatórias cada uma das quais está associada a um padrão molecular de odorantes. Acontece que todos os 10000-20000 neurônios que expressam a mesma proteína receptora encontram-se em, no máximo, três *glomérulos* em posições bem conhecidas. Podemos esperar então que a cada cheiro particular correspondera um padrão espacial de atividade neural que é reproduzível

Figura 1.2 – Atividade média em função da concentração de um odorante ilustrando a faixa dinâmica. Adaptado de (15).

no nível de detalhe dos glomérulos (13,14), ver figura 1.1. Esta transdução da informação do tipo de estímulo para a informação sobre a posição dos neurônios ativos também acontece no centro olfatório dos insetos, (15). Além da codificação espacial parece existir codificação no padrão temporal (16), (ver (5)) e pode existir um compromisso entre ambas por exemplo na identificação de um novo estímulo (17).

Podemos considerar agora a codificação da intensidade, que é uma tarefa bem mais fácil. Neste sentido resulta oportuna a conclusão de (18) sobre a distribuição espacial de atividade de um odorante determinado, observada no nível dos glomérulos individuais: se modificarmos a concentração do odorante, vamos mudar o valor da atividade total, mas também vamos preservar as intensidades relativas das diferentes regiões da distribuição. Podemos, portanto, preocuparmo-nos somente com a dependência da média temporal da atividade total do bulbo em função da intensidade do estímulo. A relação entre intensidade do estímulo externo, r , e atividade média, f , é conhecida como **curva estímulo-resposta**, curva intensidade-atividade ou função de transferência, dependendo do contexto. A curva estímulo-resposta é uma função monotonamente crescente, já que estímulos mais intensos causam uma atividade maior (19). No entanto, ela naturalmente exibe um valor máximo de saturação e não é hiper-reativa a estímulos muito fracos. Portanto, as curvas estímulo-resposta típicas apresentam uma forma sigmoideal, isto é, são monotonamente crescentes com inclinações relativamente menores nos extremos, ver figura 1.2.

A região de interesse da curva encontra-se no médio destas duas regiões de pouca inclinação já que o tamanho da região determina a capacidade de *compressão* dos diferentes

estímulos, que podem abranger várias ordens de grandeza, na resposta. Entretanto, os estímulos que caem nas regiões horizontais não são efetivamente codificados já que para vários valores do estímulo corresponderá a mesma resposta. Em particular o parâmetro mais importante que caracteriza uma curva é chamado **faixa dinâmica** (também usada em outras áreas como os dispositivos eletrônicos de áudio, a metrologia ou a fotografia) e mede a diferença entre o valor do estímulo no que pode considerar-se o final da primeira região horizontal e o valor do estímulo no que pode considerar-se o começo da região horizontal final. Se considera por consenso que estes dois valores do estímulo são os correspondentes a valores da atividade determinados por uma fração definida da atividade máxima, por exemplo 5% ou 10%. Assim, vamos considerar que a curva já não é mais horizontal quando a atividade afastou-se um 10% da atividade mínima. Igualmente considera-se que se atingiu a segunda região horizontal, de saturação, da curva quando a atividade está a 90% da atividade mínima, isto é, a 10% da atividade máxima:

$$\begin{aligned} f_{10} &= f_{min} + 0.1(f_{max} - f_{min}), & r_{10} &= r(f_{10}), \\ f_{90} &= f_{min} + 0.9(f_{max} - f_{min}), & r_{90} &= r(f_{90}). \end{aligned}$$

Definimos a faixa dinâmica como a diferença entre os valores do estímulo r_{90} (linha vertical da direita na figura 1.2) e r_{10} (linha da esquerda) medida em decibéis:

$$\Delta r = 10 \log_{10} \frac{r_{90}}{r_{10}}. \quad (1.1)$$

A maioria dos órgãos sensoriais da maioria dos animais apresentam uma propriedade surpreendente: a faixa dinâmica de tais sistemas é enorme. Por exemplo o ouvido e a vista do humano conseguem distinguir estímulos que podem variar em até onze ordens de grandeza. Conjuntamente com a melhora da faixa dinâmica de uma função espera-se que exista uma sensibilidade muito aguda como efetivamente se registra na maioria dos casos. Poderia pensar-se que o limite de sensibilidade depende unicamente das limitações físicas. Por exemplo, medidas indiretas da atividade cardíaca sugerem que o sistema olfatório da mariposa tem um limiar ou *threshold* de sensibilidade de poucas moléculas individuais, (20). Enquanto tais características resultam necessárias para sobreviver neste mundo, provavelmente elas surgiram por meio de mecanismos evolutivos.

Figura 1.3 – Resposta normalizada em função de intensidade luminosa na esquerda para rato selvagem (*Wild type On-center ganglion cells*) e na direita rato geneticamente modificado (*Connexin36 knocked-out On-center ganglion cells*), os símbolos na parte inferior das figuras representam o limiar de sensibilidade. Figura tomada de (26).

A surpresa aparece quando se compara o comportamento da rede com o comportamento dos neurônios individuais já que existe uma contradição entre a ampla faixa dinâmica da rede e a curta faixa dinâmica de um neurônio. A faixa dinâmica de neurônios olfatórios receptores individuais da salamandra tigre (21), do sapo (22), ou do rato (23), não acostuma superar uma década. Esta contradição se manifesta no sistema olfatório ao comparar a sensibilidade *in vivo* do bulbo olfatório (com técnicas de visualização ou comportamentais) com a sensibilidade *in vitro* dos neurônios receptores olfatórios, (24). Para comparar a atividade de neurônios isolados com a atividade de uma rede considere o trabalho (25,26) sobre o sistema visual. Se produzem ratos geneticamente modificados carentes de uma proteína mediadora das conexões elétricas entre os neurônios. Comparando a atividade extracelular dos ratos selvagens com a dos ratos geneticamente modificados se encontra uma evidente diminuição da faixa dinâmica e da sensibilidade como se mostra na figura 1.3. Na primeira figura se observaram diferentes tipos de comportamento e que vão depender de diversos fatores como a região ou o tipo de neurônio atingido, contudo só se distinguem quatro curvas com diferentes faixas dinâmicas e sensibilidades. Na segunda figura desaparecem estas características ficando uma única curva com pequena faixa dinâmica e pouca sensibilidade. Observe-se que a curva normalizada estímulo-resposta medida nos ratos geneticamente modificados é equivalente à curva de um único neurônio isolado.

Para explicar tal discrepância se propuseram algumas soluções. Um mecanismo apresentado por (27) que poderia aumentar a faixa dinâmica total de uma coleção de neurônios desacoplados esta baseado na heterogeneidade entre as faixas dinâmicas dos neurônios indi-

viduais, porém, ele não consegue uma melhora suficiente para explicar as faixas dinâmicas observadas*. Por outra parte, o experimento anterior evidencia a importância das conexões elétricas sobre a faixa dinâmica e a sensibilidade que induz a suspeitar que tais características são devidas à aparição de um comportamento coletivo no qual as conexões elétricas desempenham um rol decisivo. Esta foi precisamente a idéia de Osame Kinouchi e Mauro Copelli que propuseram vários modelos de neurônios acoplados concluindo no modelo de 2006, (28), todos eles possuindo ótimas faixas dinâmicas. Antes de apresentar os modelos vamos destacar importantes descobertas sobre a função estímulo-resposta provenientes da psicofísica.

1.3.1 As leis psicofísicas

Muito antes de aparecer as modernas técnicas de visualização ou mesmo das primeiras medições de Hodgkin e Huxley, o estudo do sistema nervoso foi encarado por os psicólogos, (29). No começo do século XX um médico (Weber) e um psicólogo (Fechner) criaram a **psicofísica** como um ramo da psicologia encarregado de estudar quantitativamente a relação entre estímulo e resposta desde os meros órgãos sensoriais até a consciência. Esta foi a primeira vez que tentou-se quantificar algo tão subjetivo como é a resposta consciente (de fato, a psicofísica atual estuda estas e outras medidas subjetivas, por exemplo o nível de confiança frente a um rosto).

Um exemplo que ilustra a aparição das leis psicofísicas parte de um problema econômico: se deseja saber qual é o valor subjetivo chamado *utilidade*, u , que se da a uma determinada quantidade de dinheiro, D . Em geral podemos esperar que quando se possuem grandes quantidades de dinheiro (e de utilidade) será necessário adicionar uma maior quantidade de dinheiro para causar um dado aumento na utilidade percebida. Poderíamos supor, seguindo a Cramer, que aumentos pequenos da utilidade são inversamente proporcionais à utilidade e

*No entanto, tal mecanismo poderia atuar conjuntamente com outros, igualmente pode ser usado a uma escala maior à de neurônios individuais já que a faixa dinâmica pode ser diferente para diferentes glomérulos e para diferentes tipos de estímulos no mesmo glomérulo, (13).

portanto, (29),

$$\frac{du}{dD} \sim \frac{1}{u} \quad \therefore \quad u \sim D^{1/2}, \quad (1.2)$$

pelo contrario poderíamos supor, como Bernoulli, que este aumento depende inversamente da quantidade de dinheiro possuída resultando,

$$\frac{du}{dD} \sim \frac{1}{D} \quad \therefore \quad u \sim \ln D. \quad (1.3)$$

Para resolver esta questão podemos fazer o experimento seguinte, primeiro pedimos a várias pessoas quantificarem a felicidade, isto é a utilidade, produzida ao receber uma quantidade fixa de dinheiro, a continuação perguntamos qual é o valor necessário para duplicar tal felicidade. Em geral se encontra que se precisa de aproximadamente quatro vezes o valor inicial para isto, o que dá a razão á relação de Cramer. As relações de Cramer e Bernoulli estão caracterizadas por uma grande *compressão* de várias ordens de grandeza na entrada, o dinheiro, refletidas numa escala de saída, a utilidade, consideravelmente menor.

Voltando ao estudo dos sistemas sensoriais, a psicofísica procurou a relação entre estímulo e a resposta consciente mediante diversas experiencias onde o sujeito comparava pares de estímulos ou escolhia um valor numérico em resposta a um estímulo. Efetivamente se verificou o fenômeno já comentado da ampla faixa dinâmica mas a psicofísica foi um passo além procurando a forma da função estímulo-resposta, $f(r)$. Duas *leis psicofísicas* com amplas faixas dinâmicas foram propostas: a lei de Weber e Fechner onde a curva estímulo-resposta é ajustada como um logaritmo, semelhante à relação de Bernoulli (1.3),

$$f \sim \ln r, \quad (1.4)$$

e a lei de Stevens que ajusta a curva como uma lei de potência

$$f \sim r^\alpha, \quad (1.5)$$

e que pode considerar-se uma generalização da equação (1.2). Novamente os resultados experimentais outorgam a razão à lei de potência (de Stevens) para uma vasta gama de tipos de estímulos nos diferentes órgãos sensoriais, dos quais apresentamos uns poucos exemplos na tabela 1.1 junto com os respectivos expoentes α . Observe-se que os valores dos expoentes podem ser maiores ou menores que 1 e são em geral da mesma ordem, expoentes menores

Tabela 1.1 – Expoentes de Stevens-Hill para diferentes estímulos sensoriais. Adaptado de (29).

Estímulo	Expoente
Intensidade sonora	0.67
Brilho de uma fonte puntual	0.5
Sabor salgado	1.4
Cheiro de heptano	0.6
Peso levantado	1.45

que 1 refletem amplas faixas dinâmicas. Finalmente, devido à inevitável saturação para os estímulos mais intensos, se prefere utilizar uma versão modificada da lei de Stevens chamada função de Hill, ou equação de Michaelis-Menten,

$$f \sim \frac{r^\alpha}{r^\alpha + r_{1/2}^\alpha}, \quad (1.6)$$

onde $r_{1/2}$ é o valor do estímulo tal que a resposta é a metade da máxima. A função de Hill assim definida é proporcional à função de Stevens para valores baixos do estímulo e é igual a 1 na saturação. Na literatura ainda se encontra a lei de Weber-Fechner mas a maioria das funções podem ser ajustadas aproximadamente com a função de Hill com algumas exceções como se pode ver na figura 1.2 e na figura 1.3 à esquerda.

As leis psicofísicas permitiram ter uma idéia do processamento de estímulos que ocorre no sistema nervoso. Entanto que estas leis se referem à resposta consciente, elas descrevem uma grande quantidade de sub-sistemas desde o órgão receptor até o cérebro e portanto não poderiam ser comparadas com modelos simples, nem com as figuras já apresentadas. Porém, é possível argumentar que uma grande compressão dos estímulos deve ser feita nas primeiras etapas do processamento nos órgãos receptores já que isto evitaria carregar informação por longas distâncias sem necessidade, (30). Assim, resulta mais proveitoso fazer uma compressão da informação nos primeiros estágios que no final para economizar nas linhas de transmissão precisadas. Supondo que a resposta não sofre posteriores mudanças depois da compressão inicial poderíamos comparar as predições da psicofísica com os resultados dos órgãos sensoriais. No seguinte capítulo veremos que o modelo de Kinouchi-Copelli prediz uma curva estímulo-resposta que, para valores baixos do estímulo, tem forma de lei de potência com coeficiente $\alpha = 1/2$. Comparando com a tabela 1.1 vemos que o modelo se ajusta razoavelmente bem aos valores registrados na vista e no olfato.

CAPÍTULO 2

MODELO DE KINOUCHI-COPELLI

*Modelo para armar
pero nunca para desarmar*

Soda Stereo - Misil en mi placard, 1996

Sie ist ein Modell, und sie sieht gut aus

Kraftwerk - Das Modell, 1978

O problema da ampla faixa dinâmica apresentado no capítulo anterior evidencia a *emergência de um comportamento coletivo* dos neurônios receptores presentes nos diferentes órgãos sensoriais. Assim, a rede de neurônios (que pode ser por exemplo o bulbo olfatório ou a retina) teria propriedades muito diferentes às esperadas a partir dos elementos individuais desacoplados. Este comportamento coletivo é mediado por conexões elétricas entre neurônios receptores como foi verificado experimentalmente (ver §1.3, pag. 27). A solução do problema vai revelar uma importante propriedade das redes neurais e é o tema deste capítulo.

Os pesquisadores brasileiros, Osame Kinouchi e Mauro Copelli apresentaram em 2006 o primeiro modelo (doravante KC2006) que explica plenamente a ampla faixa dinâmica observada, (28). Como outra evidência independente da veracidade do modelo, a resposta concorda

com a lei psicofísica de Stevens* para estímulos fracos. Kinouchi e Copelli junto com outros colaboradores como Antônio C. Roque, Rodrigo F. Oliveira, Lucas S. Furtado e Tiago L. Ribeiro desenvolveram modelos que já apresentavam várias características importantes†, veremos como a necessidade de incluir certas características levou naturalmente dos modelos iniciais à forma definitiva do modelo KC2006.

Os modelos utilizados consistem de uma **dinâmica** sobre uma **rede**: a dinâmica é o conjunto de regras que definem a evolução temporal dos estados dos elementos a partir dos estados no instante anterior enquanto a rede representa as conexões existentes entre os elementos que, é claro, também vai afetar à evolução do sistema. A estrutura da rede as vezes é chamada de *topologia*. Vamos considerar primeiro a dinâmica. Na atualidade se tem um amplo conhecimento da dinâmica dos neurônios individuais a partir do modelo de Hodgkin-Huxley, igualmente já foram usadas as equações de Morris-Lecar que descrevem tecido muscular (31), estes modelos consistem em equações diferenciais acopladas e portanto representam variáveis contínuas evoluindo num tempo contínuo. Além disso existem modelos de variáveis contínuas evoluindo num tempo discreto chamados mapas (*coupled lattice maps*) que são computacionalmente mais rápidos. Por último, existem modelos de variáveis discretas em tempo discreto, estes últimos são os mais convenientes para ser tratados computacionalmente devido a sua simplicidade e rapidez. Destas opções devemos escolher uma que mantenha as características que queremos estudar no sistema original, no nosso caso lembremos que os ingredientes necessários para esperar complexidade são, vários elementos *não-lineares* os quais estão levemente acoplados, (32). Portanto podemos utilizar um modelo de variável discreta em tempo discreto já que a não-linearidade também está presente nestes elementos discretos. De fato, nos modelos iniciais se utilizaram equações de Hodgkin-Huxley e mapas não-lineares acoplados, (33), verificando que se obtêm resultados qualitativamente similares, no entanto, com maior custo computacional.

As conexões entre neurônios também precisam ser modeladas apropriadamente: as conexões elétricas (*gap junctions* na retina ou interações ephapticas no bulbo olfatório, (33)) conectam diretamente o fluxo de elétrons entre dois neurônios e portanto são mais rápidas que as conexões mediadas por neurotransmissores, (5). As conexões elétricas permitem o fluxo de carga em ambas direções e portanto podemos modelar a rede como um grafo não-direcionado

*Posteriormente veremos que o modelo KC2006 prediz um expoente de Stevens de $1/2$.

†Particularmente a amplificação não-linear para valores baixos do estímulo.

(ver apêndice B). As conexões são incorporadas aos modelos simplesmente adicionando um termo de acoplamento na dinâmica de cada par de neurônios conectados. No entanto, a escolha dos pares de neurônios que serão conectados está definida pela topologia da rede.

2.1 Dinâmica do modelo

2.1.1 Autômato de Greenberg-Hastings

O tipo de dinâmica a ser utilizada no modelo segundo a análise anterior vai ser de uma variável discreta em tempo discreto por questões práticas, no entanto, se obtermos resultados satisfatórios com o modelo mais simples podemos estar confiantes de obter resultados similares com os modelos mais realistas. Estes modelos de variável discreta em tempo discreto são conhecidos como **autômatos celulares**, eles foram amplamente divulgados a partir do autômato da regra 110 de Stephen Wolfram. Os autômatos celulares costumam estar definidos sobre uma rede regular uni- ou bidimensional onde o estado de cada elemento num tempo dado depende, seguindo regras simples, do estado do elemento e dos estados dos elementos vizinhos mais próximos no tempo anterior. Podemos atualizar todos os elementos do sistema de forma *síncrona* ou atualizá-los de forma *assíncrona* por exemplo atualizando o estado de um único elemento escolhido aleatoriamente. Os modelos considerados são todos de atualização síncrona.

A dinâmica do KC2006 é uma modificação do autômato celular de Greenberg-Hastings (ACGH), (34), que é um autômato sobre uma rede regular bidimensional com interação com os quatro vizinhos mais próximos. Originalmente, Greenberg e Hastings apresentaram uma série de modelos de autômatos celulares para explicar a emergência de padrões espaciais em meios excitáveis argumentando que [...] *o mecanismo de difusão permite diferenciar as situações*

Figura 2.1 – Padrão de atividade autônoma no ACGH com um estado refratário. Cada elemento que encontra-se no estado excitado (quadros pretos) causa a excitação no instante seguinte de todos os seus vizinhos próximos no estado quiescente (quadros brancos) e passa ao estado refratário (quadros cinza). A configuração mostrada se mantém estável ao longo do tempo já que depois de quatro passos temporais o sistema volta ao mesmo estado. Isto deve-se ao efeito dos quatro elementos no centro de cada espiral ressaltados com quadros. Figura tomada de (34).

homogêneas das heterogêneas [...]. O modelo foi criado com o interesse de estudar tecido nervoso[†], porém, ignorando o problema da faixa dinâmica, no trabalho de Greenberg e Hastings se impõe outro tipo de condições iniciais sobre a dinâmica do autômato obtendo um regime de atividade diferente como se explica na seção 2.2.3. O modelo também estudava alguns tipos de mofo e algumas variantes do reagente de Belousov, de fato, como ilustra a figura 2.1, os padrões espaciais gerados pelo autômato assemelham-se aos observados na famosa reação de Belousov-Zhabotinsky (ver (35), pag. 277). No autômato mais simples apresentado por Greenberg e Hastings cada elemento excitado (quadros pretos na figura 2.1) vai excitar aos seus vizinhos próximos quiescentes (quadros brancos) e passar ao estado refratário ou não excitável (quadros cinza) para voltar no seguinte passo ao estado quiescente. Com as condições iniciais apropriadas podemos obter um padrão de espirais que permanecem girando autonomamente por tempo indefinido. Neste autômato a dinâmica é *determinística*.

Figura 2.2 – Dinâmica de um neurônio no modelo KC2006. O neurônio permanece indefinidamente no estado quiescente, $x_i = 0$. Eventualmente excitado, o potencial ultrapassa um certo limiar, o que define a estância no estado $x_i = 1$, e percorre sucessivamente os estados refratários $x_i = 2, \dots, n - 1$, até voltar ao estado quiescente. Figura adaptada de (7).

