

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

Maurício Girardi Schappo

**SINCRONIZAÇÃO, TRANSIÇÕES DE FASE,
CRITICALIDADE E SUBAMOSTRAGEM EM REDES DE
NEURÔNIOS FORMAIS**

Florianópolis

2012

Maurício Girardi Schappo

**SINCRONIZAÇÃO, TRANSIÇÕES DE FASE,
CRITICALIDADE E SUBAMOSTRAGEM EM REDES DE
NEURÔNIOS FORMAIS**

Dissertação submetida ao Programa
de Pós-Graduação em Física para a
obtenção do Grau de Mestre em Física.
Orientador: Prof. Dr. Marcelo H. R.
Tragtenberg

Florianópolis

2012

Catálogo na fonte pela Biblioteca Universitária
da
Universidade Federal de Santa Catarina

S299s Schappo, Maurício Girardi
Sincronização, transições de fase, criticalidade e
subamostragem em redes de neurônios formais [dissertação] /
Maurício Girardi Schappo ; orientador, Marcelo H. R.
Tragtenberg. - Florianópolis, SC, 2012.
205 p.: il., grafs.

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

Inclui referências

1. Física. 2. Sincronização. 3. Sinapse. 4. Neurônios.
I. Tragtenberg, Marcelo Henrique Romano. II. Universidade
Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em
Física. III. Título.

CDU 53

Maurício Girardi Schappo

**SINCRONIZAÇÃO, TRANSIÇÕES DE FASE,
CRITICALIDADE E SUBAMOSTRAGEM EM REDES DE
NEURÔNIOS FORMAIS**

Esta Dissertação foi julgada aprovada para a obtenção do Título de “Mestre em Física”, e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-Graduação em Física.

Florianópolis, 07 de março 2012.

Prof. Dr. Luiz G. C. Rego
Coordenador do Curso

Prof. Dr. Marcelo H. R. Tragtenberg
Orientador

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Marcelo H. R. Tragtenberg
Presidente

Prof. Dr. Osame Kinouchi

Prof. Dr. Leonel Teixeira Pinto

Prof. Dr. Wagner Figueiredo

Prof. Dr. Marcus Emanuel Benghi Pinto

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

AGRADECIMENTOS

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

◦ À Latin American School of Computational Neuroscience (LASCON), aos seus organizadores, professores e estudantes por terem me introduzido à área multidisciplinar de Neurociência Computacional.

◦ Aos professores Osame Kinouchi, Mauro Copelli, Leonel T. Pinto, Wagner Figueiredo e Marcus E. B. Pinto, por seus comentários e observações.

◦ À doutoranda em química (da USP) Juliana Sakamoto Yoneda e à Alessandra Coelho Pagan, por terem sido tão gentis em conseguir vários artigos que utilizei como referência, já que a CAPES não fornece acesso a revistas como a Nature.

◦ A todos(as) os(as) meus(inhas) amigos(as) companheiros(as), mesmo aqueles que eu encontro raramente e mal dá tempo de trocar uma ideia. Sem eles ao meu lado, mesmo que apenas no meu pensamento, nada teria sido possível. Em especial, ao meu irmão, Marcelo, atualmente doutorando em Física Molecular, ao pessoal da sala da Mecânica Estatística e aos que me acompanharam durante minha iniciação científica.

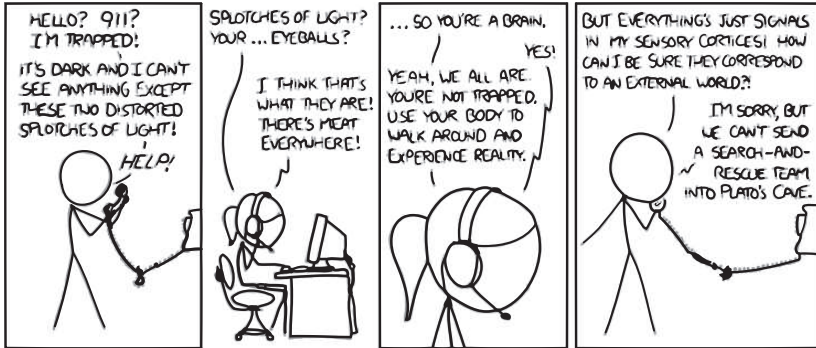
◦ Ao Governo Federal e ao projeto REUNI, sem o qual este estudo não teria sido realizado. Um investimento em educação, desde a básica até a superior, é o principal meio para o crescimento de qualquer nação.

◦ A todos os outros que não citei, mas que contribuíram e contribuem para o progresso da ciência e fizeram e fazem com que o pensamento científico prevaleça, contribuindo de maneira indireta para este trabalho.

◦ Ao Programa de Pós-Graduação em Física, por ter financiado todos os encontros científicos que participei no Brasil.