2.1.2 Autômato de Kinouchi-Copelli

A dinâmica de um elemento no ACGH pode representar o potencial de ação de um neurônio como é mostrado na figura 2.2: se um neurônio *quiescente* recebe um estímulo forte o suficiente ele é depolarizado e entra ao estado *excitado*, posteriormente, enquanto as condutâncias lentas são ativadas, o neurônio percorre sucessivamente os estados *refratários* até voltar ao estado quiescente. Enquanto a dinâmica interna de cada elemento pode ser modelada pelo ACGH, as interações entre vizinhos devem ser modificadas se procurarmos um modelo realista: uma rede neural, é claro, não é quadrada e o número de vizinhos não é igual para todos os neurônios. Por outro lado, como veremos adiante, na maioria dos casos, as conexões determinísticas entre neurônios resultam ser excessivamente fortes. Uma forma de ajustar o poder de excitação das sinapses no modelo consiste em introduzir uma *probabilidade* de um neurônio excitado poder excitar cada um dos seus vizinhos quiescentes. Como se aclara no (28), isto não significa que as conexões elétricas tenham uma dinâmica estocástica, mas que outros fatores externos,

‡De fato, o comportamento observado por Greenberg e Hastings pode ser usado em modelos para a epilepsia.

como o ruído, estão presentes. Vamos enunciar agora a dinâmica utilizada nos modelos para uma rede de N elementos (ou neurônios). Para cada elemento da rede etiquetado com o índice i , o estado quiescente é $x_i = 0$, o estado excitado é $x_i = 1$, e os estados refratários serão os inteiros maiores a 1 e menores a um número n , isto é, $x_i \in \{0, 1, \dots, n-1\}$. Nossa variável de interesse será a atividade que podemos definir facilmente para o modelo como sendo proporcional ao número de neurônios no estado excitado. Assim, a **atividade instantânea** da rede no tempo t será a fração de neurônios simultaneamente excitados:

$$\rho(t) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \delta(x_i(t), 1), \quad (2.1)$$

usando o delta de Kronecker. Igualmente definimos a **atividade média** do modelo, f , como a média temporal da atividade instantânea,

$$f = \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \rho(t), \quad (2.2)$$

onde T é uma janela de tempo suficientemente grande, em particular levando em conta que o valor da atividade instantânea $\rho(t)$ pode mudar significativamente num passo temporal. As regras da evolução temporal do autômato podem ser expressadas como,

$$\begin{aligned} \text{Se } x_i(t) = 0, \quad \text{então} \quad x_i(t+1) \in \{0, 1\}, \quad P(x_i(t+1) = 1) = h_i(t). \\ \text{Se } x_i(t) \neq 0, \quad \text{então} \quad x_i(t+1) = [x_i(t) + 1] \bmod n. \end{aligned} \quad (2.3)$$

A variável $h_i(t)$ é a probabilidade condicional de excitar o i -ésimo neurônio no estado quiescente e depende do estímulo externo e da interação com os possíveis vizinhos. As regras (2.3) significam que os elementos vão permanecer no estado quiescente até ser excitados por um vizinho (determinística- ou probabilisticamente) ou por um estímulo externo e depois vão passar consecutivamente pelos estados refratários até voltar ao estado quiescente. Vamos mostrar agora os mecanismos implementados para excitar um neurônio, isto é, vamos definir a probabilidade de excitação $h_i(t)$ em (2.3). Consideremos primeiro o estímulo externo, este está definido pela taxa r de estímulos individuais, por exemplo, o número de moléculas de uma substância por unidade de tempo no caso do bulbo olfatório ou a intensidade luminosa no caso da retina. Normalmente, para um processo contínuo modelado como um processo discreto

com um passo temporal τ pequeno[§], podemos esperar que o número, $r\tau$, de eventos por passo também seja pequeno e portanto é possível modelar o processo segundo a distribuição de probabilidade de Poisson:

$$P(n_e) = \frac{a^{n_e}}{n_e!} e^{-a} \quad (2.4)$$

onde n_e é o número de vezes que o evento (a chegada do estímulo externo) ocorre e $a = \langle n_e \rangle$ é a média da distribuição, que para um estímulo constante vai corresponder ao número médio de estímulos num passo temporal: $a = r\tau$. A probabilidade de excitação pelo estímulo externo, λ , está dada por:

$$\lambda(r) \equiv P(n_e \geq 1) = e^{-a} \sum_{n_e=1}^{\infty} \frac{a^{n_e}}{n_e!} = 1 - e^{-r\tau}, \quad (2.5)$$

a equação (2.5) também pode obter-se usando $P(n_e \geq 1) = 1 - P(n_e = 0)$. Observe-se que para valores baixos do estímulo r (a maioria dos estímulos de interesse) obtemos uma boa aproximação considerando a probabilidade de excitação externa como $\lambda \approx r\tau$, pelo contrário, para r grande a probabilidade “satura-se” em $\lambda = 1$ como uma sigmoide. A segunda, e para nós a mais interessante, das formas de excitar um neurônio é por meio dos neurônios vizinhos. Para que um neurônio possa excitar outro precisa-se que o primeiro possua um potencial (respeito ao potencial no estado quiescente) para causar uma depolarização suficiente do segundo resultando num *spike* (ver figura 2.2). Nos modelos, isto implica que somente os neurônios no estado excitado podem excitar os vizinhos quiescentes que passaram a estar excitados no instante seguinte. Nos modelos **determinísticos** um neurônio excitado causa a excitação de todos os seus vizinhos quiescentes e portanto a variável $h_i(t)$ vai assumir o valor 1 se algum dos vizinhos do neurônio i estiver excitado. No entanto, nos modelos **probabilísticos** existe uma probabilidade de excitar o elemento por cada vizinho excitado, assim é possível estudar as propriedades estatísticas da dinâmica associando a cada uma das conexões um “peso” p_{ij} fixo no tempo e aleatoriamente obtido de uma distribuição uniforme entre 0 e $p_{max} \leq 1$, $p_{ij} \in U(0, p_{max})$. Este peso é a probabilidade de um neurônio excitado, i , poder excitar um vizinho quiescente, j , através da conexão. Esta probabilidade é simétrica, $p_{ij} = p_{ji}$, devido ao caráter bidirecional das conexões elétricas. Se considerarmos o estímulo externo e cada uma das excitações dos neurônios vizinhos como processos independentes (e igualmente o estado de cada neurônio) podemos obter facilmente a probabilidade de excitação

[§]Em geral vamos considerar $\tau = 1$ [ms] que corresponde ao tempo característico de um *spike*; observe-se que o τ simplesmente define a escala temporal a ser usada.

$h_i(t)$ do autômato (2.3) calculando a probabilidade de *não* excitação a partir da qual se obtém,

$$h_i(t) = 1 - (1 - \lambda) \prod_{j \in V_i} [1 - p_{ij} \delta(x_j(t), 1)], \quad (2.6)$$

onde o índice j percorre os neurônios da vizinhança, V_i , do neurônio i . A construção acima faz que a probabilidade $h_i(t)$ seja calculada em base às conexões dos vizinhos excitados unicamente. Observe-se que o neurônio assim definido indistingue o número de excitações recebidas e da a mesma consideração à probabilidade de excitação externa, λ , que às probabilidades de excitação, p_{ij} , de cada um dos neurônios vizinhos. No modelo não existe integração explícita dos sinais de entrada numa determinada realização, porém, observe-se que, para baixas probabilidades $p_{ij} \ll 1$, podemos expandir o produto em (2.6),

$$\prod_{j \in V_i} [1 - p_{ij} \delta(x_j(t), 1)] = 1 - \sum_{j \in V_i} p_{ij} \delta(x_j(t), 1) + \mathcal{O}(p_{ij}^2), \quad (2.7)$$

assim, considerando as probabilidades de disparo no lugar dos disparos individuais podemos dizer que o modelo inclui implicitamente a integração dos sinais de entrada. Para encontrar a função estímulo-resposta considere a relação de recorrência da probabilidade de encontrar o i -ésimo neurônio no estado excitado:

$$\begin{aligned} P(x_i(t+1) = 1) &= P(x_i(t) = 0) P(x_i(t+1) = 1 | x_i(t) = 0) \\ &= [1 - (n-1)P(x_i(t) = 1)] h_i(t). \end{aligned} \quad (2.8)$$

O primeiro termo da equação se obtém da normalização e assumindo que todos os estados exceto o quiescente tem a mesma probabilidade. O segundo termo é a definição de $h_i(t)$. Identificando a atividade, (2.2), que é uma média no tempo e no número de neurônios, com a probabilidade em (2.8) num estado “estacionário” se obtém a expressão implícita,

$$f = [1 - (n-1)f] h_i(t). \quad (2.9)$$

Esta relação se usa posteriormente no limite de neurônios desacoplados e na aproximação de campo médio. Observe-se que $h_i(t)$ pode depender, em geral, da atividade dos neurônios vizinhos e portanto de f .

2.1.3 Propriedades estatísticas

Experimentalmente se tem registrado diversos comportamentos da atividade nas redes neurais biológicas que poderiam ser comparadas com as simulações. No entanto, a descoberta de avalanches neurais *in vitro* (tema do capítulo 4), resultaria particularmente iluminadora no problema da faixa dinâmica e em geral no estudo da complexidade em redes neurais, (36). A atividade observada em tecido cortical usando um arranjo de elétrodos mostrou que os neurônios disparam conjuntamente segundo padrões espaço-temporais distribuídos em forma de leis de potência numa grande região, o que faz pensar que o sistema encontra-se perto de um *ponto crítico*. Para caracterizar a rede, foi definida a **razão de ramificação** ou *branching ratio* (“inicial”) como a razão entre o número de neurônios (ou elétrodos) ativos nos dois instantes de tempo[¶] seguintes a um período sem registrar atividade, (36):

$$\sigma = \frac{\rho(t+1)}{\rho(t)}, \quad \text{tal que} \quad \rho(t-1) = 0. \quad (2.10)$$

Encontrou-se que a razão de ramificação do arranjo de elétrodos assume valores entre $\sigma = 1.04 \pm 0.19$ na rede sem modificações, (36). Adicionalmente, se a rede for modificada com substâncias é possível mudar as sinapses químicas e portanto o valor da razão de ramificação, neste caso se observa que para valores maiores à unidade, o número de neurônios ativados cresce do primeiro ao segundo instante em que se registra atividade no tecido levando posteriormente à ativação de uma grande parte dos elétrodos. No outro extremo, para $\sigma < 1$ o número de neurônios excitados diminui com o tempo e a atividade rapidamente desaparece. Do anterior se conclui que se tem um **ponto crítico** em $\sigma_c = 1$, onde a atividade instantânea tem uma mudança qualitativa. Para explicar a aparição do ponto crítico neste experimento, no trabalho (37) se propõe um processo de ramificação ou *branching process* onde cada elemento excitado (equivalente a um elétrodo) de um arranjo bidimensional pode excitar, com uma certa probabilidade, qualquer elemento de *outro* arranjo bidimensional do mesmo tamanho, correspondente à rede no instante seguinte. Tal modelo prediz o valor crítico $\sigma_c = 1$ e consegue reproduzir a atividade distribuída em forma de avalanches que serão estudadas no

[¶]Neste experimento o passo temporal deve ser escolhido cuidadosamente.

capítulo 4.

2.1.3.1 O parâmetro de controle

A definição (2.10) não é a escolha mais cômoda para caracterizar nossas redes já que depende das realizações individuais no tempo e portanto se precisa de várias medidas experimentais até convergir a um valor médio. No entanto, nossa descrição probabilista em termos dos pesos das conexões permite caracterizar a rede sem ambiguidade antes de fazer qualquer simulação particular. Assim, para as redes probabilistas, vamos utilizar a definição de (37) equivalente^l à expressão (2.10). A razão de ramificação local de um neurônio, i , é definida como a soma sobre os K_i vizinhos das probabilidades de excitação a partir desse elemento:

$$\sigma_i = \sum_j^{K_i} p_{ij}, \quad (2.11)$$

que pode interpretar-se como o número médio de neurônios que serão excitados no instante seguinte caso que o i -ésimo neurônio esteja excitado e que todos os K_i vizinhos estejam quiescentes. O valor médio da razão de ramificação da rede, $\sigma = \langle \sigma_i \rangle$, se obtém a partir de (2.11) como,

$$\sigma = \frac{K p_{max}}{2}, \quad (2.12)$$

onde $K = \langle K_i \rangle$ denomina-se a **conetividade média** da rede. A razão de ramificação (2.12) resultará ser o *parâmetro de controle* do modelo. Nas simulações, este parâmetro tem um valor predefinido que irá determinar o valor de p_{max} e portanto dos p_{ij} aleatoriamente escolhidos. No modelo de (37), o valor de alguns p_{ij} é ajustado para garantir o valor predefinido de σ_i para cada um dos neurônios. Pelo contrário, nos autômatos apresentados, os pesos p_{ij} são variáveis aleatórias independentes e a realização particular do sorteio define o verdadeiro valor de σ que aproxima-se ao valor predefinido nas redes de tamanho maior.

^lo valor crítico da razão (2.11) não necessariamente satisfaz $\sigma_c = 1$, e em geral depende da rede utilizada.

Ajustando o parâmetro de controle, σ , das redes probabilistas nos valores extremos podemos imitar o comportamento das redes determinísticas. Assim por uma parte, as redes ficam desacopladas escolhendo uma razão nula, $\sigma = 0$, e portanto neste limite *sempre* vamos encontrar a mesma curva estímulo-resposta para as diferentes redes, a qual será deduzida analiticamente em breve. Por outro lado, redes com uma alta razão de ramificação, $\sigma \approx K/2$, aproximam-se às redes acopladas determinísticas. Neste caso a topologia da rede irá definir a forma particular da função estímulo-resposta como acontece nos modelos determinísticos, mas em geral se obtém curvas com uma baixa inclinação e com atividade não-nula para valores baixos do estímulo. Veremos que a faixa dinâmica nestes dois limites é menor que a faixa dinâmica no ponto crítico das redes probabilísticas.

2.1.3.2 O parâmetro de ordem

A excitação probabilística dos vizinhos é essencial para obter o ponto crítico e gera um comportamento nada trivial como se mostra na figura 2.3 onde se apresenta a evolução temporal da atividade instantânea (2.1) na presença de um estímulo constante no tempo e evanescentemente fraco ($r \rightarrow 0$, porém imprescindível para manter a atividade) para diferentes valores da razão de ramificação σ . Para esta figura se utilizou a *rede aleatória* que será apresentada na seção 2.2.4 e na qual, em princípio, qualquer neurônio pode estar conectado com qualquer outro. Partindo de uma mesma condição inicial com todos os estados igualmente ocupados, independentemente do valor de σ se tem uma queda no início a valores imperceptíveis da atividade. Depois do breve período de baixa atividade, esta começa a depender da razão de ramificação. Para todas as redes levemente conectadas, $\sigma < 1$, a rede tende a continuar quieta para todo tempo: se existir alguma excitação devida ao estímulo externo, esta morre rapidamente conseguindo espalhar-se no máximo a alguns poucos neurônios vizinhos (linha azul da figura 2.3). Ao chegar ao valor $\sigma = 1$ ocorre uma mudança qualitativa: o número total de neurônios ativados e o tempo que a rede fica ativa a partir de uma única excitação externa tem uma enorme variabilidade podendo gerar-se tanto uma breve atividade como uma

Figura 2.3 – Atividade instantânea na rede aleatória em presença de um estímulo fraco, $r \rightarrow 0$. Simulações feitas com redes de $N = 10^5$ neurônios com razões de ramificação a partir de $\sigma = 0.9$ (linha azul), $\sigma = 1.0$ (linha vermelha), até $\sigma = 1.5$ em passos de 0.1 (linhas em degradê de vermelho a verde).

ativação massiva limitada unicamente pelo tamanho da rede inteira (linha vermelha da figura 2.3).

Para razões de ramificação maiores, $\sigma > 1$, a excitação inicial com certeza consegue ativar uma grande porção dos neurônios da rede (linhas em degradê de vermelho a verde na figura 2.3). A atividade cresce até ficar em torno de um valor constante que vai depender da razão de ramificação σ . Para redes levemente supercríticas, $\sigma \gtrsim 1$, a atividade fica em torno de um valor baixo e tem um perfil aparentemente aleatório. Para redes com razões de ramificação maiores, a atividade começa adotar a forma de oscilações em torno do valor fixo moldeadas por uma envolvente de forma aleatória. Esta atividade instantânea das redes supercríticas já foi interpretada como um processo “auto-organizado” onde os neurônios disparam juntos gerando oscilações coletivas, (38, 39), mas no nosso problema da faixa dinâmica nas redes sensoriais este comportamento não é o mais ótimo. Finalmente para redes com as maiores taxas de ramificação se tem fortes oscilações (com amplitude crescente) dentro de uma envolvente cada vez mais constante e menos aleatória que podem eventualmente anular a atividade instantânea mas que ainda permitem distinguir um valor médio bem definido.

Para todos os casos anteriores observamos que, apesar da aleatoriedade da atividade

Figura 2.4 – A atividade média como parâmetro de ordem na rede aleatória em presença de um estímulo fraco, $r \rightarrow 0$ ($r = 10^{-5}$). Simulações feitas com redes de $N = 10^5$ neurônios a partir de $\sigma = 0.5$ até $\sigma = 1.5$ em passos de 0.02.

instantânea que pode mudar violentamente, o comportamento médio num período de tempo suficientemente grande (e depois de um regime transitório) parece ser uma função monótona da razão de ramificação. Vamos então considerar a atividade *média* (2.2) integrando a atividade instantânea num grande período de tempo**. Da análise anterior se conclui que a atividade média satisfaz as características necessárias para ser interpretada como o **parâmetro de ordem** do sistema: é nula para valores subcríticos da razão de ramificação e não-nula no regime supercrítico. Para redes suficientemente grandes se observa que se tem uma forte mudança (ou descontinuidade) da derivada da atividade $(\partial f / \partial \sigma)_{r \rightarrow 0}$ no ponto crítico. O ponto crítico na rede aleatória encontra-se em $\sigma_c = 1$ em concordância com o *branching process*. Se plotarmos tal atividade “espontânea”, $f(r \rightarrow 0, \sigma)$, efetivamente vamos reproduzir o perfil típico de um parâmetro de ordem, por exemplo no estilo da transição da fase paramagnética à ferromagnética no modelo de Ising, tal como se mostra na figura (2.4).

**Certamente este deve ser muito maior que o período de uma oscilação ou que o regime transitório. O número de passos temporais deve ser como mínimo comparável ao número de neurônios da rede para garantir que a atividade tenha o tempo suficiente para se espalhar pela rede inteira. Nas simulações vamos usar $T = 10000$ ms.

2.2 Influência da rede no modelo

Definimos a topologia da rede a partir dos vizinhos de cada neurônio, em particular para redes grandes estamos interessados na distribuição de probabilidade do *número* de vizinhos ou conectividade do i -ésimo neurônio, $P(K_i)$, (ver apêndice B). No entanto, vamos considerar primeiro os casos mais simples das redes regulares utilizadas nos primeiros modelos determinísticos onde todos os elementos tem o mesmo número de vizinhos. Existe ainda um caso mais simples que vamos ver imediatamente: aquele onde o número de vizinhos é zero, este é o caso dos neurônios desacoplados.

2.2.1 Neurônios desacoplados

Existe um regime no qual os diferentes modelos (tanto determinísticos como probabilísticos) são equivalentes, este é o limite de neurônios desacoplados, já que se os neurônios não interagem, a topologia da rede e os possíveis vizinhos são irrelevantes. A probabilidade de excitação vai ser portanto igual à probabilidade de excitação pelo estímulo externo unicamente, $h_i(t) = \lambda$. Substituindo na equação (2.9) e isolando a atividade f_0 obtemos:

$$f_0(r) = \frac{\lambda(r)}{1 + (n - 1)\lambda(r)}. \quad (2.13)$$

Observe-se que a atividade (2.13) é uma função de Stevens-Hill da *probabilidade* λ com expoente $\alpha = 1$. Esta relação, usada em conjunto com a equação (2.5), concorda com as medições em neurônios isolados tal como na parte direita da figura 1.3. O máximo valor da

atividade se obtém para $r \rightarrow \infty$ e está dado por,

$$f_{max} = \frac{1}{n}. \quad (2.14)$$

Assim se tem a mesma probabilidade de achar o neurônio em qualquer dos estados. Este resultado deve-se à saturação da rede e portanto é sempre válido, sem importar a interação com os vizinhos^{††}, como pode observar-se nas curvas estímulo-resposta apresentadas posteriormente. Para contrastar as redes com os neurônios desacoplados podemos definir a amplificação:

$$A(r) = f(r)/f_0(r). \quad (2.15)$$

Esta amplificação em geral não é linear respeito ao estímulo externo, r , mesmo para os modelos com interação determinística.

2.2.2 Rede unidimensional determinística

No ano 2002, Copelli, Roque, Oliveira e Kinouchi apresentam um modelo de uma rede unidimensional de neurônios que interagem deterministicamente e apenas com os dois vizinhos próximos, (40). O modelo pode definir-se como uma coleção ordenada, ou *array*, de elementos excitáveis etiquetados com o índice i . A probabilidade de excitação $h_i(t)$ será igual a 1 se um dos elementos vizinhos ($i - 1$ ou $i + 1$) está no estado excitado. Igualmente existe uma probabilidade $\lambda(r)$ de excitar o neurônio por médio do estímulo externo.

Podemos observar diferentes regimes da dinâmica do sistema: para valores baixos do estímulo externo, r , vamos ter inicialmente um neurônio excitado a partir do qual são excitados os vizinhos próximos e assim sucessivamente espalhando a atividade em ambas direções do *array*. As duas frentes de atividade (ondas) viajando em sentidos opostos vão morrer nos extremos do *array* se a condição de contorno é aberta ou vão ser transmitidas para o extremo

^{††}Ja que as excitações externas dominam a dinâmica das redes, $\lambda \gg p_{max}/2$.

oposto se a condição de contorno é periódica, neste caso a atividade vai ficar presa e morrer devido aos estados refratários quando as duas frentes se encontrarem. A amplificação (2.15) neste regime é da ordem do tamanho do *array*, $A(r \rightarrow 0) = \mathcal{O}(N)$, já que a atividade de um neurônio excita a rede inteira. Igualmente, a atividade estará dada por,

$$f = N f_0 = N r \tau, \quad (2.16)$$

este é um efeito do tamanho finito da rede que não ajuda à compressão já que unicamente imita à rede desacoplada. Especificamente, a atividade é uma lei de potência do estímulo com expoente $\alpha = 1$, entanto que se preferem expoentes menores. Por outro lado, para redes de tamanhos maiores existem mais possibilidades de encontrar-se duas frentes de onda da atividade causada por dois estímulos em posições e tempos afastados, gerando uma curva com menor inclinação, $\alpha < 1$. Para valores maiores do estímulo exterior, as frentes de atividade iniciadas por estímulos diferentes podem encontrar-se mais facilmente e portanto vai existir uma diminuição da amplificação. Outro efeito importante que também diminui a amplificação é a presença de muitos neurônios refratários, isto produz uma diminuição efetiva do número de vezes que um estímulo externo consegue atingir um neurônio quiescente. Finalmente para os maiores valores do estímulo externo, a dinâmica dos neurônios será dominada pela saturação e a atividade será igual a (2.14) fazendo que não exista amplificação, $A(r \rightarrow \infty) = 1$. Podemos ver então um mecanismo de *amplificação não-linear* ao longo dos valores do estímulo externo. Este mecanismo causa um maior aumento dos estímulos fracos que dos fortes melhorando a sensibilidade e a faixa dinâmica da rede.

Os autores do trabalho chegam à conclusão que a atividade da rede acoplada pode ser fitada por uma função logarítmica (lei de Weber-Fechner (1.4)) para uma boa faixa de estímulos e portanto existe uma melhora respeito ao caso desacoplado. No trabalho (40) também se estuda uma rede unidimensional de elementos modelados pelas equações de Hodgkin-Huxley com uma evidente influência do tamanho máximo da rede utilizado ($N = 200$) que causa um regime linear para estímulos fracos (como acontece na figura 2.7) mas aparentemente reproduzindo o mesmo comportamento observado no autômato celular.

Figura 2.5 – Padrão de atividade numa rede triangular. Figura tomada de (30).

2.2.3 Rede bidimensional determinística

No trabalho (30) do ano 2005, estudam-se os aspectos dinâmicos do mesmo autômato do caso anterior, agora numa rede regular bidimensional. Foi estudada a rede triangular (com interação com os 6 vizinhos próximos) e a rede quadrada com interação com os quatro e os oito vizinhos mais próximos registrando uma melhora na faixa dinâmica respeito à rede desacoplada tal como ocorreu com a rede unidimensional. No entanto, existem mudanças na forma da função estímulo-resposta respeito ao caso unidimensional. Em particular se percebem dois comportamentos: para estímulos baixos surge o mesmo regime linear (2.16) devido ao tamanho finito da rede, porém, ele persiste para valores do estímulo maiores comparados com o caso unidimensional. Para estímulos mais intensos, a curva muda rapidamente ficando com uma baixa inclinação, menor ao caso unidimensional. Se destacaram três fatores que atuam conjuntamente causando efeitos de tamanho finito maiores ao caso unidimensional: a) O tamanho de uma frente de neurônios excitados aumenta proporcionalmente ao tempo a partir da excitação inicial; b) as ondas podem ser parcialmente destruídas; c) O tempo que demora a onda em alcançar os limites do sistema é proporcional ao número de neurônios da rede N numa dimensão e proporcional a $\sqrt{N}$ em duas. Isto último implica que se precisam redes muito maiores para evitar estes efeitos de tamanho finito. Enquanto o limiar de sensibilidade r_{10} esteja dentro do regime linear existe um aumento da faixa dinâmica com o tamanho, até atingir um valor de sensibilidade mínima, e portanto faixa dinâmica máxima, constante para as redes de maior tamanho e que depende do número de estados refratários n . Para redes da ordem de 10^4 neurônios, a dependência da faixa com o número de estados refratários apresenta um máximo, o qual propõe-se ser comparado com o experimento, (30).

Das curvas estímulo-resposta apresentadas podemos concluir que o comportamento das redes bidimensionais determinísticas não melhora significativamente a faixa dinâmica ou a sensibilidade respeito ao caso unidimensional considerando que se precisa um número de neurônios que aumenta quadraticamente em relação ao caso unidimensional para obter uma melhora equivalente. Isto é causado pela quantidade de conexões por neurônio que é sempre muito alta. Igualmente, como já foi mencionado, os efeitos de tamanho finito são maiores em redes bidimensionais. Considerando o limite termodinâmico ainda se tem uma compressão ineficiente já que a atividade para estímulos fracos tem um valor alto, e portanto, existe saturação neste regime que se reflete na perda efetiva da faixa de respostas mais baixas.

Observe-se que a rede quadrada de neurônios interagindo com quatro vizinhos é quase idêntica à apresentada por Greenberg e Hastings, o fato de obter polígonos expandindo-se em vez de espirais deve-se às condições iniciais. Assim, se inicialmente temos uma linha de neurônios no estado ativo junto a uma linha de neurônios num estado refratário, a linha de atividade vai começar a deslocar-se, seguida de uma região refratária. Os extremos da linha inicial dão lugar a pontos na rede que permitem manter uma atividade autônoma em forma de espirais (observe os quadros ressaltados nos centros das espirais na figura 2.1). No entanto, uma condição inicial com todos os neurônios quiescentes e posteriormente a aparição aleatória de neurônios excitados causa a aparição de frentes de onda *fechadas* as quais podem grudar-se mutuamente mas com certeza desaparecem se o estímulo externo for desligado como na figura 2.5. De fato, uma das razões para não ter considerado interações probabilísticas nestas primeiras redes era o receio que elas fossem abrir os frentes de atividade e causar uma atividade re-entrante. Outros trabalhos que pesquisaram independentemente a atividade em redes bidimensionais (nesta vez sim, com interação probabilística com os neurônios vizinhos) serão posteriormente comentados à luz do modelo KC2006, (38, 39).

2.2.4 Rede aleatória probabilista

O modelo de 2006 de Kinouchi & Copelli (28), ou KC2006, é o primeiro que implementa a razão de ramificação ajustável, (2.12), na solução do problema da faixa dinâmica. O modelo consiste em aplicar o autômato (2.3) sobre uma *rede aleatória*. A mais antiga das redes complexas é conhecida como rede aleatória de Erdős-Rényi e se constrói simplesmente associando aleatoriamente um número $NK/2$ de conexões a um número N de neurônios (ver apêndice B). A distribuição de conectividade assim obtida é uma binomial com média K e portanto todos os neurônios tem um número de vizinhos da mesma ordem.

A família de curvas estímulo-resposta do modelo se obtém de igual forma medindo a atividade média na presença de um estímulo de intensidade constante, estas se apresentam na figura 2.8 no final do capítulo. As curvas mostram várias características: para estímulos evanescentes se tem uma atividade autônoma remanente nas redes supercríticas em concordância com a discussão acima. Neste regime todas as curvas tem uma baixa inclinação mas a escala logarítmica da figura 2.8 revela três comportamentos: as redes supercríticas tem uma inclinação nula, a rede crítica apresenta um expoente de Stevens-Hill de $1/2$ e as redes subcríticas tem a mesma inclinação da rede desacoplada, isto é, expoente de Stevens-Hill unitário. Vemos portanto que a criticalidade está claramente marcada nas curvas estímulo-resposta das redes aleatórias simuladas ($N = 10^5$, $K = 10$) em concordância com a curva da figura 2.4. No outro extremo, para estímulos intensos se tem uma convergência de todas as curvas ao valor na saturação (2.14). Observe-se a curva da rede com razão de ramificação nula, $\sigma = 0$, definida pela equação (2.13).

A inclinação das curvas para estímulos fracos já revela o resultado para a faixa dinâmica. Evidentemente a curva crítica, com um expoente semi-inteiro $\alpha = 1/2$, terá uma faixa maior à das curvas subcríticas. Por outro lado, por não apresentar uma marcada planície para estímulos fracos, se espera que a curva crítica possua também uma faixa maior ao das curvas supercríticas. Estas suposições são confirmadas na figura 2.6, verificando que a faixa dinâmica tem um agudo pico na criticalidade. As simulações concordam com a aproximação de campo médio (2.18) aceitavelmente no regime subcrítico e se afastam levemente dela no regime

Figura 2.6 – Faixa dinâmica da rede aleatória. Pontos obtidos a partir das simulações da figura 2.8, curva a partir da aproximação de campo médio (2.18).

supercrítico. Observe-se que devido à convergência das curvas para estímulos intensos, o aumento da faixa dinâmica vem acompanhado de um aumento da sensibilidade.

Os efeitos de tamanho finito observados nas redes regulares determinísticas aparecem também nas redes complexas como se mostra na figura 2.7. Agora não existe mais uma fronteira definida da rede que destrua a atividade, além disso, é possível obter atividade re-entrante que, de algum modo, poderia ajudar ao frente de atividade a manter-se por um tempo maior. Porém, isto parece não fazer diferença e entanto se tenha uma rede finita suficientemente conectada, $\sigma \geq 1$, se obtém um regime linear da atividade para valores baixos do estímulo. Estes efeitos devem ser levados em conta no cálculo da faixa dinâmica já que podem causar um aumento aparente da faixa sem ter uma melhora real da capacidade sensorial. As redes observadas discordam das redes aleatórias em diferentes aspectos, no seguinte capítulo vamos estudar duas redes que poderiam representar melhor às redes neurais biológicas.

Figura 2.7 – Comportamento lineal nas redes supercríticas por efeito do tamanho finito. Para cada tamanho de rede existe um regime tal que a atividade é proporcional ao estímulo, $f = Nr\tau$, (linhas à esquerda). A medida que aumenta-se o tamanho da rede o efeito diminui. Este efeito já foi observado em redes regulares determinísticas. Na rede aleatória manifesta-se em redes supercríticas, na figura utilizou-se $\sigma = 2.0$.

2.2.4.1 Campo médio

Na rede aleatória podemos obter facilmente as expressões da aproximação de campo médio partindo da atividade “estacionária” (2.9) e da expressão geral para a probabilidade de excitação (2.6) como foi descrito em (28). A probabilidade de excitação de campo médio se obtém supondo que a fração de vizinhos ativos é igual à atividade média f e que a probabilidade de excitação p_{ij} é igual ao valor médio,

$$p_{ij} = \langle p \rangle = \frac{p_{max}}{2} = \frac{\sigma}{K} \quad \forall i, j. \quad (2.17)$$

Além disso devemos considerar o mesmo número de vizinhos para cada neurônio, $K_i = K \forall i$. Substituindo na equação (2.6) e posteriormente em (2.9) obtemos a seguinte equação

transcendental para a atividade no estado estacionário,

$$f = (1 - (n - 1)f) [1 - (1 - f\sigma/K)^K(1 - \lambda)]. \quad (2.18)$$

Verificamos que os valores obtidos das raízes da equação (2.18) se ajustam bem aos valores das simulações como mostram as curvas estímulo-resposta da figura 2.8 e a faixa dinâmica da figura 2.6. Isto significa que as flutuações respeito à média são pequenas.

Podemos obter uma expressão *explícita* para a função estímulo-resposta, f , a partir da equação transcendental (2.18) como se mostra no apêndice A. Em particular, é possível calcular dois *expoentes críticos* correspondentes à forma da dependência da atividade no ponto crítico:

$$f(\sigma_c, r \rightarrow 0) = \sqrt{\frac{r\tau}{n-1}} \sim r^{1/2}, \quad (2.19)$$

$$f(\sigma > \sigma_c, 0) = \frac{\sigma - \sigma_c}{\sigma(n-1)} \sim (\sigma - \sigma_c)^1. \quad (2.20)$$

onde $\sigma_c = 1$. A primeira expressão nos leva ao prometido expoente de Stevens enquanto a segunda confirma a existência de um expoente crítico para $(\sigma - \sigma_c)$.

(a) Escala lineal

(b) Escala logarítmica

Figura 2.8 – Atividade média em função do estímulo externo para diferentes valores de σ na rede aleatória de Erdős-Rényi em escala vertical (a) linear, e (b) logarítmica. Pontos segundo simulações feitas com redes de 10^5 neurônios, conectividade média $K = 10$, número de estados $n = 5$ e taxas de ramificação desde $\sigma = 0.0$ até $\sigma = 2.0$ em passos de 0.2 . Linhas segundo a aproximação de campo médio (2.18).

CAPÍTULO 3

NOVAS REDES

Now we are close to knowing just about everything there is to know about the pieces. But we are as far as we have ever been from understanding nature as a whole.

Albert-László Barabási - Linked: the new science of networks, 2002.

A rede aleatória usada no modelo original, KC2006, apresenta características favoráveis para obter resultados analíticos, no entanto esta simplicidade tem um custo: a falta de concordância com a maioria das redes neurais observadas. Gostaríamos então pesquisar detalhadamente o que acontece com outras topologias que descrevam de forma mais realista as redes presentes no sistema nervoso. Atualmente não temos pleno conhecimento do tipo de rede existente nos sistemas neurais biológicos, porém, estamos perto de tal objetivo graças aos avanços tecnológicos da última década. Não obstante, mesmo se tivéssemos tal conhecimento, seria uma sorte muito grande se estas redes encaixassem-se numa das topologias formalmente propostas. Uma aproximação que resulta mais viável consiste em computar e medir diversas grandezas de interesse e compara-las a fim de contrastar as redes teóricas conhecidas com as medições experimentais. Neste capítulo vamos pesquisar a dinâmica do KC2006 embebida nas duas redes mais usadas em simulações na atualidade, a rede de mundo pequeno de Watts-Strogatz e a rede livre de escala de Barabási-Albert.

3.1 Rede de mundo pequeno

A primeira rede que vamos analisar é a rede de mundo pequeno de Duncan Watts e Steven Strogatz, (60). Em adiante, vamos denotar às redes de Watts-Strogatz como redes de mundo pequeno ou redes WS. Mesmo que estas redes já foram consideradas na literatura, (61), nós vamos fazer um estudo sistemático das características psicofísicas, focando-nos na faixa dinâmica e no expoente de Stevens. As redes de mundo pequeno tem uma curta distância média entre qualquer par de nodos o que é conhecido como o fenômeno de mundo pequeno ou dos seis graus de separação. Existem muitas redes que satisfazem a condição de mundo pequeno, por exemplo a rede aleatória da seção anterior. No entanto, as redes WS caracterizam-se por ter, além da curta distância média, um alto coeficiente de clusterização, tal como acontece com as redes regulares, as redes de proteínas, as redes sociais e a rede neural do *C. Elegans* entre outras, (60). Isto se consegue por meio de um parâmetro β que caracteriza a aleatoriedade da rede, conhecido como probabilidade de reconexão (do inglês *rewiring probability*). Assim, uma rede WS com $\beta = 0$ é um anel onde cada nodo está conectado aos K nodos próximos e portanto é uma rede regular altamente clusterizada e com uma distância média da ordem do tamanho da rede (ver apêndice B). No outro extremo, uma rede WS com $\beta = 1$ é uma rede aleatória muito similar à da seção anterior, com pouca clusterização e com uma curta distância média entre neurônios, $L \sim \ln(N)/\ln(K)$. No meio, $0 < \beta < 1$, o parâmetro β é a probabilidade de trocar cada uma das conexões do anel regular por uma conexão aleatória. Encontra-se que, quando β afasta-se levemente de zero, a distância média L diminui consideravelmente enquanto que o coeficiente de clusterização permanece igual surgindo assim o efeito de mundo pequeno refletido numa curta distância média em redes altamente regulares ou clusterizadas.

Uma característica evolutivamente desejável que possuem as redes de mundo pequeno é o seu pouco custo de conexão (do inglês *wiring cost*), o que tem relação com o comprimento dos meios de conexão (dendritos e axônios, por exemplo) necessários para reproduzir uma certa topologia abstrata num espaço físico. Por outra parte, as redes WS, ao representar um compromisso entre aleatoriedade e regularidade, podem ser relevantes em sistemas onde existem

Figura 3.1 – Deslocamento do ponto crítico no anel regular (WS, $\beta = 0$) devido à conectividade. Simulações numa rede de 10^4 neurônios com 5 estados do neurônio e conectividades $K = 10, 20, 40$ e 80 . O valor da razão de ramificação crítica, σ_c , aumenta drasticamente em função da conectividade, especialmente para as conectividades menores. Para redes com este tamanho, o ponto crítico aparece melhor definido nas redes com maior conectividade.

poucas chances de encontrar uma conexão direta entre elementos espacialmente afastados.

Para começar a estudar o comportamento das redes WS primeiro devemos encontrar o ponto crítico. Em geral nada nos induz a acreditar que o valor crítico da razão de ramificação deva permanecer fixo em $\sigma_c = 1$ como ocorreu na rede aleatória. Ele vai depender, por suposto, da probabilidade de reconexão, β , como veremos adiante mas também pode em princípio depender de qualquer um de nossos parâmetros habituais. Uma forma de estimá-lo é calcular a atividade média em função da razão de ramificação na ausência de estímulo externo, $f(\sigma, r \rightarrow 0)$, ou atividade média espontânea. Sabemos que na rede aleatória da seção anterior o ponto crítico encontra-se em $\sigma_c = 1$ independentemente do valor dos parâmetros. Um resultado não inteiramente mostrado é que a mesma situação apresenta-se com a rede aleatória WS ($\beta = 1$). No entanto, isto não acontece no outro extremo, o anel regular ($\beta = 0$). Aliás, o valor da razão crítica depende de todos os parâmetros.

Primeiro, a posição do ponto crítico nas redes WS, e consequentemente a existência da fase ativa (tal que $f > 0$), depende fortemente da escolha da conectividade média, K . Com os parâmetros usados no KC2006, (28), a fase ativa no anel regular só aparece para taxas de ramificação maiores a $\sigma_c \approx 2.5$ como se observa na figura 3.1. A medida que a conectividade

Figura 3.2 – Deslocamento do ponto crítico no anel regular (WS com $\beta = 0$) em função do número de estados dos neurônios, n . As curvas mostram o produto $n f$, onde n é o número de estados e f é a atividade espontânea em função da razão de ramificação, σ , para $n = 2, 5$ e 10 estados.

aumenta, a razão de ramificação crítica diminui. Observe como a mudança do ponto crítico é mais rápida para valores pequenos da conectividade, isto é, o deslocamento é maior de $K = 10$ para $K = 20$ do que de $K = 40$ a $K = 80$. Existe além uma suavização do ponto crítico (isto é, uma transição contínua entre a fase quiescente e a fase ativa) para $K \approx 10$ em relação às redes com conectividades maiores, mas isto interpreta-se como um efeito do tamanho finito da rede. Apesar de todas as redes terem o mesmo número de neurônios, o número total de conexões é igual a $KN/2$ e observamos que as redes na figura com conectividade maior, e portanto um número total de conexões maior, apresentam um ponto crítico melhor definido, isto é, uma descontinuidade na derivada da atividade espontânea.