Quando perceberes que o comércio é feito, não por consentimento, mas por compulsão; Quando perceberes que para produzir, é preciso da permissão daqueles que nada produzem; Quando perceberes que o dinheiro flui para aqueles que negociam não bens, mas favores; Quando perceberes que homens enriquecem por suborno e por influência, ao invés de por trabalho, e que as leis não te protegem desses homens, mas, sim, os protegem de ti; Quando perceberes que a corrupção é recompensada e que a honestidade vem se tornando autossacrifício; Então saberás que tua sociedade está condenada. (Ayn Rand – Atlas Shrugged, 1957)

Trapped



Prisão (tradução livre)

- Alô? Resgate? Estou preso! Está escuro e eu não consigo ver nada além de duas manchas de luz distorcidas! Ajudem-me!
- Manchas de luz? Tuas... Pupilas?
- Acho que é isso mesmo que elas são! Há carne por toda a parte!
- ... Então tu és um cérebro.
- Sim!
- Sim, todos nós somos. Não estás preso. Usa teu corpo para andar por aí e experimentar a realidade.
- Mas tudo são apenas sinais em meus córtices sensoriais! Como posso ter certeza de que eles correspondem a um mundo externo?!
- Desculpa, mas não podemos mandar uma equipe de busca e salvamento até a Caverna de Platão.

RESUMO

Para estudar neurônios computacionalmente, pode-se escolher entre, pelo menos, duas abordagens diferentes: modelos biológicos do tipo Hodgkin e Huxley ou modelos formais (ex. o de Hindmarsh e Rose (HR), o de Kinouchi e Tragtenberg estendido (KTz), etc). Neurônios formais podem ser representados por equações diferenciais (ex. HR) ou por mapas, que são sistemas dinâmicos com variáveis de estado contínuas e dinâmica temporal discreta (ex. KTz). Poucos mapas foram propostos para descrever neurônios. Tais mapas provêm diversas vantagens computacionais, já que não há necessidade de ajustar nenhuma precisão arbitrária em variáveis de integração, o que leva a uma melhor performance nos cálculos e a resultados mais precisos. Acoplamos mapas KTz em redes regulares e complexas através de um mapa de sinapse química. Em redes regulares, verificamos que o modelo exibe diferentes tipos de sincronização (tais como sincronia em fase e em antifase e através de ondas que se propagam nas diagonais da rede); estudamos o efeito das sinapses na sincronização e nos intervalos entre disparos: sinapses muito lentas, em certas condições iniciais da rede, podem travar os neurônios em um comportamento de disparos rápidos, mesmo eles tendo sido ajustados em regime de *bursting*. A excitabilidade do neurônio KTz foi estudada. Redes regulares de neurônios KTz excitáveis apresentaram ondas espirais e mudança no intervalo dinâmico ao mudar o parâmetro de acoplamento. Redes regulares e complexas excitáveis com acoplamento homogêneo apresentaram transições de fase de primeira ordem. Propomos a adição de um ruído uniforme no acoplamento, o que torna as transições de fase contínuas e gera distribuições críticas de avalanches temporais e espaciais, apontando para um modelo criticamente auto-organizado, com expoentes ≈ 1.6 e ≈ 1.4 , respectivamente. Estudamos a influência de alguns comportamentos dinâmicos dos neurônios na estabilidade das avalanches. Finalmente, analisamos os efeitos da subamostragem dos dados através de dois métodos, comparando as distribuições críticas de uma amostra completa com as de uma subamostra, ou amostra parcial, da rede. Constatamos que um dos métodos mantém a lei de potência com expoente ≈ 1.35 , enquanto o outro gera uma distribuição log-normal.

Palavras-chave: Meios Excitáveis. Redes de Neurônios. Mapa KTz. Sincronização. Transição de fases. Criticalidade Auto-Organizada. Subamostragem de dados. Redes regulares. Redes Complexas.

ABSTRACT

To study neurons with computational tools, one may call upon, at least, two different approaches: Hodgkin-Huxley like neurons (i.e. biological models) or formal models (e.g. Hindmarsh-Rose (HR) model, extended Kinouchi-Tragtenberg model (KTz), etc). Formal neurons may be represented by differential equations (e.g. HR), or by maps, which are dynamical systems with continuous state variables and discrete time dynamics (e.g. KTz). A few maps had been proposed to describe neurons. Such maps provide one with a number of computational advantages, since there is no need to set any arbitrary precision on the integration variable, which leads to better performance in the calculations and to more precise results. We coupled KTz maps within regular lattices and complex networks through a chemical synapse map. In regular lattices, the model exhibits different kinds of synchronization (such as phase and antiphase synchronization and linear wave fronts propagating over the network's diagonals); we studied the effect of synapses in the synchronization patterns and in the interspike interval times: slow synapses, under certain network's initial conditions, can lock down neurons into fast spiking behavior, even though they had been set into a bursting regime. The excitability of KTz neurons was studied. Excitable regular lattices and complex networks subjected to homogeneous coupling presented first order phase transitions. We propose the addition of uniform noise in the coupling, transforming the transitions into continuous phase transitions and generating critical avalanches' distributions in time and space, pointing towards a self-organized critical model, with exponents ≈ 1.6 and ≈ 1.4 , respectively. We studied the influence of some dynamical behaviors of the neurons over the stability of the avalanches. Finally, we analyzed the data subsampling effect by two different methods, comparing the critical distributions of a full sample with those of a subsample, or partial sample, of the network. We found that one of the methods keep the power-law shape with exponent ≈ 1.35 whereas the other generates a log-normal distribution.

Keywords: Excitable Media. Neuronal Networks. KTz Map. Synchronization. Phase Transition. Self-Organized Criticality. Data Subsampling. Regular lattices. Complex Networks.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Ilustração das fases de um sistema descrito por $G(T, P)$, com P fixo. O estado do sistema é determinado pelo menor valor de $G(T, P)$, entre $G_{\text{sólido}}(T, P)$, $G_{\text{líquido}}(T, P)$ e $G_{\text{gas}}(T, P)$. Portanto, o estado do sistema é sólido para $T < T_1$, líquido para $T_1 < T < T_2$ e gasoso para $T > T_2$ 41
- Figura 2 Esboço da magnetização (parâmetro de ordem) de um ferromagneto em função da temperatura. k_B é a constante de Boltzmann e J é o acoplamento do modelo. 45
- Figura 3 Esquema geral das estruturas presentes num neurônio. Fonte: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Neuron_Hand-tuned.svg 60
- Figura 4 Ilustração dos canais iônicos e seus posicionamentos na membrana celular. À direita está uma seção reta do canal, mostrando sua estrutura interna. 60
- Figura 5 Circuito proposto por Hodgkin e Huxley para descrever um neurônio ou um compartimento de um neurônio. 63
- Figura 6 De cima para baixo: potencial de ação (V), desativação do Na^+ (h), ativação do Na^+ (m) e ativação do K^+ (n) devido a um estímulo externo típico do modelo de Hodgkin-Huxley. Destacamos também o período refratário, uma propriedade que será muito importante neste estudo. Dados calculados no MATLAB. 66
- Figura 7 De cima para baixo: potencial de ação (V), desativação do Na^+ (h), ativação do Na^+ (m) e ativação do K^+ (n) durante o comportamento de disparos rápidos periódicos do modelo HH. Dados calculados no MATLAB. 67
- Figura 8 Comportamento de bursting do modelo HH utilizado para descrever um dos neurônios de um sangue-suga. Dados calculados no MATLAB. 68
- Figura 9 Nullclines do modelo de FitzHugh-Nagumo. Os parâmetros utilizados para traçar as curvas são $I = 0$, $a = 0.25$, $b = 0.002$ e (a) $\gamma = 0.002$, (b) $\gamma = 0.01422$ e (c) $\gamma = 0.02$. A curva vermelha é a *nullcline* do potencial de membrana e a curva azul é da variável auxiliar. 73
- Figura 10 Resposta do potencial de membrana, V , de um neurônio FN para diferentes intensidades de estímulos externos, I . Para $I < 0.2$, V não muda significativamente e para $I > 0.3$ a resposta

assume uma forma padrão, com um pico bem definido, definindo um disparo. Portanto, há um limiar I_s no modelo tal que o neurônio só efetua um disparo se $I > I_s$ 74

Figura 11 Comportamento de *bursts* caóticos do modelo de Hindmarsh-Rose. Em detalhe, definimos o intervalo entre disparos (do inglês, ISI), que é o intervalo de tempo entre dois disparos (potenciais de ação) consecutivos. 77

Figura 12 Diagrama de bifurcação do modelo de Hindmarsh-Rose. (a) quadro geral e (b) detalhe de (a) para $2.85 < I < 3.25$ 77

Figura 13 Diagrama de fases do mapa de Rulkov (2002). Possui três fases bem definidas, sendo que a fase quiescente é excitável. . . 79

Figura 14 Resposta do mapa de Rulkov para a injeção de uma *rampa* de corrente linear. O tempo está em passos de tempo (do inglês, *time-steps* ou ts). Nota-se que o ISI se mantém constante, independentemente da intensidade da corrente. 80

Figura 15 Diagrama de fase $H \times T$ para $\kappa = 0.6$ do modelo KT. A curva preta representa a fronteira entre zonas de ponto fixo (o neurônio está quiescente) e zonas de disparos periódicos (o neurônio está oscilando continuamente). Entre as curvas vermelha e preta há uma região de biestabilidade, onde são estáveis as fases de ponto fixo e de disparos periódicos. Estão destacados 6 pontos em que há comportamentos distintos no modelo (A, B, C1, C2, D e E; ver texto). Também está destacado um ponto multi-crítico (MCP). . . . 83

Figura 16 Exemplos do comportamento excitável do tipo C1 para $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$ e H especificado na figura (regime biestável para (e) e ponto fixo para os outros). (a) Estímulo insuficiente para excitar a célula; (b) Estímulo que causa oscilações sublimiares transientes; (c) Disparos periódicos enquanto há estímulo externo; Nestes casos, $I = I_0$ se $t_0 < t < t_1$, senão $I = 0$. (d) Efeito de bloqueio de nervo, conforme explicado em 3.2.1; (e) Aniquilação de marca-passo através de estímulo externo; (f) Comportamento excitável para pulsos $I = I_0 \delta_{t,t_0}$, em $t_0 = 0$, com $0.04 \leq I_0 \leq 0.18$. Verifica-se o limiar de excitabilidade $I_s \approx 0.13$. Os círculos são os instantes em que o mapa é calculado. As linhas servem de guia para os olhos. 85