Observemos agora o que acontece com o anel regular quando mudarmos o número de estados, n , dos neurônios ($n = 1$ estado quiescente $+1$ estado excitado $+(n - 2)$ estados refratários). Na figura 3.2 apresenta-se a atividade média espontânea para redes com diferentes números de estados dos neurônios. Para uma melhor comparação, cada uma das curvas foi multiplicada pelo respectivo n , já que, como sabemos da rede aleatória, ele impõe uma “escala global” sobre as curvas estímulo-resposta e, em particular, define o valor máximo na saturação.* Se evidencia um deslocamento do ponto crítico para valores maiores da razão de ramificação a

*Porém, vimos da aproximação de campo médio que na rede aleatória a atividade espontânea é inversamente proporcional a $n - 1$.

Figura 3.3 – Diagrama de fase da rede de mundo pequeno, região sub-crítica (preta) e super-crítica (verde) em função do logaritmo do parâmetro de reconexão, $\log(\beta)$, na horizontal e da razão de ramificação, σ , na vertical. Atividade média para redes de 10^4 neurônios, conectividade média $K = 100$ e $n = 5$ estados. A cor corresponde à atividade no centro de cada quadro.

medida que se aumenta o número de estados. Igualmente, o ponto crítico fica cada vez menos definido e para a curva com $n = 10$ estados se tem uma transição muito suave e contínua.

A transição entre a rede totalmente regular e a rede totalmente aleatória mostra comportamentos ainda mais interessantes. Fixando todos os outros parâmetros, vamos analisar a transição de fase das redes WS em função da probabilidade de reconexão, β . Podemos recopilar as curvas de atividade média espontânea em função da razão de ramificação para redes com diferentes probabilidades de reconexão, $f(\sigma, r \rightarrow 0; \beta)$, e obter uma aproximação grosseira a um “diagrama de fase” da atividade como se mostra na figura 3.3. Nesta figura se varrem os valores da probabilidade desde $\beta = 1$ (rede aleatória) até $\beta = 10^{-4}$ (quase o anel regular). Em particular encontra-se que se tem uma forte mudança no perfil da atividade com valores baixos da probabilidade de reconexão. Devido a que as mudanças ocorrem para valores muito pequenos de β , resulta mais ilustrativo graficar a escala horizontal contra o logaritmo de β . Vemos o contraste entre a rede aleatória e a rede regular. Por uma parte, para valores grandes da probabilidade de reconexão ($\beta > 0.1$) a transição ocorre numa razão

pequena, perto de um, $\sigma_c \approx 1$, e fica claramente definida. Pelo contrario, a medida que nos aproximamos ao anel regular ($\beta \rightarrow 0$) o ponto crítico fica cada vez mais difuso ficando em torno de $\sigma_c = 1.2$ no anel regular para os parâmetros escolhidos. Curiosamente parece que para valores muito pequenos de β a região da transição que marca a incerteza em σ_c , isto é, onde a atividade toma valores pequenos mas não nulos, aumenta consideravelmente. Compare por exemplo as colunas de $\beta = 10^{-3.5}$ e $\beta = 10^{-4}$. Vamos deixar uma outra observação sobre esta figura para o capítulo 5.

Assim, em relação ao efeito de mundo pequeno (60), numa rede totalmente clusterizada precisa-se excitar um número maior de neurônios a fim de manter uma atividade estável (crítica ou super-crítica). No entanto, com umas *poucas* conexões de longo alcance, $\beta \approx 0.1$, o número de neurônios que devem ser excitados diminui drasticamente já que a atividade espalha-se para outras regiões da rede. Parece ser então que a dinâmica neural (atividade) teria o mesmo comportamento que algumas propriedades topológicas (efeito de mundo pequeno). Podemos racionalizar o deslocamento da razão crítica como uma competição entre a clusterização, representada pela probabilidade β , o tamanho da vizinhança, representado pela conectividade K , e a “fração da vida útil” de um neurônio, representado pelo número de estados n . Este argumento será desenvolvido no capítulo 5. Passemos seguidamente às curvas estímulo-resposta das redes WS. Com o conhecimento anterior, procedemos a simular a dinâmica KC2006 com os parâmetros usuais na faixa de taxas de ramificação entre $\sigma = 0.7$ e $\sigma = 1.7$ avançando 0.1 de uma curva á seguinte. Estas curvas para diferentes valores da probabilidade de reconexão, β , apresentam-se no apêndice C nas figuras C.1 e C.2 em escala lineal e logarítmica. Elas apresentam características qualitativamente similares às das curvas do modelo original.

O comportamento crítico merece uma análise mais cuidadosa. A partir das curvas de faixa dinâmica (apresentadas em breve) podemos aproximar-nos ao valor crítico da razão de ramificação supondo que esta corresponde ao maior valor da faixa dinâmica. Este procedimento brinda-nos uma estimativa mais precisa da razão de ramificação crítica para cada uma dos parâmetros do que, por exemplo, olhar as curvas de atividade espontânea[†], devido a que nestas redes a faixa dinâmica apresenta um pico bem definido. Com os pares (β, σ_c) obtidos procedemos a calcular as correspondentes curvas estímulo-resposta, as quais apresentam-se na figura 3.4. Neste caso, diferentemente das curvas “quase-críticas” das figuras C.1 e C.2,

[†]No entanto, isto também foi feito, verificando os valores acima.

Figura 3.4 – Curvas críticas nas redes de mundo pequeno de Watts-Strogatz. Para cada valor de β foi escolhida a curva com a maior faixa dinâmica. As linhas grossas correspondem ao melhor ajuste das curvas extremas ($\beta = 0$ e $\beta = 1$) e estão dadas pelas expressões $f(r) = 0.28r^{0.34}$ (azul) e $f(r) = 0.41r^{0.49}$ (vermelha). Atividade média em função da intensidade do estímulo para redes de 10^4 neurônios, conectividade média $K = 100$ e $n = 5$ estados. Às curvas com probabilidades de reconexão $\beta = 1.0, 10^{-1}, 10^{-2}, 10^{-3}, 10^{-4}$ e 0.0 , correspondem respectivamente as taxas de ramificação críticas, $\sigma_c = 1.0, 1.075, 1.175, 1.2, 1.2$ e 1.2 .

todas as curvas assemelham uma lei de potência. No entanto observamos uma característica interessante desde o ponto de vista psicofísico, *na criticalidade se tem leis de potência com expoentes de Stevens diferentes de $1/2$* . Isto explicaria a existência dos diversos expoentes encontrados nos sistemas sensoriais, algo que não era possível com o modelo KC2006 original. Em particular, fitando as curvas da figura 3.4 no intervalo mostrado, obtemos as leis de potencia representadas pelas linhas grosas correspondentes aos expoentes de Stevens $\alpha = 0.34$ (linha azul) para $\beta = 0$ e $\alpha = 0.49$ (linha vermelha) para $\beta = 1$. Vemos que a medida que diminuimos a probabilidade de reconexão, diminuimos também o valor do expoente o que nos induz a pensar que as redes WS mais regulares terão uma faixa dinâmica maior.

A faixa dinâmica das redes de mundo pequeno é enorme, a maior das três redes sem modificações. Como se aprecia na figura 3.5, a medida que se diminui o parâmetro β se aumenta o valor máximo da faixa dinâmica. Para todas as redes observamos um pico bem definido da faixa dinâmica na razão de ramificação crítica, este pico é mais agudo em redes com valores menores de β . Assim, nas redes WS podemos usar a faixa dinâmica, uma magnitude trazida da psicofísica e em certo sentido arbitrária, como um indicador confiável (mas com enorme custo computacional) da posição do ponto crítico. O comportamento das redes de

Figura 3.5 – Faixa dinâmica nas redes de mundo pequeno para vários valores da probabilidade de reconexão, $\beta = 1.0, 10^{-1}, 10^{-2}, 10^{-3}, 10^{-4}$ e 0.0 . Simulações com redes de $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e número de estados $n = 5$. Curvas com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.7$ até $\sigma = 1.7$ em passos de 0.1 e outros valores de relevância.

mundo pequeno caracterizadas pelo parâmetro β parece conciliar duas observações prévias, em primeiro lugar, a faixa dinâmica da rede aleatória Erdős-Rényi do modelo KC2006 não ultrapassa os 27 dB, por outra parte, modelos de redes hipercúbicas *determinísticas* tem apresentado faixas dinâmicas de quase 40 dB, (31), na maioria dos casos não num valor ‘crítico’ mas numa faixa de valores do parâmetro de acoplamento. Em tais redes o expoente de Stevens satisfaz a relação $m = 1/(1 + d)$, sendo d a dimensionalidade da rede. Uma comparação mais direta com as redes hipercúbicas não é possível entanto se desconheça a relação entre o parâmetro livre G utilizado em (31) e a razão de ramificação (probabilística) σ . Observe-se que a distribuição de conectividade $P(K_i)$ de uma rede Watts-Strogatz está entre uma binomial e uma delta centrada na conectividade média K o que é, em geral, uma

Figura 3.6 – Esquerda: Atividade na rede livre de escala para vários tamanhos de rede. A atividade média em função da razão de ramificação mostra a aparição de um ponto crítico bem definido para redes de tamanho $\mathcal{O}(10^5)$. Redes com $n = 10$ estados construídas adicionando $e = 2$ conexões (arestas) por cada novo neurônio. Direita: a atividade espontânea depende levemente do número de arestas, e . Redes de $N = 10^5$ neurônios, $n = 10$ estados e número de conexões novas, $e = 2, 4$ e 8 .

distribuição estreita. Na seção seguinte vamos ver uma rede com uma comprida distribuição de conectividade na qual, pelo contrário, a transmissão da atividade é facilitada e se tem uma diminuição no valor do ponto crítico σ_c .

3.2 Rede livre de escala

A rede livre de escala (em adiante, rede BA) foi introduzida por Albert-László Barabási e Réka Albert, (58). Eles conseguiram gerar um tipo de rede no qual a distribuição de conectividade esta dada por uma lei de potência mediante um simples algoritmo de crescimento da rede com conexão preferencial aos nodos que já estivessem mais conectados (ver apêndice B). Estritamente falando, a rede livre de escala de Albert-László Barabási e Réka Albert não é novidade nenhuma, ela já foi estudada em dois trabalhos independentes, (46), (47). Coincidentalmente, estes trabalhos pesquisaram numericamente redes de até 10^4 neurônios, porém, enxergando valores do estímulo exterior, $r = 10^{-5}$. Estes estímulos tão baixos alcançam o limiar do regime finito das redes que foi discutido na seção 2.2.4. Neste trabalho, pelo contrário, vamos usar em geral redes de $N = 10^5$ neurônios as quais apresentam uma leve diferença.

Figura 3.7 – Atividade na redes livre de escala para diferentes números de estados n . À esquerda, atividade espontânea. À direita, atividade espontânea multiplicada pelo respectivo número de estados, $nf(\sigma, 0)$, observe a superposição de todas as curvas exceto a da rede sem estados refratários. Simulações com redes de $N = 10^5$ neurônios, $e = 2$ arestas agregadas por cada novo neurônio e número de estados $n = 2, 5$ e 10 .

Observe por exemplo a atividade espontânea para diversos tamanhos da rede na figura 3.6, a curva de atividade, assim como o ponto crítico só ficam razoavelmente bem definidos na rede de 10^5 neurônios. Para $N = 10^5$ a criticalidade encontra-se em $\sigma_c \approx 0.40$. Para redes menores este valor aumenta, (46), (47). Na figura 3.6 mostra-se também a dependência da atividade espontânea com o número de arestas e adicionadas por cada novo nodo. Lembre-se o leitor que, para redes grandes o suficiente, tais como as utilizadas, a conectividade esta relacionada ao número de arestas segundo $K = 2e$, o que permite-nos comparar-as com as outras redes. Observamos que existe uma dependência, porém muito fraca, da atividade respeito à conectividade, no entanto não podemos afirmar isto da posição do ponto crítico.

O parâmetro livre restante é o número de estados do neurônio, n . Já temos ciência de que uma comparação direta da atividade média espontânea não brinda informação muito clara devido à diferença nos tamanhos das curvas como se mostra na figura 3.7 à esquerda. Procedemos então a multiplicar cada curva por um fator *a priori* desconhecido. Igual que nas redes WS, vamos escolher este fator como sendo o número de estados, n , como se mostra na figura 3.7 à direita. Surpreendentemente obtemos uma superposição bastante exata de três curvas consideradas, a saber, a atividade para $n = 5$, $n = 10$ e $n = 20$. Isto não acontece nas redes com $n = 2$ estados, isto é, aquelas nas quais não existem estados refratários.

As curvas estímulo-resposta das redes BA a primeira vista não apresentam muitas diferenças (ver figura C.3 no apêndice C) aparte de talvez a inclinação da curva “quase crítica” ($\sigma = 0.4$) no caso da rede com $e = 2$ (em geral, a inclinação da curva crítica é igual a $1/2$).

Figura 3.8 – Faixa dinâmica da rede livre de escala para vários valores do número de arestas, $e = 2, 10$ e 20 . Simulações com redes de $N = 10^5$ neurônios, número de estados $n = 5$ e taxas de ramificação desde $\sigma = 0.0$ até $\sigma = 1.0$ em passos de 0.1 .

Consideremos por último a faixa dinâmica que se obtém a partir dos dados da figura C.3 para redes com diferentes conectividades. Na figura 3.8 podemos ver como a faixa dinâmica não mostra um pico pronunciado, a diferença das outras redes. Mais importante ainda é observar que o valor máximo na rede com $e = 2$ fica em torno de $\sigma = 0.6$, longe do valor que consideramos crítico. Mesmo que não sabemos se existe um deslocamento da razão crítica devido ao número de arestas, e , caso que existir, este resultaria sendo muito leve e podemos afirmar que *o máximo arredondado da curva de faixa dinâmica não corresponde à criticalidade*. Igualmente, para $e = 10$ se tem um máximo arredondado ao redor de $\sigma = 0.5$. Somente para redes com $e = 20$ voltamos ao caso de um pico localizado no valor crítico da razão de ramificação. A anterior análise corresponde à região super-crítica, $\sigma > \sigma_c$, pelo contrario, na região sub-crítica temos o comportamento habitual e idêntico nas três redes. Além disto, destaca-se que o valor máximo da faixa dinâmica não supera os 20 decibéis.

CAPÍTULO 4

AVALANCHES

No wind had blown for weeks, and each bough was fully freighted. Each time he had pulled a twig he had communicated a slight agitation to the tree-an imperceptible agitation, so far as he was concerned, but an agitation sufficient to bring about the disaster. High up in the tree one bough capsized its load of snow. This fell on the boughs beneath, capsizing them. This process continued, spreading out and involving the whole tree. It grew like an avalanche, and it descended without warning upon the man and the fire, and the fire was blotted out!

Jack London - To Build A Fire, 1908.

Nós podemos fazer várias análises estatísticas da dinâmica das redes, aliás, nem precisamos da dinâmica para as análises estatísticas, como se mostra no apêndice B, simplesmente podemos estudar a estatística da rede. Mas na realidade, nós não dispomos disso. Quando um ser nasce e cresce, a rede neural criada é uma realização única que, de qualquer jeito, precisa ser boa o suficiente para servir às necessidades e garantir a sobrevivência desse ser. Igualmente, quando tal ser percebe o seu entorno, ele não dispõe de muitas realizações para obter uma média. Com isto em mente, vamos explorar agora a dinâmica propriamente dita, isto é, a evolução no tempo da atividade neural. Conforme mostrou a figura 2.3, a atividade para $\sigma \leq \sigma_c$ consiste em breves períodos de atividade separados por longos períodos inativos, portanto vamos obter um valor evanescente da atividade média, f . Por outra parte, para $\sigma \geq \sigma_c$, é possível excitar a rede inteira fazendo o número médio de neurônios excitáveis ser infinito no limite termodinâmico. Na prática este valor está limitado pelo tamanho finito

da rede usada. No ponto crítico se satisfazem ambas condições. Isto é possível já que na grande maioria dos casos vamos ter poucos neurônios ativos mas esporadicamente teremos uma atividade que espalha-se a um número de neurônios da ordem do tamanho da rede.

Neste capítulo estamos focados na dinâmica das **avalanches** definidas como os padrões de atividade devidos a uma *única* excitação externa*. Esta situação evita-nos lidar com a possível interferência de duas frentes de atividade causadas por diferentes estímulos externos o que nos permite algum avanço analítico, especialmente em certas redes. Vamos definir então o **tamanho** da avalanche, s , como sendo o número total de neurônios excitados a partir de um único neurônio inicialmente excitado,

$$s = \sum_{t'=0}^t \sum_{i=1}^N \delta(x_i(t'), 1), \quad (4.1)$$

onde definimos t como sendo a **duração** da avalanche, que corresponde ao período de tempo no qual se tem neurônios ativos. Assim, por meio de simulações vamos estimar as distribuições de probabilidade do tamanho e do tempo das avalanches, $P(s)$ e $P(t)$. Igualmente vamos estimar as distribuições cumulativas, por exemplo a distribuição cumulativa do tamanho definida como,

$$P_c(s) = \int_s^\infty P(s') ds'. \quad (4.2)$$

As distribuições cumulativas obtidas a partir de um número finito de simulações resultam de grande utilidade já que a diferença das distribuições de probabilidade, não dependem da escolha de *bins* e são sempre contínuas o que facilita a obtenção de certas grandezas. Observaremos que ao redor da criticalidade estas distribuições estendem-se até grandes valores, por exemplo tamanhos da avalanche quase do tamanho da rede, por isto elas são conhecidas como distribuições de cauda longa (do inglês, *long tail*). Tal característica poderia estar relacionada com a otimização de certas grandezas como por exemplo a capacidade de transmissão de informação. Um trabalho recente realizado por Thiago Mosqueiro e Leonardo Maia desenvolve em detalhe esta idéia, (66).

No ponto crítico em particular, os resultados analíticos do processo de contato na grade de Bethe predizem uma distribuição do tamanho das avalanches em forma de **lei de potência**.

*Na literatura as vezes utiliza-se o termo avalanche restritamente para os padrões de atividade seguindo uma certa distribuição, nós o usamos num sentido mais geral por economia da linguagem.

Em tal caso estamos interessados no expoente desta lei de potência tanto para o tamanho como para o tempo. Por outra parte, este comportamento já foi medido experimentalmente no cortex cerebral do rato usando um arranjo bidimensional de elétrodos (*multi-electrode array* ou MEA), primeiro *in vitro*, (36), e posteriormente *in vivo*, (65), encontrando nos dois casos uma regime de lei de potência para o número de elétrodos com expoente $-3/2$. Este importante resultado será verificado no modelo KC2006 a continuação. Outras grandezas que podemos calcular são os momentos de cada distribuição, no entanto, vamos focar-nos no **segundo momento**, (64),

$$\chi_s(\sigma) = \int_0^\infty s^2 P(s) ds. \quad (4.3)$$

aclara-se que o segundo momento é obtido diretamente das simulações sem recorrer às distribuições de probabilidade. Se no limite termodinâmico temos uma lei de potência indo até infinito, o segundo momento diverge, assim como todos os momentos de ordem superior da lei de potência[†], porém, podemos investigar a *forma* como ela diverge ao aproximar-se ao ponto crítico em procura de mais um expoente crítico. Considerando à média como uma *escala caraterística* da distribuição podemos interpretar este comportamento como um reflexo de uma importante caraterística da lei de potência: a perda de uma escala caraterística ou *invariância de escala*. Por exemplo, não é possível saber que porção da função se mostra numa determinada figura sem olhar os eixos, ou matematicamente, para uma distribuição da forma $P(x) \sim x^{-a}$,

$$\frac{P(kx)}{P(x)} = k^{-a}, \quad (4.4)$$

para qualquer ponto x . Fora da simples curiosidade, este comportamento é a base da complexidade. Em outros contextos, a invariância de escala poderia explicar a aparição de estruturas macroscópicas.

[†]Esta situação é similar ao que acontece quando tenta-se somar a serie infinita $S = 1 + \frac{1}{2} + \frac{1}{3} + \frac{1}{4} + \frac{1}{5} + \dots$, que é divergente mesmo que os termos decresçam.

Figura 4.1 – Tamanho das avalanches na rede aleatória de Erdős-Rényi para três taxas de ramificação. Acima: Densidades de probabilidade do tamanho da avalanche, as setas sinalam a raiz quadrada do tamanho médio, $\chi_s(\sigma)$ dado por (4.3). Embaixo: Densidades de probabilidade cumulativas, a linha reta de cor cinza corresponde à lei de potência com expoente $-1/2$. Simulações feitas com $N = 10^5$ neurônios, conectividade $K = 10$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação $\sigma = 0.8, 0.9$ e 1.0 .