Figura 17 Nullclines do modelo KT para $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$ e H conforme discriminado nos gráficos. Nota-se que as formas das curvas são extremamente similares às de FitzHugh-Nagumo, na figura 9. (a) Dentro do bulbo (figura 15) há três estados de equilíbrio, sendo $x = 0$ um ponto fixo repulsor e os outros dois são ciclos-limite; (b)

Há apenas um ciclo-limite e um ponto fixo atrator, região entre as curvas preta e vermelha da figura 15; (c) Fora do bulbo (figura 15) há apenas um ponto fixo atrator.....	87
Figura 18 Período refratário. Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $x_R = -0.9$, $\lambda = 0.1$. δ e I conforme na figura. Note que para $\delta = 0.1$ (a), a recuperação é extremamente rápida, permitindo o disparo no segundo estímulo, enquanto que para δ menores, a recuperação torna-se mais lenta, inibindo o segundo estímulo em (c) e em (d)..	89
Figura 19 Amortecimento das oscilações. Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $x_R = -0.9$, $\delta = 0.1$. λ e I conforme na figura. Note que $\lambda = 0$ é um regime de disparos rápidos e $\lambda = 0.1$ é um regime superamortecido.....	89
Figura 20 Geração de <i>bursts</i> . Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = 0.001$, $\lambda = 0.001$, $I = 0$. x_R conforme na figura. Note que diminuindo $ x_R $, aumentamos a duração dos <i>bursts</i> , diminuindo o intervalo entre <i>bursts</i> . Note que os <i>bursts</i> são caóticos.....	90
Figura 21 Diagrama de fases do modelo KTz. Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $\delta = \lambda = 0.001$. As letras significam: B = <i>burst</i> , Osc = oscilatório (disparos lentos ou rápidos), PF = ponto fixo e C = disparos cardíacos. Os pontos marcados com círculos vazios são provenientes de simulações para esses valores de δ e λ e a curva cheia sob eles é a aproximação adiabática dada por Copelli, Tragtenberg e Kinouchi (2004).....	90
Figura 22 Comportamentos do mapa KTz para $\kappa = 0.6$. Quando não especificado, $T = 0.35$ e $\delta = \lambda = 0.001$. (a) disparos rápidos ($x_R = -0.2, T = 0.45$); (b) oscilações sublimiáres ($x_R = -0.5, T = 0.45$); (c) disparos lentos ou regulares ($x_R = -0.62, \delta = \lambda = 0.003$); (d) e (e) <i>bursts</i> lentos ($x_R = -0.6$) e rápidos ($x_R = -0.45$), respectivamente; (f) comportamento caótico ($x_R = -0.4, T = 0.322$); (g) disparos cardíacos ($x_R = -0.5, T = 0.25$).....	91
Figura 23 Resposta do mapa KTz para uma rampa de corrente injetada do tipo $I(t) = 0.001(t-200)$, com $200 \leq t \leq 2000$. Parâmetros $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = 0.001$, $\lambda = 0.008$ e $x_R = -0.7$ e condições iniciais no ponto fixo. Veja que o ISI diminui conforme a corrente aumenta.....	92
Figura 24 Secção transversal e detalhe das chamadas <i>gap junctions</i> , ou sinapses elétricas. Os canais (em laranja) ligam diretamente, através das membranas, o interior dos dois neurônios conectados. Eles são hidrofílicos e podem, ou não, permitir a passagem de íons e/ou pequenas moléculas. Fonte: http://commons .	

wikimedia.org/wiki/File:Gap_cell_junction_keys.svg..... 97

Figura 25 Ilustração de uma sinapse química. O terminal do axônio do neurônio pré-sináptico não encosta o dendrito do neurônio pós-sináptico. A fenda sináptica possui, aproximadamente, 40 nm. Fonte: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Synapse_Illustration_unlabeled.svg..... 98

Figura 26 Esquema do acoplamento sináptico entre duas células, i e j . A seta parte do neurônio pré-sináptico e aponta para o pós-sináptico. 102

Figura 27 Resposta do neurônio pós-sináptico, x_i , devido à entrada f_{ij} gerada por x_j (em azul) para diferentes J ($\tau_{f,g} = 15$). Note que para $J = 0.0010$ (ou $J = -0.007$), o neurônio pós-sináptico não dispara (curvas tracejadas de f e x_i), enquanto que para $J = 0.0011$ (ou $J = -0.008$) ele dispara (curvas sólidas de f e x_i). No painel inferior, as curvas para $J = -0.007, -0.008$ estão divididas por um fator 8 adimensional para que todas as curvas possam ser representadas no mesmo gráfico. Note que o disparo de i ocorre antes se $J > 0$ 104