4.1 Rede aleatória

Tal como aconteceu no capítulo 2, a rede aleatória de Erdős-Rényi resulta ideal para o estudo das avalanches por vários motivos. Já sabemos que a aproximação de campo médio brinda uma expressão analítica satisfatória da atividade média. Em particular vimos que o valor da razão de ramificação crítica, $\sigma_c = 1$, não depende de nenhum parâmetro. O fato

Figura 4.2 – Tempo das avalanches na rede aleatória de Erdős-Rényi para três taxas de ramificação. Acima: Densidades de probabilidade do tempo da avalanche, as setas sinalam a raiz quadrada do tempo médio, $\chi_t(\sigma)$ dado por (4.3). Embaixo: Densidades de probabilidade cumulativas, a linha reta de cor cinza corresponde à lei de potência com expoente -1 . Simulações feitas com $N = 10^5$ neurônios, conectividade $K = 10$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação $\sigma = 0.8, 0.9$ e 1.0 .

de conhecer o valor exato da razão de ramificação crítica vai permitir-nos fazer testes de grande utilidade neste capítulo. Por outra parte, as avalanches na dinâmica do KC2006 (com pelo menos um estado refratário) na rede aleatória podem ser identificadas com o processo de contato na grade de Bethe ou árvore de Cayley para o qual também existem resultados analíticos. Em particular, se prediz que o tamanho das avalanches segue uma lei de potência com expoente $-3/2$, resultado que pode ser encontrado na literatura, (64).

Começamos com o tamanho das avalanches, na figura 4.1 apresentam-se as simulações feitas com três redes: duas sub-críticas, $\sigma = 0.8$ e $\sigma = 0.9$ e uma crítica, $\sigma = 1$. Observamos que, quanto menor é o valor da razão de ramificação, menor é a possibilidade de gerar uma

Figura 4.3 – Médias das avalanches, $\chi(\sigma)$, na rede aleatória de Erdős-Rényi. Acima: Tanto a média do tamanho (pontos laranja) como a média do tempo (pontos azuis) divergem ao aproximar-se ao ponto crítico $\sigma_c = 1$. Embaixo: Graficando as médias contra a distância ao ponto crítico, $(\sigma_c - \sigma)$, encontra-se uma lei de potência. Simulações feitas com $N = 10^5$ neurônios, conectividade $K = 10$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.9$ até 1.0 em passos de 0.01.

avalanche de grande tamanho. A distribuição de probabilidade para redes sub-críticas tem inicialmente a forma de uma lei de potência que para tamanhos maiores toma a forma de uma queda exponencial. A medida que nos aproximamos ao ponto crítico, o regime de queda exponencial aparece para tamanhos cada vez maiores até desaparecer por completo na criticalidade, na qual se tem uma lei de potência perfeita. Observe-se que as distribuições de probabilidade ficam um pouco difusas no final, isto deve-se ao fato de ter cada vez menos amostras com as quais construir a função. Consideremos a continuação as distribuições cumulativas. No caso dos tamanhos observamos uma evidente e consistente lei de potência por quase quatro décadas. Ao ser a integral da distribuição de probabilidade, a distribuição cumulativa de uma lei de potência possui um expoente uma unidade maior, assim, verificamos o expoente $-3/2$

observado experimentalmente graficando uma função com expoente $-1/2$.

Observando agora a distribuição dos tempos de avalanche (figura 4.2) encontramos o mesmo comportamento no entanto a lei de potência tem um expoente maior e portanto as avalanches não abrangem tantas ordens de grandeza quanto no caso dos tamanhos[‡]. Observe que as distribuições no tempo não ficam tão espalhadas como as do tamanho devido à mesma razão: ao ficar mais concentradas nos valores menores não têm muito lugar para se espalhar. A distribuição cumulativa permite-nos perceber que o regime de lei de potência aparece neste caso somente na região intermédia com um expoente igual a -2 para a probabilidade e -1 para a probabilidade cumulativa.

O segundo momento, (4.3), é uma medida do tamanho da distribuição. Nas distribuições das figuras 4.1 e 4.2 sinala-se com setas o valor da raiz quadrada deste momento. Pode ver-se que este aumenta a medida que a distância ao ponto crítico diminui e que o aumento é cada vez mais rápido. Já mencionamos que a distribuição em forma de lei de potência possui um momento infinito, no entanto, as curvas críticas possuem um momento finito devido ao tamanho de corte (igual ao número de neurônios da rede para a distribuição do tamanho). Estas observações verificam-se na parte de acima da figura 4.3 onde se observa um rápido aumento tanto do momento do tamanho como do momento do tempo (repare a escala vertical logarítmica). Uma forma mais sistemática de analisar o comportamento do momento consiste em grafica-lo contra a distância ao ponto crítico, $(\sigma_c - \sigma)$, (que chamaremos de **razão de ramificação reduzida**) já que suspeitamos a possibilidade de uma outra lei de potência, (64). As suspeitas resultam ser certas e a dependência dos momentos respeito a razão reduzida segue também uma lei de potência. Fitando os dados obtemos os expoentes críticos -2.2 para o tamanho e -0.94 para o tempo, os quais eventualmente podem ser usados em relações de escala analogamente a como já foi feito em modelos de percolação, (64). Conseguimos implementar este procedimento já que neste caso tivemos a grande fortuna de conhecer o valor exato da razão crítica, $\sigma_c = 1$ a partir da atividade espontânea tanto nas simulações como na aproximação de campo médio.

[‡]Isto explicaria por que as distribuições dos tempos não recebem a mesma atenção que as dos tamanhos.

Figura 4.4 – Avalanches nas redes WS. Apresentam-se as distribuições do tamanho (esquerda) e tempo (direita) das avalanches para quatro valores da probabilidade de reconexão. Na primeira fila mostram-se as densidades de probabilidade. Na segunda fila mostram-se as respectivas densidades de probabilidade cumulativas. Simulações feitas com $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação críticas $\sigma_c = 1.02, 1.075, 1.175$ e 1.23 e respectivas probabilidades de reconexão, $\beta = 1.0, 0.1, 0.01$ e 0.0 .

4.2 Rede de mundo pequeno

No capítulo anterior vimos que a rede WS apresenta características diferentes às esperadas a partir da rede aleatória. Vamos portanto estudar em detalhe os dois extremos, a saber, o limite da rede aleatória, $\beta = 1$, e o limite do anel regular, $\beta = 0$. Da região intermédia, $0 < \beta < 1$, somente apresentamos a figura 4.4, correspondente às avalanches nas redes que consideram-se críticas. Se utilizaram redes com probabilidades de reconexão $\beta = 1.0, 0.1, 0.01$ e 0.0 porque vimos que os resultados do capítulo anterior para probabilidades muito pequenas são similares aos da rede regular, $\beta = 0$. Em geral obtemos um comportamento similar das avalanches para todos os valores da probabilidade de reconexão exceto pela rede regular. Destaca-se a robusta lei de potência para todos os outros casos.

Figura 4.5 – Avalanches no anel regular (rede WS com $\beta = 0$). Apresentam-se as distribuições do tamanho (esquerda) e tempo (direita) das avalanches para três taxas de ramificação. Na primeira fila mostram-se as densidades de probabilidade. Na segunda fila mostram-se as respectivas densidades de probabilidade cumulativas. Simulações feitas com $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação $\sigma = 1.1, 1.15$ e 1.23 .

4.2.1 Limite das redes WS regulares

No capítulo anterior ressaltamos que, a medida que se diminui a probabilidade de reconexão β nas redes WS, a criticalidade fica cada vez menos claramente definida. Podemos esperar então certa dificuldade em identificar a razão crítica na distribuição de avalanches. Efetivamente, observemos o que acontece com as distribuições de probabilidade apresentadas na primeira fila da figura 4.5 com as três taxas de ramificação escolhidas. Vemos que, mesmo para as taxas que são com certeza sub-críticas, isto é, $\sigma = 1.1$ e $\sigma = 1.15$, a distribuição tanto do tamanho como do tempo das avalanches tem um perfil esquisito. A diferença, por exemplo, das redes aleatórias não existe uma queda exponencial e pelo contrario as curvas mostram que numa boa parte dos casos se têm avalanches de grande tamanho. Esta situação pode ser esclarecida observando as curvas de probabilidade cumulativa da segunda fila, onde pelo contrario se observa uma queda de forma exponencial mais cedo nas curvas sub-críticas. Observe

que a diferença da rede aleatória, a região plana da distribuição cumulativa de tempos crítica se mantém até os menores valores do tempo. Igualmente note-se que as três curvas estão bastante juntas, o que é de esperar-se levando em conta que a transição da fase quiescente à fase ativa é bastante suave.

Observando as distribuições de probabilidade esperaríamos que os segundos momentos também sejam consideráveis, o que efetivamente ocorre (figura C.4 no apêndice C), no entanto estes não parecem crescer tão abruptamente ao aproximar-se à criticalidade quanto no caso da rede aleatória como se aprecia olhando a escala vertical que contém somente um par de décadas. Isto mesmo fica evidente na segunda parte da figura C.4 onde não se vislumbra a lei de potência. No entanto, isto pode dever-se em parte ao fato de não conhecer o valor exato da razão de ramificação crítica. Descartamos a idéia de que este comportamento deva-se inteiramente a um efeito de tamanho finito (lembre-se que trabalhamos com redes WS de 10^4 neurônios) considerando que o mesmo não ocorre com os outros valores da probabilidade de reconexão como se observou na figura 4.4.

4.2.2 Limite das redes WS aleatórias

Uma primeira olhada às distribuições do tamanho das avalanches na figura 4.6 faria pensar que para a razão de ramificação $\sigma = 1.02$ caímos no regime super-crítico. Muito pelo contrario, observando as distribuições do tempo de avalanche pensaríamos que ainda nos encontramos no regime sub-crítico o que parece contraditório. Novamente são as curvas estímulo-resposta as que nos permitem resolver este dilema cuja solução é que estamos precisamente no valor crítico. Igualmente, as distribuições cumulativas de estas redes apresentam uma lei de potência bem definida num domínio muito grande, tanto para a distribuição do tamanho das avalanches, onde esta domina quase a curva inteira, quanto para a distribuição do tempo das avalanches, onde chega até os valores mínimos de tempo. Observe aqui também a grande diferença entre as curvas críticas e as sub-críticas. Os segundos momentos apresentam uma evidente divergência

Figura 4.6 – Avalanches na rede WS com $\beta = 1$. Apresentam-se as distribuições do tamanho (esquerda) e tempo (direita) das avalanches para três taxas de ramificação. Na primeira fila mostram-se as densidades de probabilidade. Na segunda fila mostram-se as respectivas densidades de probabilidade cumulativas. Simulações feitas com $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação $\sigma = 0.8, 0.9$ e 1.02 .

ao aproximar-se à razão de ramificação crítica (ver figura C.5 no apêndice). Mesmo com redes de 10^4 neurônios, o momento do tamanho atinge valores bastante altos, igualmente note que o aumento não é constante mas cresce aceleradamente a medida que nos acercamos ao valor crítico, a segunda figura confirma a presença das leis de potência. Destaca-se em particular o comportamento do momento do tempo, o qual cresce até valores bastante altos seguindo uma lei de potência quase perfeita. O ajuste neste caso gera um expoente de -1.09 , similar ao da rede aleatória de Erdős-Rényi. Neste caso sim poderíamos falar de um efeito de tamanho finito que faz o momento do tamanho em função da razão reduzida divergir levemente da lei de potência para valores perto da criticalidade.

Figura 4.7 – Avalanches na rede livre de escala. Apresentam-se as distribuições do tamanho (esquerda) e tempo (direita) das avalanches para três taxas de ramificação. Na primeira fila mostram-se as densidades de probabilidade. Na segunda fila mostram-se as respectivas densidades de probabilidade cumulativas. A pesar de ser distribuições de cauda longa não se evidenciam leis de potência. Simulações feitas com $N = 10^5$ neurônios, número de arestas agregadas por cada novo nodo $e = 2$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação $\sigma = 0.3, 0.35$ e 0.42 .

4.3 Rede livre de escala

A lei de potência na distribuição de avalanches é praticamente inexistente na rede livre de escala. Nós consideramos redes com $e = 2$ e $e = 10$ arestas por cada novo nodo encontrando a mesma situação, apresentamos os resultados para $e = 2$ na figura 4.7. Mesmo com redes sub-críticas, as distribuições do tamanho das avalanches lembram um comportamento super-crítico tal como ocorreu no anel regular, mas a diferença do anel regular, esta aparência em vez de ser desmentida é confirmada com as distribuições cumulativas. No entanto, nas distribuições dos tempos de avalanche isto somente ocorre na rede crítica. A situação parece um pouco mais otimista na hora de analisar os momentos, apresentados na figura C.6 do apêndice C se observa um crescimento do momento do tamanho até valores consideravelmente altos, num ritmo levemente mais rápido do que uma exponencial. Na parte da esquerda se encontra

novamente a discrepância com a lei de potência no momento do tamanho para valores baixos da razão reduzida. O momento do tempo, pelo contrario, satisfaz razoavelmente bem a forma de uma lei de potência no intervalo todo.

CAPÍTULO 5

CONCLUSÕES

*The truth is, we know so little about life,
we don't really know what the good news is and what the bad news is.*

Kurt Vonneguth - No country man, 2005.

Neste trabalho foram estudados os comportamentos da atividade neural no modelo KC2006 devidos à presença do ponto crítico. A transição de fase foi caracterizada numericamente no capítulo 3 descobrindo certa dependência respeito à topologia da rede. A dinâmica das avalanches, estudada no capítulo 4, verificou mediante simulações a existência de leis de potência das distribuições de probabilidade assim como o valor medido experimentalmente dos expoentes tanto do tamanho como do tempo da avalanche na rede aleatória. Em geral podemos concluir que a topologia da rede tem relevância, tanto desde o ponto de vista da psicofísica, onde se vêem mudanças na faixa dinâmica (e no caso da rede WS, da lei de Stevens) quanto no comportamento das avalanches, as quais apresentam uma grande diversidade incluindo regimes de leis de potência. Parte dos resultados do presente trabalho foram incluídos numa publicação apresentada na 10ª Conferência Brasileira de Dinâmica, Controle e Aplicações, DINCON 2011 (ver anexo D).

Os três tipos de rede estudados apresentaram dinâmicas com características diferentes, por exemplo, o valor crítico da razão de ramificação pode ser maior, menor ou igual à unidade dependendo da rede usada podendo depender também em certos casos dos parâmetros. En-

quanto as curvas estímulo-resposta na criticalidade tiveram sempre o perfil de uma função de Stevens-Hill com baixa inclinação, o estudo da faixa dinâmica revelou diferenças qualitativas e quantitativas entre as redes. A análise das avalanches é uma aproximação alternativa à dinâmica crítica das redes a qual tem a vantagem de não depender de um parâmetro externo, a saber, a intensidade do estímulo, r , e que nos brinda além um panorama mais detalhado da evolução temporal da atividade neural. Porém, não devemos renunciar às outras medidas. Por exemplo, o valor da razão de ramificação crítica precisa ser obtida a partir da atividade média, a qual desempenhou o papel do parâmetro de ordem. Neste sentido, verificamos um interessante resultado: a criticalidade (definida como a transição entre a fase quiescente e a fase ativa) não necessariamente implica uma lei de potência na distribuição de avalanches. Como corolário, as leis de potência nas distribuições do tamanho e do tempo de avalanche não necessariamente ocorrem no mesmo valor da razão de ramificação.

5.1 Rede aleatória

A rede aleatória de Erdős-Rényi do modelo original é o paradigma da simplicidade que permite-nos contrastar os resultados numéricos com as expressões analíticas conhecidas. Nesta rede a atividade se distribui homogeneamente o que permite-nos fazer úteis analogias com outros sistemas: as vezes camadas sucessivas de neurônios, as vezes a grade de Bethe, etc. Tal simplicidade reflete-se igualmente na independência dos resultados respeito aos parâmetros, especialmente o valor da razão crítica de ramificação, $\sigma_c = 1$. Um resultado analítico interessante foi obter, na aproximação de campo médio, os dois expoentes críticos para a atividade média: um relacionado com o estímulo externo, igual ao expoente de Stevens, e outro relacionado com a razão de ramificação reduzida,

$$f(\sigma_c, r \rightarrow 0) \sim r^{1/2}, \quad f(\sigma \rightarrow \sigma_c, 0) \sim (\sigma - \sigma_c)^1 \quad (5.1)$$

isto mostra a aparição de leis de potência para a atividade média na criticalidade. A aproximação de campo médio nesta rede concorda razoavelmente bem com as simulações justificando nossa visão de uma atividade homogênea.

Nestas redes se apresentam leis de potência claramente definidas nas distribuições tanto do tamanho como do tempo de avalanches quando a razão de ramificação assume o valor crítico. Na distribuição cumulativa do tamanho de avalanche esta lei de potência se mantém desde os tamanhos mínimos e persiste por quatro ordens de grandeza, de fato esta foi a lei de potência observada mais comprida, sendo que o tamanho das redes WS utilizadas era uma ordem de grandeza menor. Na distribuição do tamanho da avalanche, pelo contrario, a lei de potência não se manifesta para tempos muito pequenos. Verifica-se a predição para os expoentes críticos: $-3/2$ para o tamanho e -2 para o tempo. O fato de conhecer de antemão o valor exato da razão crítica a qual não depende dos parâmetros permitiu-nos estudar confidentemente a relação entre o segundo momento das distribuições de probabilidade e a razão reduzida. Esta análise rendeu frutos já que, como mostra a figura 4.3, existe uma clara lei de potência tanto para o segundo momento do tempo como para o do tamanho.

5.2 Rede de mundo pequeno

No que concerne à criticalidade nas redes WS, encontrou-se uma alta sensibilidade do ponto crítico respeito à probabilidade de reconexão β no sentido em que uma pequena fração de conexões de longo alcance ($\beta \approx 0$) diminui drasticamente o valor da razão de ramificação crítica. Isto evidenciou-se na necessidade de usar uma escala logarítmica na abscissa da figura 3.3. Este é um efeito benéfico da aleatoriedade. Podemos interpretar facilmente o aumento da razão de ramificação crítica nas redes de mundo pequeno respeito à da rede aleatória com a seguinte análise. Pensemos primeiro num sistema onde a atividade está sendo transmitida de uma camada de neurônios à seguinte e onde cada neurônio está conectado em princípio com todos os neurônios da seguinte camada (que estão quiescentes). Se a atividade encontra-se

distribuída ‘homogeneamente’ numa camada, podemos dizer que cada neurônio excitado tem a responsabilidade de excitar, na média, um neurônio na camada seguinte. Este é o caso do modelo de Haldeman-Beggs, (37), e devido ao baixo valor da atividade típica e às conexões de longo alcance também é o caso da rede aleatória. No caso contrário, se temos uma rede clusterizada, cada neurônio terá que excitar um número maior de neurônios para compensar o fato que estes já são vizinhos mútuos e portanto no seguinte passo temporal duas possíveis excitações por cada *motif* são efetivamente perdidas. Igualmente encontrou-se que no limite das redes WS regulares, a atividade depende fortemente tanto da conectividade K como do número de estados do neurônio, n , podemos fazer a seguinte análise. Numa rede altamente clusterizada, $\beta \rightarrow 0$, a atividade que encontra-se numa determinada região, ou *cluster* da rede provavelmente vai se espalhar aos neurônios do mesmo *cluster*. Quanto maior seja o número de estados, n , a cada passo vamos dispor de menos neurônios excitáveis e portanto precisaremos de uma razão de ramificação maior para manter uma atividade estável, em concordância com a figura 3.2. Algo similar acontece com a conectividade, a medida que aumentarmos o número de conexões existe uma maior chance de excitar neurônios afastados o que explica o comportamento observado na figura 3.1, note-se que a dependência com a conectividade não está relacionada simplesmente com a possibilidade de excitar *mais* neurônios já que a probabilidade de excitação, a razão de ramificação e a conectividade encontram-se relacionadas segundo a equação (2.12). Dado que estas situações ocorrem devido a clusterização, é de se esperar que a dependência com n e K desapareçam no limite de redes aleatórias, $\beta = 1$.

Dois problemas existentes nestas redes converteram-se numa interessante observação: o ponto crítico não aparece bem definido para redes com baixa conectividade*. Por outra parte, se aumentarmos a conectividade mantendo fixo o tamanho da rede vamos cair num problema de complexidade computacional, isto é, as simulações vão demorar um tempo muito maior. Acontece que se aumentarmos a conectividade e diminuirmos o tamanho da rede proporcionalmente a fim de manter o número de conexões, $KN/2$, constante podemos recuperar o ponto crítico sem maior custo computacional, o que faz pensar que importa mais o número total de conexões do que o número total de neurônios. Isto já foi mencionado na discussão da seção 3.1 concerniente à figura 3.2.