Figura 28 Acoplamento $J_{ij}(t)$ da sinapse dinâmica. Parâmetros $a = u = 0.5$ e $\tau_J = 20$; Condição inicial: $J_{ij}(0) = a/u$. (a) Resposta de J_{ij} para disparos do neurônio pré-sináptico, j , em $t_j^{sp} = 10, 130, 250, 370$; (b) Mesmo que (a), mas com $t_j^{sp} = 10, 40, 70, 100$. 106

Figura 29 Representação do intervalo dos valores de J de interesse. J_s é o limiar a partir do qual os vizinhos disparam. As condições dadas por 4.18 são obedecidas. p é a fração de R tal que $|J + (1 - p)R + \xi| > |J_s| \forall \xi$, i.e., é a probabilidade de excitar um vizinho.... 107

Figura 30 Padrão que se repete por toda uma rede quadrada. 109

Figura 31 Rede quadrada. (a) Com condições de contorno periódicas (os elementos pontilhados não são novos elementos, são apenas cópias dos elementos de mesmo número na rede) e (b) com condições de contorno livres. Em (b) estão representadas as conexões J_{ij} , onde i e j são dois primeiros vizinhos. 110

Figura 32 Potencial de membrana e corrente sináptica de dois neurônios numa rede do tipo da figura 26. Os neurônios estão sincronizados com uma diferença de fase (enquanto um dispara, o outro fica em silêncio). A corrente sináptica está representada com a mesma cor do neurônio que a gera. A sinapse é levemente inibitória ($J = -0.0001$). 112

Figura 33 Potencial de membrana e corrente sináptica de dois neurônios numa rede do tipo da figura 26. Os neurônios estão sincronizados

em fase (a atividade dos dois é simultânea). A corrente sináptica está representada com a mesma cor do neurônio que a gera. A sinapse é levemente excitatória ($J = 0.0001$).	112
Figura 34 Potencial de membrana dos neurônios de uma rede do tipo da figura 26 para casos em que a sinapse excitatória é muito forte (topo, $J = 0.01$) e casos em que a sinapse inibitória é muito fraca (abaixo, $J = -10^{-6}$).	113
Figura 35 Potencial de membrana dos neurônios de uma rede do tipo da figura 26 para ambas as células com mesma condição inicial e com sinapses inibitórias lentas (topo, $\tau_{f,g} = 15$) e rápidas (embaixo, $\tau_{f,g} = 2$).	114
Figura 36 Dinâmica atratora de uma rede com $L = 20$ com CC livres e sinapses homogêneas excitatórias. Demais parâmetros dos neurônios: $x_R = -0.5$ e $\delta = \lambda = 0.001$. Parâmetros das sinapses: $\tau_{f,g} = 15$ e $J = 0.001$. Os neurônios se encontram sincronizados (ou todos disparam juntos, ou todos estão quiescentes juntos), sendo que a transição entre as fases quiescente e disparando se dá através de uma onda de silêncio/atividade que se propaga em direção ao centro da rede.	116
Figura 37 Dinâmica atratora de uma rede com $L = 6$ com CC livres e sinapses homogêneas inibitórias. Demais parâmetros dos neurônios: $x_R = -0.5$ e $\delta = \lambda = 0.001$. Parâmetros das sinapses: $\tau_{f,g} = 15$ e $J = -0.01$. Nota-se que quando a subrede com o neurônio 1 está ativa, a outra subrede está inativa, e vice-versa. . .	117
Figura 38 Dinâmica atratora de uma rede com $L = 20$ com CC periódica e sinapses homogêneas excitatórias. Os neurônios se encontram sincronizados (ou todos disparam juntos, ou todos estão quiescentes juntos), sendo a transição entre essas duas fases com atividade irregular de todos os elementos da rede.	118
Figura 39 Tempo transiente médio, $\langle \Delta T \rangle$, em função do tamanho linear da rede, L , e do número de neurônios na rede, $N = L^2$. Após o tempo ΔT , a rede atinge o estado estacionário em que as subredes oscilam em antifase. Parâmetros conforme especificados no texto. As barras de erro foram calculadas através do erro aleatório associado a 20 realizações da simulação para cada L . Algoritmo discutido no apêndice C.3. a e b são constantes de ajuste das curvas por mínimos quadrados.	119
Figura 40 Dinâmica de uma rede com $L = 3$ (destacada com fundo azul e repetida a direita, embaixo e na diagonal para ilustrar CC periódicas). Cada quadradinho é um neurônio. As setas verdes e	

laranjas indicam as frentes de onda de atividade que se propagam pela rede conforme o tempo passa. As setas vermelhas indicam a ordem temporal dos quadros. Preto (cinza, no destaque) significa $x_i(t) = +1$ e branco (azul, no destaque) significa $x_i(t) = -1$ 121

Figura 41 ISI de uma rede quadrada de neurônios KTz em função do acoplamento, J , de sinapses homogêneas para diferentes L com CI aleatórias em z . Note que, apesar de $L = 6$ parecer mais comportado (há 3 linhas bem definidas), todos os quatro casos parecem seguir o mesmo padrão. Em vermelho está destacado o ISI do neurônio da linha 1 e da coluna 1. 123