Uma importante conclusão para a psicofísica se obtém destas redes, *é possível obter*

*Com “baixa conectividade” estamos referindo-nos às redes com conectividade media $K = 10$, tal como a KC2006.

expoentes de Stevens diferentes a $1/2$ na criticalidade. No caso das redes WS a notícia pode ser recebida otimistamente ou pessimistamente. Deste um ponto de vista otimista, a faixa de expoentes obtidos, que va de 0.3 a 0.5 implica curvas estímulo resposta com menor inclinação o que permitiu as grandes faixas dinâmicas observadas. Desde um ponto de vista pessimista, gostaríamos, pelo contrario, ter achado curvas com maior inclinação, mais especificamente com expoente de Stevens igual a 0.6 já que assim poderíamos explicar o funcionamento do olfato (ver tabela 1.1). De qualquer forma concluímos que a topologia da rede tem uma influência sobre o valor do expoente. Neste sentido cabe ressaltar que o comportamento crítico brinda um fundamento teórico à onipresença das leis de potência na psicofísica sobre outras funções de ampla faixa dinâmica como a logarítmica.

As avalanches nas redes WS também apresentam um bom comportamento. Para todas as taxas de reconexão temos leis de potência na criticalidade, as quais distinguem-se claramente tanto nas distribuições de probabilidade quanto nas distribuições cumulativas por várias décadas. Uma exceção ocorre no limite das redes regulares, $\beta \rightarrow 0$, as quais não tem distribuições de probabilidade em forma de lei de potência. Neste caso as distribuições cumulativas ainda mostram uma região plana mas com uma baixa inclinação. Podemos concluir que, ao contrario da faixa dinâmica, a presença de avalanches livres de escala piora a medida que diminuimos a probabilidade de reconexão β como se pode observar na figura 4.4. No entanto este comportamento ainda poderia concordar com resultados experimentais. A distribuição cumulativa do tamanho muda mantendo uma região plana com uma inclinação que diminui a medida que nos aproximamos à rede regular. Curiosamente, o valor máximo do tamanho de avalanche se mantem consideravelmente alto até $\beta = 0.01$, diminuindo ainda mais a probabilidade β esta situação fica insustentável e o tamanho máximo diminui. Destaca-se a existência de leis de potência no limite das redes WS aleatórias mesmo para redes pequenas ($N = 10^4$, $K = 100$). Igualmente, os segundos momentos das distribuições não apresentam uma lei de potência bem definida e portanto não tentamos fita-las excetuando o momento do tempo de avalanche na rede WS aleatória.

5.3 Rede livre de escala

Um resultado previamente conhecido, (46), é que as redes livres de escala apresentam a menor razão crítica, $\sigma_c \approx 0.4$, e portanto podem ser consideradas como as mais ótimas para manter a atividade com poucas e fracas conexões. É razoável supor que este efeito deve-se à presença de *hubs* ou neurônios altamente conectados os quais podem ser facilmente excitados já que tem várias conexões entrantes e que podem excitar facilmente uma grande parte da rede já que tem várias conexões saíntes.

No que respeita à dependência da atividade espontânea com o número de arestas adicionadas, e , (proporcional à conectividade) a rede BA encontra-se num ponto médio: a diferença da rede aleatória ela depende da conectividade mas a dependência é muito fraca, em contraste com as redes WS. Porém, existe uma forte influência do número, e , de arestas sobre a faixa dinâmica, em particular na rede com $e = 2$ arestas a faixa dinâmica não é maximizada no ponto crítico e sim numa razão de ramificação maior. Este comportamento concorda qualitativamente com o observado em (46) e (66). Vemos como nestas redes a faixa dinâmica cresce aceleradamente para $\sigma < \sigma_c$ em todos os casos e assume comportamentos diferentes para $\sigma > \sigma_c$ dependendo do número de arestas e mas, em geral, com faixas dinâmicas altas.

A dependência respeito ao número de estados do neurônio, n , resulta ser muito mais interessante, descobriu-se que ao multiplicar as curvas de atividade média espontânea pelo respectivo número de estados, n , para redes com estados refratários estas ficam superpostas, o que não acontece com a curva para $n = 2$ (sem refratariedade), como se observa na figura 3.7. Mais importante do que a superposição, observe-se que existe um deslocamento da razão crítica *unicamente* para a rede com $n = 2$ o que significa que este caso é qualitativamente diferente, o que merece um tratamento analítico mais profundo, (67,68). Uma explicação heurística deste fenómeno (o deslocamento do ponto crítico para $n = 2$) é a seguinte. Considere a atividade envolvendo *hubs*. Se vários dos neurônios conectados ao *hub* encontram-se excitados, existe uma grande chance de excitar o *hub* no passo seguinte. Porém, se existirem estados refratários, no instante que o *hub* estiver excitado, as conexões aos neurônios previamente excitados serão perdidas e a transmissão da atividade ficará afetada. No entanto, sem estados refratários

poderíamos ter grupos de neurônios fazendo o papel de um “reservatório de atividade” no qual teríamos um *hub* que se mantém ativo por um maior tempo favorecendo a atividade da rede inteira. Propõe-se então num futuro avaliar a atividade individual dos neurônios em função da conectividade individual.

A dependência respeito a conectividade das redes WS e BA é qualitativamente consistente. Nos dois casos uma diminuição na conectividade diminui a atividade e puxa a fase ativa para valores maiores da razão de ramificação, o que faz sentido considerando que menos conexões por neurônio implicam menos chances de transmitir a atividade a uma região “interessante” da rede, efeito que é dramaticamente visível nas redes WS. Por outra parte, observou-se a mesma tendência ao duplicar o número de conexões: duplicar uma conectividade pequena causa um efeito maior do que duplicar uma conectividade grande, leve-se em conta que as conectividades consideradas são muito menores que os tamanhos das redes.

As avalanches na rede livre de escala apoiam fortemente nossa afirmação inicial respeito a que a criticalidade não necessariamente implica lei de potência nas avalanches. Da seção 3.1 sabemos com precisão o valor do ponto crítico mas as avalanches neste caso diferem enormemente da lei de potência, aliás, as distribuições do tamanho lembram o comportamento super-crítico. Somente distinguimos uma curva parecida à lei de potência: a distribuição do tempo para a razão sub-crítica $\sigma = 0.35$.

5.4 Posfácio

Vamos agora especular ingenuamente e sem intenção de ser rigorosos sobre as observações feitas. Podemos começar com o problema conhecido como *the mind-brain problem*, que já foi revisitado por David Chalmers. Onde esta a “mente”? É a mente uma consequência da organização geral do cérebro? Esta a mente contida no cérebro? Segundo Chalmers, a resposta é: não. Ela está distribuída entre o cérebro e o seu entorno. Desde este ponto de vista o processamento dos estímulos externos seria um problema ainda mais central.

As redes utilizadas foram escolhidas principalmente devido a sua popularidade na literatura e à simplicidade da implementação. Das redes complexas, elas são as mais geralmente usadas na modelagem de diversos sistemas. Em particular, as redes neurais mais simples que já foram mapeadas em detalhe apresentam as características da rede WS de mundo pequeno, a saber, uma distância média igual à da rede aleatória mas um coeficiente de clusterização maior. Igualmente existem fortes evidências do caráter livre de escala da conectividade funcional no cérebro. A forma simples como estas redes são definidas permite-nos criar varias realizações sem preocupar-nos dos detalhes. Neste projeto simplesmente abordamos as conexões elétricas entre neurônios, uma aproximação simplista, por dizer o menos, à verdadeira dinâmica de quaisquer redes neurais. Como já foi comentado existem não menos de 100 tipos de neurotransmissores atuando no cérebro. Cada um deles define uma dinâmica particular sobre uma rede particular. Nesse caso, poderíamos começar mudando as conectividades tanto de entrada como de saída para o qual íamos lançar mão de redes mais sofisticadas.

Respeito à rede WS, em particular à figura 3.3 podemos jogar a seguinte idéia. Se compararmos tal figura com a figura 2 do pioneiro trabalho de Watts e Strogatz (60) encontramos várias *semelhanças com o comportamento do coeficiente de clusterização*. A razão crítica, σ_c , mesmo que indefinida, parece ficar em torno de um valor constante desde $\beta = 0$ até $\beta \approx 10^{-2.5}$, o coeficiente de clusterização na sua vez fica constante até $\beta \approx 10^{-1.5}$. Posteriormente ambos sofrem uma queda fazendo uma curva convexa que finalmente vira concava bem perto de $\beta = 1$ (detalhe-se a similitude da atividade em $\beta = 10^{-0.5}$ e $\beta = 1$). Poderíamos então atrever-nos a afirmar que o valor do ponto crítico nas redes WS depende do coeficiente de clusterização e não de outras medidas como por exemplo a distância média, L .

REFERÊNCIAS

- 1 MANDELBROT, B. B. *The fractal geometry of nature*. New York: W.H. Freeman, 1983.
- 2 BAK, P. *How nature works*. New York: Copernicus, 1998.
- 3 BAK, P.; TANG, C.; WEISENFELD, K. Self-organized criticality: an explanation of $1/f$ noise. *Physical Review Letters*, v.59, n.4, p.381-384, Jan. 1987.
- 4 DICKMAN, R.; MUNOZ, M. A.; VESPIGNANI, A.; ZAPPERI, S. Paths to self-organized criticality. *Brazilian Journal of Physics*, v.30, n.1, p.27-41, Mar. 2000.
- 5 PURVES, D.; AUGUSTINE, G. J.; FITZPATRICK, D.; HALL, W. C.; LAMANTIA, A. -S.; MCNAMARA, J. O.; WILLIAMS, S. M. *Neuroscience*. 2nd. ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2000.
- 6 DAYAN, P.; ABBOTT, L. F. *Theoretical neuroscience: computational and mathematical modeling of neural systems*. Cambridge, Massachusetts: Mit Press, 2005.
- 7 IZHIKEVICH, E. M. *Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press, 2007.
- 8 PAIN, F.; L'HEUREUX, B.; GURDEN, H. Visualizing odor representation in the brain: a review of imaging techniques for the mapping of sensory activity in the olfactory glomeruli. *Cellular and Molecular Life Sciences*, v.68, n.16, p.2689-2709, Aug. 2011. DOI: 10.1007/s00018-

011-0708-4

- 9 HÄUSSER, M.; DPHIL, (Ed.). *Genes, photons, and electrons: new solutions for problems in systems neuroscience*. Washington, D.C.: Society for Neuroscience, 2010.
- 10 PUBLIO, R.; OLIVEIRA, R. F.; ROQUE, A. C. A computational study on the role of gap junctions and rod I_h conductance in the enhancement of the dynamic range of the retina. *PLOS ONE*, v.4, n.9, Sep. 2009. DOI: 10.1371/journal.pone.0006970.
- 11 LOWE, G. Electrical signaling in the olfactory bulb. *Current Opinion in Neurobiology*, v.13, n.4, p.476-481, Aug. 2003. DOI:10.1016/S0959-4388(03)00092-8
- 12 BOKIL, H.; LAARIS, N.; BLINDER, K.; ENNIS, M.; KELLER, A. Ephaptic interactions in the mammalian olfactory system. *Journal of Neuroscience*, v.21, n.20, RC173, Oct. 2001.
- 13 WACHOWIAK, M.; COHEN, L. B. Representation of odorants by receptor neuron input to the mouse olfactory bulb. *Neuron*, v.32, n.4, p.723-735, Nov. 2001. DOI: 10.1016/S0896-6273(01)00506-2
- 14 FRIED, H. U.; FUSS, S. H.; KORSCHING, S. I. Selective imaging of presynaptic activity in the mouse olfactory bulb shows concentration and structure dependence of odor responses in identified glomeruli. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.99, n.5, p.3222-3227, Mar. 2002. DOI: 10.1073/pnas.052658399
- 15 SACHSE, S.; GALIZIA, C. G. The coding of odour intensity in the honeybee antennal lobe: local computation optimizes odour representation. *European Journal of Neuroscience*, v.18, n.8, p.2119-2132, Oct. 2003. DOI: 10.1046/j.1460-9568.2003.02931.x
- 16 SPORS, H.; GRINVALD, A. Spatio-temporal dynamics of odor representations in the mammalian olfactory bulb. *Neuron*, v.34, n.2, p.301-315, Apr. 2002. DOI: 10.1016/S0896-6273(02)00644-X
- 17 ABRAHAM, N. M.; SPORS, H.; CARLETON, A; MARGRIE, T. W.; KUNER, T.; SCHAEFER, A. T. Maintaining accuracy at the expense of speed: stimulus similarity defines odor discrimination time in mice. *Neuron*, v.44, n.5, p.865-876, Dec. 2004. DOI:

10.1016/j.neuron.2004.11.017

18 WACHOWIAK, M.; ZOCHOWSKI, M.; COHEN, L. B.; FALK, CH. X. The spatial representation of odors by olfactory receptor neuron input to the olfactory bulb is concentration invariant. *Biological Bulletin*, v.199, n.2, p.162-163, Oct. 2000. DOI: 10.2307/1542876

19 JOHNSON, B. A.; LEON, M. Modular representations of odorants in the glomerular layer of the rat olfactory bulb and the effects of stimulus concentration. *The Journal of Comparative Neurology*, v.422, n.4, p.496-509, July 2000. DOI: 10.1002/1096-9861(20000710)422:4<496::AID-CNE2>3.0.CO;2-4

20 ANGIOY, A. M.; DESOGUS, A.; BARBAROSSA, I. T.; ANDERSON, P.; HANSSON, B. S. Extreme sensitivity in an olfactory system. *Chemical Senses*, v.28, n.4, p.279-284, May 2003. DOI: 10.1093/chemse/28.4.279

21 FIRESTEIN, S.; PICCO, C.; MENINI, A. The relation between stimulus and response in olfactory receptor cells of the tiger salamander. *Journal of Physiology*, v.468 p.1-10, Aug. 1993.

22 ROSPARS, J.-P.; LÁNSKÝ, P.; DUCHAMP-VIRET, P.; DUCHAMP, A. Spiking frequency versus odorant concentration in olfactory receptor neurons. *Biosystems*, v.58, n.1-3, p.133-141, Oct.-Dec. 2000. DOI: 10.1016/S0303-2647(00)00116-7

23 BOZZA, T.; FEINSTEIN, P.; ZHENG, C.; MOMBAERTS, P. Odorant receptor expression defines functional units in the mouse olfactory system. *The Journal of Neuroscience*, v.22, n.8, p.3033-3043, Apr. 2002.

24 OKA, Y.; KATADA, S.; OMURA, M.; SUWA, M.; YOSHIHARA, Y.; TOUHARA, K. Odorant receptor map in the mouse olfactory bulb: in vivo sensitivity and specificity of receptor-defined glomeruli. *Neuron*, v.52, n.5, p.857-869, Dec. 2006. DOI: 10.1016/j.neuron.2006.10.019

25 DEANS, M.R.; VOLGYI, B.; GOODENOUGH, D.A.; BLOOMFIELD, S.A.; PAUL, D.L. Synchronous activity of inhibitory networks in neocortex requires electrical synapses containing connexin36 *Neuron*, v.31, n.3, p.477-485, Aug. 2001. DOI: 10.1016/S0896-6273(01)00373-7

- 26 DEANS, M.R.; VOLGYI, B.; GOODENOUGH, D.A.; BLOOMFIELD, S.A.; PAUL, D.L. Connexin36 is essential for transmission of rod-mediated visual signals in the mammalian retina. *Neuron*, v.36, n.4, p.703-712, Nov. 2002, DOI: 10.1016/S0896-6273(02)01046-2
- 27 CLELAND, T. A.; LINSTER, C. Concentration tuning mediated by spare receptor capacity in olfactory sensory neurons: a theoretical study. *Neural Computation*, v.11, n.7, p.1673-1690, Oct. 1999. DOI: 10.1162/089976699300016188
- 28 KINOUCI, O.; COPELLI, M. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. *Nature Physics*, v.2, n.5, p.348-352, May 2006. DOI: 10.1038/nphys289
- 29 STEVENS, S. S. *Psychophysics: introduction to its perceptual, neural and social prospects*. New York: Wiley-Interscience, 1975.
- 30 COPELLI, M.; KINOUCI, O. Intensity coding in two-dimensional excitable neural networks. *Physica A*, v.349, n.3-4, p.431-442, Apr. 2005. DOI: 10.1016/j.physa.2004.10.043
- 31 RIBEIRO, T. L.; COPELLI, M. Deterministic excitable media under Poisson drive: power law responses, spiral waves, and dynamic range. *Physical Review E*, v.77, n.5, Part. 1, May 2008. DOI: 10.1103/PhysRevE.77.051911
- 32 CHIALVO, D. R. Critical brain networks. *Physica A*, v.340, n.4, p.756-765, Sep. 2004. DOI: 10.1016/j.physa.2004.05.064
- 33 FURTADO, L. S.; COPELLI, M. Response of electrically coupled spiking neurons: a cellular automaton approach. *Physical Review E*, v.73, n.1, Part. 1, Jan. 2006. DOI: 10.1103/PhysRevE.73.011907
- 34 GREENBERG, J. M.; HASTINGS, S. P. Spatial patterns for discrete models of diffusion in excitable media. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, v.34, n.3, p.515-523, 1978. DOI: 10.1137/0134040
- 35 STROGATZ, S. H. *Nonlinear dynamics and chaos*. Cambridge, Massachusetts: Westview Press, 2008.
- 36 BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *Journal of neu-*

rosience, v.23, n.35, p.11167-11177, Dec. 2003.

37 HALDEMAN, C.; BEGGS, J.M. Critical branching captures activity in living neural networks and maximizes the number of metastable states. *Physical Review Letters*, v.94, n.5, Feb. 2005. DOI: 10.1103/PhysRevLett.94.058101

38 LEWIS, T. J.; RINZEL, J. Self-organized synchronous oscillations in a network of excitable cells coupled by gap junctions. *Network Computation in Neural Systems*, v.11, n.4, p.299-320, Nov. 2000. DOI: 10.1088/0954-898X/11/4/304

39 LEWIS, T. J.; RINZEL, J. Topological target patterns and population oscillations in a network with random gap junctional coupling. *Neurocomputing*, v.38, p.763-768, June 2001. DOI: 10.1016/S0925-2312(01)00438-6

40 COPELLI, M.; ROQUE, A. C.; OLIVEIRA, R. F.; KINOUCI, O. Physics of psychophysics: Stevens and Weber-Fechner laws are transfer functions of excitable media. *Physical Review E*, v.65, n.6, Part. 1, June 2002. DOI: 10.1103/PhysRevE.65.060901

41 COPELLI, M.; OLIVEIRA, R. F.; ROQUE, A. C.; KINOUCI, O. Signal compression in the sensory periphery. *Neurocomputing*, v.65, p.691-696, June 2005. DOI: 10.1016/j.neucom.2004.10.099

42 REISERT, J.; MATTHEWS, H. Response properties of isolated mouse olfactory receptor cells. *Journal of Physiology*, v.530, n.1, p.113-122, Jan. 2001. DOI: 10.1111/j.1469-7793.2001.0113m.x

43 TOMARU, A.; KURAHASHI, T. Mechanisms determining the dynamic range of the bullfrog olfactory receptor cell. *Journal of Neurophysiology*, v.93, n.4, p.1880-1888, Apr. 2005. DOI: 10.1152/jn.00303.2004

44 CHATER, N.; BROWN, G. D. Scale-invariance as a unifying psychological principle. *Cognition*, v.69, n.3, p.B17-B24, Jan. 1999. DOI: 10.1016/S0010-0277(98)00066-3

45 FURTADO, L. S.; COPELLI, M. Response of electrically coupled spiking neurons: a cellular automaton approach. *Physical Review E*, v.73, n.1, Jan. 2006. DOI: 10.1103/Phys-

RevE.73.011907

46 COPELLI, M.; CAMPOS, P.R.A. Excitable scale free networks. *The European Physical Journal B*, v.56, n.3, p.273-278, Apr. 2007. DOI: 10.1140/epjb/e2007-00114-7

47 WU, A.; XU, X.; WANG, Y. Excitable Greenberg-Hastings cellular automaton model on scale-free networks. *Physical Review E*, v.75, n.3, Part. 1, Mar. 2007. DOI: 10.1103/Phys-RevE.75.032901

48 ZHANG, D.-Q.; MCMAHON, D. G. Direct gating by retinoic acid of retinal electrical synapses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.97, n.26, p.14754-14759, Dec. 2000. DOI: 10.1073/pnas.010325897

49 TRAUB, R. D.; SCHMITZ, D.; JEFFERYS, J. G. R.; DRAGUHN, A. High-frequency population oscillations are predicted to occur in hippocampal pyramidal neuronal networks interconnected by axoaxonal gap junctions. *Neuroscience*, v.92, n.2, p.407-426, 1999. DOI: 10.1016/S0306-4522(98)00755-6

50 NEWMAN, M. E. J. Power laws, Pareto distributions and Zipf's law. *Contemporary Physics*, v.46, n.5, p.323-351, Sep.-Oct. 2005. DOI: 10.1080/00107510500052444

51 BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *Journal of Neuroscience*, v.23, n.35, p.11167-11177, Dec. 2003.

52 SHEW, W. L.; YANG, H.; PETERMANN, T.; ROY, R.; PLENZ, D. Neuronal avalanches imply maximum dynamic range in cortical networks at criticality. *Journal of Neuroscience*, v.29, n.49, p.15595-15600, Dec. 2009. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.3864-09.2009

53 BOCCARA, N. *Modeling complex systems*. New York: Springer, 2004.

54 MARRO, J.; DICKMAN, R. *Nonequilibrium phase transitions in lattice models*. New York: Cambridge University Press, 2005.

55 NG, M.; ROORDA, R. D.; LIMA, S. Q.; ZEMELMAN, B. V.; MORCILLO, P. Transmission of olfactory information between three populations of neurons in the antennal lobe of the fly. *Neuron*, v.36, n.3, p.463-474, Oct. 2002. DOI: 10.1016/S0896-6273(02)00975-3

- 56 MEISTER, M.; BONHOEFFER, T. Tuning and topography in an odor map on the rat olfactory bulb. *The Journal of Neuroscience*, v.21, n.4, p.1351-1360, Feb. 2001.
- 57 FRIEDRICH, R. W.; KORSCHING, S. I. Combinatorial and chemotopic odorant coding in the zebrafish olfactory bulb visualized by optical imaging. *Neuron*, v.18, n.5, p.737-752, May 1997. DOI: 10.1016/S0896-6273(00)80314-1
- 58 BARABÁSI, A. -L.; ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. *Science*, v.286, n.5439, p.509-512, Oct. 1999. DOI: 10.1126/science.286.5439.509
- 59 ALBERT, R.; BARABÁSI, A. -L. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, v.74, n.1, p.47-97, Jan. 2002, DOI: 10.1103/RevModPhys.74.47
- 60 WATTS, D. J.; STROGATZ, S. H. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, v.393, n.6684, p.440-442, June 1998. DOI: 10.1038/30918
- 61 CHAVEZ, M.; BESSERVE, M.; VAN QUYEN, M. LE. Dynamics of excitable neural networks with heterogeneous connectivity. *Progress in Biophysics & Molecular Biology*, v.105, n.1-2, p.29-33, Mar. 2011. DOI: 10.1016/j.pbiomolbio.2010.11.002
- 62 ALBERT, R.; JEONG, H.; BARABASI, A.-L. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, v.406, n.6794, p.378-382, July 2000. DOI: 10.1038/35019019
- 63 SPORNS, O.; CHIALVO, D. R.; KAISER, M.; HILGETAG, C. C. Organization, development and function of complex brain networks. *Trends in Cognitive Sciences*, v.8, n.9, p.418-425, Set. 2004. DOI: 10.1016/j.tics.2004.07.008
- 64 CHRISTENSEN, K.; MOLONEY, N. R. *Complexity and Criticality*. London, UK: Imperial College Press, 2005.
- 65 GIREESH, E. D.; PLENZ, D. Neuronal avalanches organize as nested theta- and beta/gamma-oscillations during development of cortical layer 2/3. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.105, n.21, p.7576-7581, May 2008. DOI: 10.1073/pnas.0800537105
- 66 MOSQUEIRO, T. S.; MAIA, L. P. *Optimal channel efficiency in a sensory network*. Dis-

ponível em: <http://arxiv.org/pdf/1204.0751v1.pdf>. Acesso em: 04 July 2012.

67 LARREMORE, D. B.; SHEW, W. L.; RESTREPO, J. G. Predicting criticality and dynamic range in complex networks: effects of topology. *Physical Review Letters*, v.106, n.5, Jan. 2011. DOI: 10.1103/PhysRevLett.106.058101

68 LARREMORE, D. B.; SHEW, W. L.; OTT, E.; RESTREPO, J. G. Effects of network topology, transmission delays, and refractoriness on the response of coupled excitable systems to a stochastic stimulus. *Chaos*, v.21, n.2, 025117, June 2011 DOI: 10.1063/1.3600760

69 BEGGS, J. M. *Emergent properties in local networks of cortical neurons*. Disponível em: <http://www.slis.indiana.edu/media/beggs.mov>. Acesso em: 04 July 2012.

APÊNDICES

APÊNDICE A

ATIVIDADE NO CAMPO MÉDIO DA REDE ALEATÓRIA

Podemos obter uma expressão *explícita* para a função estímulo-resposta, f , a partir da equação transcendental (2.18), (ou alternativamente, a partir da equação (2.9)) usando a aproximação de probabilidades pequenas, (2.7). Devemos, então, modificar o correspondente termo na expressão (2.18):

$$(1 - f\sigma/K)^K \approx \left\langle 1 - \sum_{j=1}^{K_i} p_{ij} \delta(x_j(t), 1) \right\rangle_i = 1 - f\sigma. \quad (\text{A.1})$$

Observe-se que esta aproximação é válida sempre que a conectividade média, K , seja grande o suficiente, mesmo assim, após aplicar a aproximação, a dependência da conectividade some. Substituindo de volta em (2.18) obtemos,

$$\begin{aligned} f &= (1 - (n-1)f) [1 - (1 - \sigma f)(1 - \lambda)] \\ &= (1 - (n-1)f) [\lambda + \sigma(1 - \lambda)f] \\ &= \lambda + \sigma(1 - \lambda)f - (n-1)\lambda f - \sigma(n-1)(1 - \lambda)f^2. \end{aligned}$$

A solução positiva ($f > 0$) desta equação quadrática nos leva à expressão explícita,

$$f = \frac{\sigma(1 - \lambda) - (n - 1)\lambda - 1 + \sqrt{[\sigma(1 - \lambda) - (n - 1)\lambda - 1]^2 + 4\sigma(n - 1)(1 - \lambda)\lambda}}{2\sigma(n - 1)(1 - \lambda)}. \quad (\text{A.2})$$

A validade da equação (A.2) é concomitante com a validade das aproximações de campo médio e de probabilidades pequenas e exibe a independência respeito da conectividade média K , no entanto, é claro, a dependência respeito ao estímulo externo vem através da probabilidade $\lambda(r)$. Podemos analisar em particular o caso crítico no qual a função estímulo-resposta se reduz a,

$$f = \frac{-n\lambda + \sqrt{n^2\lambda^2 + 4[(n - 1) - (n - 1)\lambda]\lambda}}{2[(n - 1) - (n - 1)\lambda]}. \quad (\text{A.3})$$

Para obter o expoente de Stevens vamos considerar o limite de estímulos fracos onde $\lambda \approx r\tau \ll 1$ na equação (A.3)*. Neste regime podemos desprezar vários dos termos:

$$f = \frac{-n\lambda + \sqrt{n^2\lambda^2 + 4[(n - 1) - (n - 1)\lambda]\lambda}}{2[(n - 1) - (n - 1)\lambda]} = \sqrt{\frac{r\tau}{n - 1}} \sim r^{1/2}. \quad (\text{A.4})$$

A atividade espontânea, $f(\sigma, 0)$ se obtém partindo novamente de (A.2) com uma probabilidade de excitação externa nula, $\lambda = 0$. Porém, agora devemos levar em conta as duas raízes da equação quadrática original, isto é, devemos trocar o símbolo “mais” na frente da raiz por um $\pm$. Vamos ter assim a expressão:

$$f(\sigma, 0) = \frac{\sigma - 1 \pm \sqrt{(\sigma - 1)^2}}{2\sigma(n - 1)}, \quad (\text{A.5})$$

que tem duas soluções, f_+ e f_- , a saber,

$$f_+(\sigma, 0) = \frac{\sigma - 1}{\sigma(n - 1)} \sim (\sigma - \sigma_c)^1, \quad (\text{A.6})$$

$$f_-(\sigma, 0) = 0. \quad (\text{A.7})$$

onde $\sigma_c = 1$. A primeira solução é negativa para taxas menores ao valor crítico e portanto não é fisicamente relevante nesta faixa, na qual devemos tomar a segunda solução, f_- , como

*Curiosamente, se introduzirmos $\lambda = r\tau$ em (A.3) ainda obtemos uma sigmoideal, mesmo até o regime de estímulos fortes!

Figura A.1 – Curvas estímulo-resposta na escala lineal usando a expressão explícita (A.2) para a atividade na aproximação de campo médio. Número de estados refratários $n = 5$, curvas com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.2$ até $\sigma = 2.0$ em passos de 0.2.

ilustra a figura A.3. Em resumo,

$$f(\sigma, 0) = \begin{cases} 0 & \text{se } \sigma < 1, \\ \frac{\sigma-1}{\sigma(n-1)} & \text{se } \sigma \geq 1. \end{cases} \quad (\text{A.8})$$

As curvas estímulo-resposta obtidas a partir da expressão (A.2) se mostram nas figuras A.1 e A.2. A atividade espontânea ou parâmetro de ordem do modelo se mostra na figura A.3.

Figura A.2 – Curvas estímulo-resposta na escala logarítmica usando a expressão explícita (A.2) para a atividade na aproximação de campo médio. Número de estados refratários $n = 5$, curvas com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.2$ até $\sigma = 2.0$ em passos de 0.2.

Figura A.3 – Soluções f_- (em azul, equação (A.7)) e f_+ (em verde, equação (A.6)) para a atividade média espontânea, $f(\sigma, 0)$ na aproximação de campo médio. Número de estados refratários $n = 5$.

APÊNDICE B

REDES COMPLEXAS

Neste apêndice vamos mostrar como se constroem as três redes complexas* utilizadas no trabalho: a rede aleatória, a rede de mundo pequeno e a rede livre de escala. Primeiro vamos definir o que é uma rede. Uma rede ou *grafo* é um par ordenado de conjuntos (V, E) , onde V é um conjunto não-nulo de elementos chamado *vértices* ou *nodos* (ou neurônios no nosso caso) e E é um conjunto de pares de elementos de V que chamamos *conexões* ou *arestas* (ou *sinapses*), (53). Se os pares em E são ordenados temos um grafo direcionado, caso contrário temos um grafo não-direcionado†. O número de vértices e arestas denominam-se o *tamanho* N e a *ordem* M da rede‡, caso que a ordem da rede seja a máxima possível, $M = \binom{N}{2}$ para grafos não direcionados, falamos de uma rede *completa*.

O número de vizinhos do elemento i denomina-se o grau ou *conetividade* K_i . Para redes direcionadas existe tanto o número de conexões entrantes $K_i^{(in)}$ como o número de conexões saíntes $K_i^{(out)}$. Uma rede denomina-se *regular* se todos os elementos tem a mesma conetividade. O número de conexões do *caminho* mais curto entre dois nodos é a *distância* entre eles. Uma rede é *conetada* se existir um caminho entre qualquer par de nodos, caso contrário, a rede compõe-se de varias *componentes*. Uma rede de tamanho N pode representar-se por médio da *matriz de adjacência* de tamanho $N \times N$ cujos elementos a_{ij} tem o valor 0 ou 1 dependendo de se existir ou não uma conexão entre os respectivos nodos i e j . O valor do elemento ij -ésimo da matriz de adjacência elevada à n -esima potência é igual ao número

*Estas redes denominam-se *complexas* já que só podem ser definidas estatisticamente.

†Já que neste trabalho estamos modelando as sinapses elétricas, usaremos sempre grafos não-direcionados, um grafo direcionado pode ser usado por exemplo para modelar as sinapses químicas.

‡Ao contrário da notação usada em (53).

Figura B.1 – Rede aleatória pequena com $N = 36$ nodos uniformemente distribuídos numa circunferência e conectividade média $K = 10$.

de caminhos de comprimento n entre eles. Em particular, com os elementos diagonais do quadrado da matriz de adjacência obtemos a conectividade de cada nodo.

B.1 Rede aleatória

Uma primeira aproximação a uma rede desconhecida consiste em modelar-a como uma rede *aleatória*, (59). Existem duas formas equivalentes de definir uma rede aleatória dependendo do espaço ou *ensemble* estatístico utilizado. A primeira definição (do trabalho original de Erdős e Rényi) consiste em pegar N nodos e estabelecer M conexões entre eles aleatoriamente escolhidas das $\binom{N}{2}$ possíveis. Deste jeito podemos construir um total de

$$\binom{\binom{N}{2}}{M}$$

redes possíveis e equiprováveis. As redes assim geradas denominam-se *redes aleatórias uniformes*. A probabilidade de encontrar uma conexão entre dois nodos específicos de uma rede aleatória uniforme é $M/\binom{N}{2}$. A segunda definição de uma rede aleatória consiste em definir uma probabilidade p de conectar qualquer par de nodos da rede. Assim, definimos o espaço das redes que podem ser construídas onde a probabilidade de construir uma rede particular com

N nodos e M conexões está dada por,

$$P(N, M) = p^M (1 - p)^{N(N-1)/2 - M},$$

e o número médio de conexões do ensemble está dado por $\langle M \rangle = p [N(N-1)/2]$. Este é o espaço das *redes aleatórias binomiais*. É fácil verificar que numa rede aleatória dada, a distribuição de conectividade é uma binomial com média $K = 2M/N$. Interessantes fenômenos, observados pela primeira vez por Paul Erdős, ocorrem com as redes aleatórias grandes ($N \rightarrow \infty$), similares aos observados em mecânica estatística (ao final das contas que melhor objeto de estudo para a estatística que uma rede aleatória). Considere as redes aleatórias binomiais, se pegarmos uma rede sem conexões, isto é, com $p = 0$, e começarmos aumentar esta probabilidade vamos ver que começam aparecer diferentes configurações: primeiro pares conectados, logo triplete, e assim por diante. Surpreendentemente a probabilidade de achar uma configuração particular muda bruscamente ao chegar a um determinado valor. Assim, se a probabilidade p é menor a um certo valor p_c (que podemos chamar crítico) quase nenhuma rede apresenta tal propriedade, por exemplo triplete conectados, mas se a probabilidade é maior que p_c , quase todas as redes a apresentam. No limite $N \rightarrow \infty$ as probabilidades críticas somem, $p_c \rightarrow 0$, mas a conectividade média $K \approx pN$ tem um valor finito. Uma importante consequência disto é a aparição de uma componente *gigante*, isto é, da ordem de grandeza da rede, em $K = 1$ (compare-se por exemplo com a transição de fase da percolação). É preciso aclarar que as transições de fase dinâmicas estudadas neste trabalho não tem relação com a transição para a componente gigante já que, em geral, usamos redes com conectividade média $K > 1$ e portanto podemos supor que todos os nodos da rede estão conectados.

Na pratica existem muitos fatores externos que fazem às redes observadas não serem exatamente como as estudadas. No entanto, a maioria das vezes é possível medir certas grandezas das redes para, por exemplo, comparar-as com as da rede aleatória. Uma destas grandezas é o *diâmetro* da rede definido como a distância máxima entre dois nodos, em particular as redes aleatórias apresentam um diâmetro bastante pequeno. Uma grandeza similar é a distância média que é a média de todas as distâncias na rede e que para uma rede aleatória tem o valor aproximado,

$$L_{rand} \sim \frac{\ln N}{\ln K}. \quad (\text{B.1})$$

Figura B.2 – Rede de mundo pequeno de Watts-Strogatz com os valores do parâmetro $\beta = 0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8$ e 1 . Número de nodos $N = 36$, conectividade média $K = 6$.

B.2 Rede de mundo pequeno

Diversas medições mostraram que, tal como a rede aleatória, as redes encontradas na vida real tem uma distância média bastante curta, isto é conhecido como efeito de mundo pequeno e foi observado por primeira vez na famosa experiencia de Stanley Milgram nos anos oitenta quem encontrou que a rede social das amizades conetada por correio (físico) nos Estados

Figura B.3 – Contagens dos números de neurônios ou histogramas de conectividade da rede de mundo pequeno de Watts-Strogatz com os valores do parâmetro $\beta = 0.01, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8$ e 1 . Número total de nós da rede, $N = 10000$, conectividade média, $K = 100$. A distribuição encontra-se entre uma binomial, para a rede aleatória, e uma delta centrada em $K = 100$ para a rede regular, $\beta = 0$ (não apresentada). Se utilizaram 10 bins para $\beta = 0.01$ e 25 bins para o resto.

Unidos tem uma distância média pequena, $L < 6$, o que é conhecido até hoje como “os seis graus de separação”, (53). No entanto se tem um inconveniente: é bem conhecido que a maioria destas redes não são aleatórias e apresentam propriedades (diferentes à distância média) distintas às presentes nas redes aleatórias. Considere em particular o *coeficiente de clusterização* definido para um nó como o número de nós vizinhos que também são vizinhos mútuos, formando assim um triplete conetado,

$$C_i = \frac{2E_i}{K_i(K_i - 1)}, \quad C = \frac{1}{N} \sum_i C_i \quad (\text{B.2})$$

onde E_i é o número de conexões entre os vizinhos o i -ésimo nó. Encontra-se que a maioria das redes tem um coeficiente de clusterização bem maior ao previsto para as redes aleatórias ($C_{rand} = K/N$) e aparentemente independente do tamanho da rede, (59). Este comportamento é típico das redes regulares, nas quais a clusterização somente depende do “número de coordenação”, isto é, a conectividade média, por exemplo:

$$C_{anel\ regular} = \frac{3(K - 2)}{4(K - 1)}. \quad (\text{B.3})$$

Para explicar a existência destas redes com distância média da mesma ordem que a das

redes aleatórias e coeficiente de clusterização da mesma ordem que o das redes regulares, em 1998 Watts e Strogatz propuseram um algoritmo para gerar um novo tipo de rede que chamaremos genericamente *rede de mundo pequeno*, (60). O algoritmo consta de dois passos:

- Primeiro construa uma rede regular onde cada um dos nodos está conectado com os K vizinhos mais próximos ($K/2$ anteriores e $K/2$ seguintes) igual à primeira rede da figura B.2.
- A continuação escolha um nodo i e a conexão entre este e o nodo imediatamente seguinte no sentido horário ($i + 1$) e, com uma probabilidade β , troque esta conexão por uma dirigida a algum outro nodo aleatoriamente escolhido cuidando de não gerar conexões repetidas. Faça o mesmo para o seguinte nodo e continue até voltar ao nodo inicial. Agora repita este procedimento com as conexões aos segundos vizinhos ($i + 2$). Continue o procedimento, enxergando depois de cada volta vizinhos mais afastados até completar as $K/2$ voltas, (60).

Desta forma obtemos uma rede de mundo pequeno de Watts-Strogatz caracterizada pelo parâmetro β . Observe-se que o algoritmo acima não muda nem o número de nodos N , nem o número total de conexões e portanto, a conectividade média K da rede inicial. Assim, uma rede de mundo pequeno pode considerar-se uma mistura entre uma rede regular ($\beta = 0$) e uma rede aleatória[§] ($\beta = 1$). A distribuição de conectividade da rede de mundo pequeno para diferentes valores do parâmetro β , mas com o mesmo número de nodos e conexões é apresentada na figura B.3. Observe-se que as conectividades dos nodos ficam no intervalo $(K/2, 3K/2)$.

B.3 Rede livre de escala

A distribuição de conectividade $P(K_i)$ das mais diversas redes como a Internet, a *World Wide Web*, as redes de citações, a rede de atores conectados pelas aparições conjuntas em

[§]No entanto uma sutileza: esta rede é *diferente*, mas aproxima-se, à rede aleatória de Erdős-Rényi. Observe-se por exemplo que devido à construção da rede todos os nodos tem no mínimo $K/2$ conexões, (59).

filmes ou as redes sociais, (59), a diferença das redes já apresentadas, estão descritas por uma lei de potência[¶],

$$P(K_i) \sim K_i^{-\gamma}. \quad (\text{B.4})$$

Isto significa que na rede existe uma grande quantidade de neurônios com uma baixa conectividade enquanto que existem alguns poucos neurônios com um grande número de vizinhos, às vezes chamados de *hubs*. A rede se chama “livre de escala” porque não existe uma escala característica da distribuição de conectividade. A falha da rede aleatória para modelar a conectividade de redes reais se atribui à não inclusão de crescimento e ligação preferencial na construção da rede, duas características da rede livre de escala de Barabási-Albert. Para construir a rede se precisa de um número de nodos e conexões iniciais, v_0 e e_0 respectivamente, organizados numa rede completa (também é possível começar, por exemplo, com uma rede aleatória enquanto garanta-se que esta esteja conectada). O número de nodos N_e e o número de conexões N_v depois de t “passos temporais” é:

$$N_e(t) = e_0 + et, \quad (\text{B.5})$$

$$N_v(t) = v_0 + t, \quad (\text{B.6})$$

onde e é o número de conexões novas por cada nodo adicionado num passo temporal. Das equações (B.5) e (B.6) podemos obter uma expressão para o tempo que podemos substituir na expressão para a conectividade média $K = 2N_e/N_v$:

$$K = 2 \cdot \frac{e_0 + e(N_v - v_0)}{N_v}. \quad (\text{B.7})$$

Por enquanto estamos interessados nas redes livres de escala “puras”, assim vamos considerar que a rede aleatória inicial é muito pequena e portanto $N_v \gg v_0$, e $N_v \gg e_0$. Neste limite a conectividade converge a $K \approx 2e/N_v$. Para o correto funcionamento do anterior algoritmo devemos impor duas restrições imprescindíveis entre os parâmetros N , e_0 , v_0 e e :

- $e \leq v_0$. Obviamente, já que para adicionar e conexões se precisa um número mínimo de nodos aos quais essas conexões apontam.
- $e_0 = v_0(v_0 - 1)/2$. Observe-se que cada nova conexão vai depender do número de

[¶]No trabalho (59) se interpreta isto como auto-organização num estado livre de escala.

neurônios que já possuam pelo menos uma conexão. Para garantir isto para toda realização do algoritmo vamos partir então de uma rede completa. Esta condição é bastante forte e poderia ser relaxada partindo por exemplo de um anel onde $K_i = 2 \forall i$, mas nós vamos permanecer fieis à definição original de Barabasi e Albert que usam uma rede completa.