Figura 42 Potencial de membrana de um dos neurônios da rede com $L = 5$. As setas indicam dois IBI distintos e um ISI (este na direita). 124

Figura 43 Distribuição dos ISI (seja IBI ou ISI) de uma rede quadrada de neurônios KTz para $L = 5$ (laranja) e $L = 6$ (azul) com $J = -0.01$ e CI tal que o z é diferente para todos os neurônios. . . 124

Figura 44 ISI de uma rede quadrada de neurônios KTz em função de J para $L = 5$ e $L = 7$ com CI igual para todos os neurônios. Aparece uma escadaria inofensiva (BAK, 1982), pois todos os neurônios apresentam o mesmo ISI para um dado J – comportamento análogo ao da figura 35 (topo), independentemente do tamanho da rede. . . 125

Figura 45 Comportamento típico de uma rede de elementos KTz excitáveis sob influência de um processo de Poisson a taxa $r = 0.01$ ts^{-1} com acoplamento inibitório homogêneo $J = -0.2$. As setas verdes indicam ondas espirais que se desenvolvem no meio. 129

Figura 46 Diagrama de fases do modelo KTz em rede quadrada com CC livres sujeita a estímulos provenientes de um processo de Poisson. As cores representam a função resposta. Vermelho significa F grande (muita atividade) e azul significa F pequeno (pouca atividade, i.e., a sinapse não é forte o suficiente para propagar pela rede o sinal do neurônio estimulado). O valor de F é uma média aritmética de 50 realizações para cada par (J, r) , cada uma com 10000 ts. As retas pretas verticais indicam os valores de J utilizados para plotar F em função de r 130

Figura 47 Detalhe da função resposta em função da taxa de Poisson, r . As curvas ajustadas são: $F \sim r^{0.953}$ (linha sólida preta) e $F \sim r^{1.23}$ (linha sólida lilás), mostrando uma mudança no intervalo dinâmico da rede. As barras de erro, em cinza, são o erro aleatório associado a 50 realizações da simulação para cada par (J, r) 131

Figura 48 Diagrama de fases da rede quadrada com CC livres para

sinapses homogêneas e neurônios no Regime 1 sujeitos a estímulo delta. As fases são ativa (vermelha) – toda a rede responde a um único estímulo – e inativa (azul) – apenas o neurônio estimulado responde. Em branco está a fase em que nem mesmo o neurônio estimulado dispara. Foram feitas 20 realizações para cada par (J, I_0) , resultando num erro aleatório nulo. Cada realização rodou por 10000 ts. O estímulo foi dado sempre no neurônio do centro da rede.....	133
Figura 49 Detalhe do número de neurônios que dispararam em decorrência de um estímulo delta ($I_0 = 0.1$) para diferentes J no Regime 1. Os limiares, J_s^+ e J_s^- são definidos como valor de J para o qual a rede passa de inativa (só há disparo do neurônio que recebeu o estímulo) para ativa (a rede inteira responde ao estímulo). Foram feitas 20 realizações para cada valor de J , resultando num erro aleatório nulo. Cada realização rodou por 10000 ts. O estímulo foi dado sempre no neurônio do centro da rede.....	134
Figura 50 Detalhe do número de neurônios que dispararam em decorrência de um estímulo delta ($I_0 = 0.4$) para diferentes J nos Regimes 2 (esq.) e 3 (dir.). Os limiares, J_s^+ e J_s^- são definidos como valor de J para o qual a rede passa de inativa (só há disparo do neurônio que recebeu o estímulo) para ativa (a rede inteira responde ao estímulo). Foram feitas 20 realizações para cada valor de J , resultando num erro aleatório nulo. Cada realização rodou por 10000 ts. O estímulo foi dado sempre no neurônio do centro da rede.....	135
Figura 51 Comparação do parâmetro de ordem, M , para as transições de fase dos casos sem e com ruído ($R = -0.111$). As barras de erro representam o erro aleatório devido a 100 realizações da simulação para cada $J = \langle J \rangle - R/2$. Círculos vermelhos são para sinapses com ruído e quadrados pretos para sem ruído. Sinapses inibitórias e neurônios do Regime 1.....	136
Figura 52 Comparação do parâmetro de ordem, M/L^2 , para a transição de fase do caso com ruído para $R = -0.036$ (linha preta) e para $R = -0.111$ (linha vermelha). As barras de erro representam o erro aleatório devido a 100 realizações da simulação para cada $J = \langle J \rangle - R/2$. Sinapses inibitórias e neurônios do Regime 1.....	137
Figura 53 Parâmetro de ordem, M , e parâmetro de ordem normalizado, M/L^2 , para a transição de fase do caso com ruído para $R = -0.036$ e diferentes L . A razão M/L^2 possui a mesma forma para diferentes L , sugerindo que sistemas de tamanhos diferentes	

se comportam da mesma maneira. As barras de erro representam o erro aleatório devido a 100 realizações da simulação para cada $J = \langle J \rangle - R/2$ 138

Figura 54 Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento, J , na transição de fase da rede de Barabási-Albert para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses homogêneas, considerando a mesma rede para cada realização (esquerda) e diferentes redes para cada realização (direita). Detalhes da simulação no texto. 141