Para redes suficientemente grandes, $N_v \gg v_0$, e $N_v \gg e_0$, as condições acima não vão afeitar consideravelmente a distribuição de conectividade $P(K_i)$. Na figura B.4 se apresentam redes livres de escala pequenas para valores crescentes do número de conexões adicionadas por passo, e . Observe como as conexões estão concentradas no quadrante superior direito, isto é uma consequência de ter começado construir a rede no nodo superior e avançar em sentido horário. Na figura B.5 apresentam-se os histogramas também para diferentes valores de e . Podemos apreciar claramente a distribuição de conectividade em forma de lei de potência, igualmente, observe que cada distribuição tem um limite mínimo correspondente ao valor de e já que não existem nodos com um número de conexões menor.

As redes livres de escala são muito robustas frente à eliminação de nodos escolhidos aleatoriamente (ataque) mas são muito vulneráveis à eliminação dos hubs podendo ficar desconectada facilmente, (62). Como corolário, é difícil determinar a topologia de uma rede livre de escala por amostragem aleatória, (63).

Figura B.4 – Rede livre de escala de Barabási-Albert para diferentes números de nodos adicionados: $e = 2, 3, 4, 5, 6$ e 7 . Número de nodos $N = 36$. Para todas as redes se parte de uma rede completa ($v_0 = e, e_0 = e(e-1)/2$). Os nodos são adicionados em sentido horário começando no extremo superior.

Figura B.5 – Contagens dos números de neurônios ou histogramas de conetividade da rede livre de escala de Barabási-Albert com os números de conexões adicionados por cada novo $e = 2, 4, 8, 16$ e 32 partindo de uma rede completa. Número total de nodos da rede, $N = 10000$. Se utilizaram 1000 bins de igual tamanho.

APÊNDICE C

FIGURAS MISCELÂNEAS

C.1 Curvas estímulo-resposta

Apresentam-se as curvas estímulo resposta das redes WS nas figuras C.1 e C.2 e da rede BA na figura C.3. Aparentemente não existe muita diferença entre as figuras das redes WS, no entanto podemos destacar certas sutilezas. Verifica-se que a razão de ramificação crítica, σ_c , muda. Existe também uma diferença no espaçamento entre as curvas super-críticas para valores baixos do estímulo como se observa nas figuras em escala lineal: elas estão mais uniformemente espaçadas nas figuras correspondentes a probabilidades de reconexão maiores e estão mais concentradas para acima nas figuras com probabilidades menores. Em particular compare-se a distância entre a primeira curva super-crítica e a curva “quase-crítica”. Por último, nota-se que os três casos da figura C.2 que correspondem a $\beta = 0.001$, 0.01 e 0.1 são quase idênticos.

C.2 Segundo momento das avalanches

Apresentam-se os segundos momentos do tamanho, $\chi_s(\sigma)$, e do tempo, $\chi_t(\sigma)$, da rede WS nas figuras C.4 e C.5 e da rede BA na figura C.6.

Figura C.1 – Curvas estímulo-resposta da rede WS para vários valores da probabilidade de reconexão, β : acima, $\beta = 1$; no meio, $\beta = 10^{-1}$; embaixo, $\beta = 10^{-2}$. Simulações com redes de $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e número de estados $n = 5$. Curvas com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.7$ até $\sigma = 1.7$ em passos de 0.1.

Figura C.2 – Curvas estímulo-resposta da rede WS para vários valores da probabilidade de reconexão, β : acima, $\beta = 10^{-3}$; no meio, $\beta = 10^{-4}$; embaixo, $\beta = 0.0$. Simulações com redes de $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e número de estados $n = 5$. Curvas com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.7$ até $\sigma = 1.7$ em passos de 0.1.

Figura C.3 – Curvas estímulo-resposta da rede livre de escala para vários valores do número de arestas, e : acima, $e = 2$; no meio, $e = 10$; embaixo, $e = 20$. Simulações com redes de $N = 10^5$ neurônios e número de estados $n = 5$. Curvas com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.0$ até $\sigma = 1.0$ em passos de 0.1.

Figura C.4 – Segundos momentos das avalanches do tamanho, $\chi_s(\sigma)$, (pontos laranja) e do tempo, $\chi_t(\sigma)$, (pontos azuis) no anel regular (rede WS com $\beta = 0$). Esquerda: os momentos têm valores altos mas que não mudam significativamente ao aproximar-se ao ponto crítico. Direita: Observando os momentos contra a razão reduzida, $(\sigma_c - \sigma)$, não se encontra lei de potência. Simulações feitas com $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação desde $\sigma = 1.1$ até 1.23 em passos de 0.01.

Figura C.5 – Segundos momentos das avalanches do tamanho, $\chi_s(\sigma)$, (pontos laranja) e do tempo, $\chi_t(\sigma)$, (pontos azuis) na rede WS aleatória ($\beta = 1$). Esquerda: Mesmo com o tamanho de rede usado, os momentos crescem aceleradamente ao aproximar-se ao ponto crítico. Direita: Segundos momentos contra a razão reduzida, $(\sigma_c - \sigma)$. Se encontra uma lei de potência no momento do tempo. Simulações feitas com $N = 10^4$ neurônios, conectividade $K = 100$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação desde $\sigma = 1.1$ até 1.23 em passos de 0.01.

Figura C.6 – Segundos momentos das avalanches do tamanho, $\chi_s(\sigma)$, (pontos laranja) e do tempo, $\chi_t(\sigma)$, (pontos azuis) na rede BA. Esquerda: Os momentos crescem ao aproximar-se ao ponto crítico. Direita: Momentos contra a razão reduzida, $(\sigma_c - \sigma)$. Simulações feitas com $N = 10^5$ neurônios, número de arestas agregadas por cada novo nodo $e = 2$ e 5 estados do neurônio com taxas de ramificação desde $\sigma = 0.3$ até 0.42 em passos de 0.01.

ANEXOS

DINCON 2011
**10ª Conferência Brasileira de Dinâmica,
 Controle e Aplicações**
28 de agosto a 1º de setembro de 2011

**DYNAMICAL ASPECTS OF KINOUCHI-COPELLI MODEL:
 EMERGENCE OF AVALANCHES AT CRITICALITY**

T. S. Mosqueiro^{1,†}, C. Akimushkin^{1,§}, L. P. Maia^{1,‡}

¹Instituto de Física de São Carlos (USP), São Carlos, Brasil

[†]e-mail: thiago.mosqueiro@gmail.com

[§]e-mail: camilo.akimushkin@gmail.com

[‡]e-mail: lpmaia@ifsc.usp.br

Paper accepted for oral presentation

Resumo: We analyze the behavior of bursts of neural activity in the Kinouchi-Copelli model, originally conceived to explain information processing issues in sensory systems. We show that, at a critical condition, power-law behavior emerges for the size and duration of the bursts (avalanches), with exponents experimentally observed in real biological systems.

Palavras-chave: Neuro-dynamics, critical phenomena, avalanches

1. INTRODUCTION

The theory of critical phenomena in equilibrium statistical physics became one of the landmarks of Physics in the last century (culminating with the Nobel prize for Kenneth Wilson in 1982) because, among other things, it offered an explanation for the phenomenon of universality, where physical systems in principle very distinct, like a magnet and a fluid, can present the same behavior (even in a quantitative sense) in some key quantities when they are all close to a so-called critical point. Namely, the magnetization in some model magnets and the difference of density of gas and liquid phases in a fluid both behave as power-laws *with the same exponent* as functions of the temperature when this control parameter is close enough to a critical value.

The ubiquity of power-laws in nature suggested that the concept of criticality could be extended to nonequilibrium settings and then become relevant also to the understanding of phenomena in domains outside “regular” physics, like biological and geophysical systems, for instance. Nevertheless there is still no general theoretical formalism for such “nonequilibrium-criticality” and there is few (if any) uncontroversial experimental evidence of a role of criticality in the nonequilibrium processes observed in nature. One research

avenue where such evidence could rise is the study of brain dynamics.

In the last decade, experiments with cortical networks both *in vivo* and *in vitro* [1] have revealed activation patterns of neurons characterized by power-law distributions in the number of units that got eventually excited as well as in the total duration of a burst of activity. We will call such processes as neuronal avalanches or simply *avalanches*, in spite of the fact that other researchers use that expressions for any pattern of neural activity (what obliges them to introduce additional qualifiers as “scale-free”, “critical” or “power-law distributed” when they talk about the avalanches we are interested in this paper).

Those experiments were interpreted as manifestations of self-organized criticality (SOC) [2], a theoretical proposal for general nonequilibrium critical behavior by which the interactions among the units of complex systems would “naturally” evolve in time towards a condition where the asymptotic spatial-temporal activity would be characterized by power-law distributions. It is important to note the absence of a human-tuned control parameter as temperature in the equilibrium critical phenomena. It would be hard to conceive an alternative framework that looks more suited to describe the synaptic dynamics of neural systems. Even so, despite appealing, SOC received many criticisms because of the lack of any precise description of the general mechanisms of the underlying adaptive process and also because of the lack of an unambiguous signature, both in neuroscience and other applications. Indeed, many recent works have focused in exhibiting scale-free behavior without any explicit adaptive SOC-like mechanism [3].

In this paper we analyze the avalanches that arise in a model [4] conceived by Osame Kinouchi and Mauro Copelli (KC hereafter) to explain how sensory systems could be able

to discriminate signals spanning many orders of magnitude in intensity. This interval of values of a signal discriminable by a system is called dynamic range. Remarkably, KC found out that at least some classes of networks of excitable elements may exhibit an optimal (larger) dynamic range at a critical condition. However, it should be stressed that such a nonequilibrium phase transition is not self-organized at all (there is no adaptive process and a proper control parameter must be “tuned”). Experiments with cortical slices even inspired speculations regarding a possible causal connection between avalanches and an optimal dynamic range [5]. Anyway, the authors of [4] have made some comments on the nature of the avalanches in their model but, to the best of our knowledge, have not publicly characterized that critical bursts, what we do in this study.

This paper is organized as follows. We define the Kinouchi-Copelli model in section 2. We exhibit the avalanches (size and time) probability distributions in section 3. In section 4 we summarize our results and indicate directions for further investigations.

2. KINOUCI-COPELLI MODEL

Consider an undirected weighted Erdős-Rényi random graph with N nodes. Each node represent a neuron, *i.e.* an excitable unit whose possible states will be described below. Given a desired average connectivity K (mean degree of a node) for the graph, each of the $NK/2$ edges is assigned to a randomly chosen pair of nodes. Let V_j be neighborhood of node j , *i.e.* the set of nodes connected to j by an edge. The strength of a synapse in this neuronal network is represented by the weight of the corresponding edge in this graph and is sorted from an uniform probability density in the interval $[0, p_{max}]$, where $0 \leq p_{max} \leq 1$. Representing the absence of a synapse as a null weight, we can define an (symmetric) adjacency matrix A whose element A_{jk} is the weight of the edge between nodes j and k .

Let $X_j(t)$ be a random variable representing the state of the j -th neuron at the instant t . For all j and t , $X_j(t)$ exhibits realizations in the set $\{0, 1, \dots, m-1\}$. The state 0 is called either the *quiescent state* or the rest state. The state 1 is the *excited state* and all other states are called *refractory states*. The full dynamics of the system consists in the temporal evolution of the family $\{X_j(t)\}$ in discrete time, with synchronous updating, according to the following rules:

- if $1 \leq X_j(t) \leq m-2$, then $X_j(t+1) = X_j(t) + 1$;
- if $X_j(t) = m-1$, then $X_j(t+1) = 0$;
- if $X_j(t) = 0$, then $X_j(t+1)$ will be either 0 or 1, and the total excitation probability of neuron j depends on independent contributions from
 - an external stimulus with probability η ;
 - each of its excited neighbors, say k , with probability A_{jk} .

Explicitly, “independent contributions” mean that each of the numbers η and $\{A_{jk}\}$ are meaningful as excitation probabilities only in isolation (absence of all other contributions).

Figure 1 – Typical behaviour of the activity F as a function of the excitation rate r . The dashed line is a mean-field solution proposed by KC [4].

Also notice that the refractory period of a neuron equals $m-1$ time steps, starting right after this neuron getting excited. Its evolution is deterministic meanwhile. The only probabilistic state transition occurs from the quiescent state to the excited one.

For KC $\eta = 1 - e^{-r\Delta t}$, where Δt would be an arbitrary continuous time interval (usually, $\Delta t \approx 1$ ms) and r would be the probability rate of a Poisson process. In olfactory intraglomerular neuronal networks (a biological system where the KC model may be applicable), r would be directly related to the concentration of an odorant capable of exciting neurons.

The main observables of the KC model are the density of excited neurons $\rho(t)$ at t -th time step (the fraction of the population of neurons composed by excited units) and its temporal average, the activity of the network,

$$F := \frac{1}{T} \sum_{t=1}^T \rho(t). \quad (1)$$

For large enough ($\approx 10^3$ ms) values of the observation window T , so that a dynamical equilibrium is reached, its precise value does not have relevant effects on the behavior of F . Then the activity can be seen as a function of the excitation rate r as shown in Fig. 1.

The critical behavior is revealed only when Δr^* , the range of values of r over which F exhibits “significant” variation [4], is seen as a function of the average branching ratio σ , defined as the mean value (averaged over all the neurons) of the local branching ratio σ_j of the j -th node,

$$\sigma_j = \sum_{k \in V_j} A_{jk}. \quad (2)$$

Indeed, the dynamic range Δr^* turns out to be optimal when $\sigma = 1$. So the role of control parameter is performed by σ , which is a measure of how much activity can be directly generated by an excited unit of the network stimulating a resting neighborhood.

3. EMERGENCE OF AVALANCHES AT CRITICALITY

It is not our interest here to discuss the optimal dynamic range, despite that being the major result in [4]. Instead, we are concerned with the dynamical properties of the KC model when there is a non-null initial density of excited neurons and the external stimulus is turned off. As already discussed in [4], for $\sigma \leq 1$, $F = 0$, *i.e.*, any given signal (initial condition) is damped; for $\sigma > 1$, $F \neq 0$, *i.e.*, the signal is self-sustained by the network. How the patterns of neural activity depend on σ ? KC already pointed out there are avalanches when $\sigma = 1$ but did not characterize such bursts. In the following, we discuss the methodology we have employed to characterize the avalanches and present the distributions of size and duration of that events.

3.1. Methodology

To probe the capability of the KC network in propagating a signal, we induce a burst of activity by exciting a randomly chosen single neuron and keeping the external stimulus turned off. The duration of a burst is the number of time steps in which there is at least one active unit. The burst size is the total number of neurons that got eventually excited (avoiding multiple counts). We repeat this procedure a great number of times (typically $2 \cdot 10^5$) to generate the data we analyze in the following subsections.

There, we exhibit the probability density functions (PDF) and the cumulative distribution functions (CDF) for both size and duration of bursts. Clearly, the PDF's in the critical condition of the KC model ($\sigma = 1$) are power laws. It is easy to see that a CDF of such a PDF is a power law too. We have used the CDF's to estimate the power-law exponents as is usually recommended [6, 7]. We have not shown any supercritical curves because they are as different from the critical behavior as are the subcritical data and therefore they would not be illustrative at all.

3.2. Distribution of avalanche sizes

The PDF's for three values of the average branching ratio σ are shown in Fig. 2. It is reasonable to say that we have a power law only in the critical case, but it becomes "crystal clear" in Fig. 3. There we see an exponent close to $-1/2$ that indirectly implies an exponent close to $-3/2$ for the PDF. This corroborates a comment by KC [4] and agrees with experimental measurements [5]. It is important to notice that the power-law behavior in Fig. 3 extends for almost four orders of magnitude, a very robust signature indeed.

3.3. Distribution of avalanche times

The analysis is performed analogously to the case of size distribution. The results are shown in Figs. 4 and 5. We extract an exponent close to -2 for the PDF from the exponent -1 in the corresponding CDF. This is in agreement with the experimental result of J. Beggs and D. Plenz [1, 8] that initiated the search for criticality in brain dynamics and indirectly motivated the present paper. That fact was not reported in [4]. Finally we notice that the power-law behavior in Fig. 5 extends only for almost three orders of magnitude.

Figure 2 – PDF of avalanche size for three different values of σ . The power law emerges only in the critical condition ($\sigma = 1$). Data from networks with 10^5 neurons, $m = 10$ refractory states and mean connectivity $K = 10$.

Figure 3 – CDF of avalanche size in the critical condition ($\sigma = 1$). The power law behavior extends for almost four orders of magnitude. Data from networks with 10^5 neurons, $m = 10$ refractory states and mean connectivity $K = 10$.

4. CONCLUSION AND FUTURE DIRECTIONS

We have analyzed the avalanche behavior in the Kinouchi-Copelli model. It reveals the exponents $-3/2$ and -2 for the power laws characterizing the size and duration of the avalanches, respectively. It is noteworthy that both exponents have already been experimentally observed [1, 5, 8, 9]. Therefore our study fits in the search for criticality in brain dynamics, despite not being related to self-organized criticality. In the near future we intend to investigate: (i) the effect of different network topologies, (ii) finite-size effects and (iii) how the properties of avalanches would be affected by the competition among avalanches that certainly occurs in real biological systems.

ACKNOWLEDGMENTS

We acknowledge CAPES and FAPESP for financial support.

REFERENCES

- [1] John M. Beggs and Dietmar Plenz. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *The Journal of Neuroscience*,

Figure 4 – PDF of avalanche time for three different values of σ . The power law emerges only in the critical condition ($\sigma = 1$). Data from networks with 10^5 neurons, $m = 10$ refractory states and mean connectivity $K = 10$.

Figure 5 – CDF of avalanche time in the critical condition ($\sigma = 1$). The power law behavior extends for almost four orders of magnitude. Data from networks with 10^5 neurons, $m = 10$ refractory states and mean connectivity $K = 10$.

Review, 51(4):661–703, 2009.

- [8] John M. Beggs and Dietmar Plenz. Neuronal avalanches are diverse and precise activity patterns that are stable for many hours in cortical slice cultures. *The Journal of Neuroscience*, 24(22):5216–5229, 2004.
- [9] Alberto Mazzoni, Frédéric D. Broccard, Elizabeth Garcia-Perez, Paolo Bonifazi, Maria Elisabetta Ruaro, and Vincent Torre. On the dynamics of the spontaneous activity in neuronal networks. *PLoS ONE*, 2(5):e439, 2007.

23(35):11167–11177, 2003.

- [2] Per Bak, Chao Tang, and Kurt Wiesenfeld. Self-organized criticality: An explanation of the $1/f$ noise. *Phys. Rev. Lett.*, 59(4):381–384, Jul 1987.
- [3] Marc Benayoun, Jack D. Cowan, Wim van Drongelen, and Edward Wallace. Avalanches in a stochastic model of spiking neurons. *PLOS Computational Biology*, 6(7):e1000846–1–e1000846–13, 2010.
- [4] Osame Kinouchi and Mauro Copelli. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. *Nature Physics*, 2:348–352, 2006.
- [5] W. L. Shew, H. D. Yang, T. Petermann, R. Roy, and D. Plenz. Neuronal avalanches imply maximum dynamic range in cortical networks at criticality. *Journal of Neuroscience*, 29(49):15595–15600, 2009.
- [6] M. E. J. Newman. Power laws, pareto distributions and zipf’s law. *Contemporary Physics*, 49(5):323–351, 2005.
- [7] Aaron Clauset, Cosma Rohilla Shalizi, and M. E. J. Newman. Power-law distributions in empirical data. *SIAM*