Figura 55 Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Barabási-Albert para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses ruidosas ($R = -0.111$), considerando a mesma rede para cada realização (vermelho) e diferentes redes para cada realização (preto). Detalhes da simulação no texto. 142

Figura 56 Comparação do parâmetro de ordem, M , para sinapses homogêneas (preto) e ruidosas (vermelho, $R = -0.111$) em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Barabási-Albert para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos. Detalhes da simulação no texto. 143

Figura 57 Ilustração do método de Watts e Strogatz para criação de redes de mundo pequeno. Pontos representam elementos e traços, conexões. A seta indica o eixo da probabilidade de reconexão, p_r . À esquerda está a condição inicial do algoritmo: um anel com conexões entre $K = 4$ primeiros vizinhos ($p_r = 0$). No meio, uma rede de mundo pequeno ($0 < p_r < 1$) e à direita uma rede completamente aleatória ($p_r = 1$). 144

Figura 58 Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento, J , na transição de fase da rede de Watts-Strogatz para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses homogêneas, considerando a mesma rede para cada realização (esquerda) e diferentes redes para cada realização (direita). Verifica-se comportamento não monotônico. Detalhes da simulação no texto. 145

Figura 59 Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Watts-Strogatz para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses ruidosas ($R = -0.111$), considerando a mesma rede para cada realização (vermelho) e diferentes redes para cada realização (preto). Detalhes da simulação no texto. 147

Figura 60 Comparação do parâmetro de ordem, M , para sinapses

homogêneas (preto) e ruidosas (vermelho, $R = -0.111$) em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Watts-Strogatz para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos. Detalhes da simulação no texto.	147
Figura 61 Comparação do parâmetro de ordem, M/N , em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, para a transição de fase com sinapses ruidosas para redes quadradas (preto), redes livres de escala (vermelho) e redes de mundo pequeno (verde).	148
Figura 62 Ilustração do algoritmo utilizado para medir amostras e subamostras das avalanches. No eixo y estão os neurônios da rede e no eixo x , o tempo. Topo: amostragem completa; meio: subamostragem correlacionada; baixo: subamostragem descorrelacionada. Cada disparo contado é representado por um círculo vermelho. As linhas tracejadas representam os neurônios que são considerados (fração $f = 3/N$). Os círculos vazados são disparos ignorados na contagem do tamanho das avalanches em ambas as subamostragens, mas considerados para agrupar as avalanches apenas na subamostragem correlacionada (comparar última avalanche nos quadros do meio e de baixo). As avalanches estão representadas por retângulos de fundo cinza. Cada retângulo corresponde a uma janela de w ts.	152
Figura 63 Histograma normalizado (painéis da esquerda) e probabilidade acumulada (painéis da direita) das avalanches espaciais (topo) e temporais (baixo) para uma rede quadrada com $L = 20$, $R = -0.036$ e $J = -0.15$. Os parâmetros são os mesmos da transição de fase da figura 53. Expoentes $\alpha \approx 1.4$ e $\tau \approx 1.56$	155
Figura 64 Esquerda: Avalanches espaciais (topo) e temporais (baixo) para redes quadradas com $L = 20$ (linha tracejada) e $L = 30$ (linha sólida). Expoentes $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.468$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.66$. Direita: colapso dos dados da esquerda (ver detalhes no texto).	156
Figura 65 Esquerda: Avalanches numa rede quadrada com $L = 15$ para $p = 0.337$, $R = -0.036$ e J conforme na legenda. Direita: detalhe dos dois regimes críticos, $J = -0.15$ (quadrados, curva tracejada) e $J = -0.10$ (círculos, curva traço-ponto), com seus respectivos ajustes. Expoentes $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.45$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.63$ para $J = -0.15$ e $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.25$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.39$ para $J = -0.10$ (τ não está exposto na figura).	157
Figura 66 Avalanches em rede quadrada ($L = 20$) para neurônios do Regime 1 (esquerda, com $J = 0.0057$) e do Regime 3 (direita, com $J = 0.058$) para diferentes p (conforme legenda). Aparentemente, não há comportamento crítico, pois há poucas avalanches	

que atingem a rede inteira. 159

Figura 67 Avalanches para neurônios do Regime 2 em rede quadrada com $L = 20$ para diferentes p (conforme legenda), com $J = 0.03$. Há regime crítico para $p = 0.25$ e tamanhos de avalanche entre 10 e 400 com expoentes: $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.68$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 2.34$ 159

Figura 68 Subamostragem correlacionada de uma rede com $L = 20$ neurônios. As frações estão especificadas na legenda. O painel da esquerda mostra as avalanches e o painel da direita mostra o colapso das curvas. Os expoentes são $\alpha_{4\%} = 1.34\bar{3}1$, $\alpha_{10\%} = 1.35\bar{4}8$, $\alpha_{12\%} = 1.34\bar{3}3$ e $\alpha = 1.380\bar{8}$. As subamostras seguem uma lei de potência muito próxima à da amostra (detalhes no colapso). 161

Figura 69 Subamostragem descorrelacionada de uma rede com $L = 20$ neurônios. As frações estão especificadas na legenda. As subamostras foram ajustadas com uma curva log-normal. Note que quanto menor a fração, melhor é o ajuste. 162

Figura 70 Esboço da expansão de Landau da energia livre em função da magnetização transladada de $f_0(T)$ para $T < T_c$ (azul), $T = T_c$ (vermelho) e $T > T_c$ (laranja). 190

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

SOC	Criticalidade Auto-Organizada. Do inglês, <i>Self-Organized Criticality</i>	38
ddp	Diferença de Potencial.	59
Na ⁺	Íon de sódio.	59
K ⁺	Íon de potássio.	59
Cl ⁻	Íon de cloro.	59
Ca ²⁺	Íon de cálcio.	59
HH	Modelo de neurônio de Hodgkin e Huxley.	61
ML	Modelo de neurônio de Morris e Lecar.	61
RC	Circuito elétrico que contém apenas resistências (ôhmicas ou não) e capacitores, além de fontes.	61
KTz	Modelo de neurônio proposto por Kuva et al. (2001) utilizado para obter os resultados deste trabalho.	70
FN	Modelo de neurônio de FitzHugh e Nagumo.	70
HR	Modelo de neurônio de Hindmarsh e Rose.	72
u.a.	Unidades arbitrárias, referindo-se a unidade de medida de uma grandeza.	73
ISI	<i>Inter-spike interval</i> . Intervalo de tempo entre dois disparos (potenciais de ação) consecutivos de um mesmo neurônio.	76
mV	Mili-volts ou 10 ⁻³ volts. Unidade de medida de potencial elétrico.	79
ts	Do inglês, <i>timesteps</i> ou passos de tempo. Unidade arbitrária para contar o tempo na evolução temporal de um mapa.	79
KT	Modelo de neurônio proposto por Kinouchi e Tragtenberg (1996).	82
MCP	Ponto multi-crítico.	84
PF	Ponto fixo. Ponto atrator de um sistema dinâmico.	90
ms	Mili-segundo ou 10 ⁻³ segundos. Unidade de medida de tempo.	93
mM	Mili-mol por litro, ou 10 ⁻³ mol por litro. Unidade de concentração de uma substância.	93
μS	Micro-Siemens, ou 10 ⁻⁶ Siemens. Unidade de condutância elétrica.	93

nA	Nano-ampère ou 10^{-9} ampères. Unidade de medida de corrente elétrica.	94
CSM	Do inglês, Mapa de Sinapse Química, proposto por Kuva et al. (2001).	94
LFP	<i>Local Field Potential</i> . Técnica experimental que detecta a atividade individual de neurônios.	96
nm	Nano-metro. $1 \text{ nm} = 10^{-9}$ metros.	96
CI	Condição(ões) inicial(is).	100
CC	Condição(ões) de contorno.	109
IBI	Intervalo entre <i>bursts</i> , do inglês <i>interburst interval</i>	122
dB	Decibel, ou 10^{-1} bel. Unidade de intensidade sonora.	127
BA	Barabási-Albert. Geralmente refere-se à rede livre de escala proposta por Barabási e Albert (1999).	140
WS	Watts-Strogatz. Geralmente refere-se à rede de mundo pequeno proposta por Watts e Strogatz (1998).	140
SC	Subamostragem correlacionada – seção 4.5.	152
SD	Subamostragem descorrelacionada – seção 4.5.	152
LN	Curva log-normal.	162

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	31
2 AUTO-ORGANIZAÇÃO E COMPLEXIDADE	37
2.1 TRANSIÇÕES DE FASE E CRITICALIDADE	39
2.1.1 Transições de 1ª Ordem	39
2.1.2 Transições Contínuas	43
2.2 CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA (SOC)	46
2.2.1 Pré-Requisitos da Auto-Organização Crítica	48
2.2.2 Sistemas Criticamente Auto-Organizados	51
2.2.3 Modelos computacionais	52
2.2.3.1 Pilha de Areia	53
2.2.3.2 Fogo na Floresta	54
2.2.4 É Possível Haver SOC no Cérebro?	55
3 MODELOS DE NEURÔNIOS	59
3.1 MODELOS BIOLÓGICOS	61
3.1.1 Hodgkin-Huxley (HH)	61
3.1.2 Morris-Lecar (ML)	69
3.2 MODELOS FORMAIS	70
3.2.1 FitzHugh-Nagumo (FN)	72
3.2.2 Hindmarsh-Rose (HR)	76
3.2.3 O Mapa de Rulkov	78
3.2.4 O Mapa Kinouchi-Tragtenberg (KT)	81
3.2.5 O Mapa Kinouchi-Tragtenberg Estendido (KTz) ...	88
4 REDES DE NEURÔNIOS KTZ	95
4.1 SINAPSES	96
4.1.1 O Mapa de Sinapse Química (CSM)	99
4.1.1.1 Mapa de Sinapse Química Homogêneo	103
4.1.1.2 Mapa de Sinapse Química Dinâmico	104
4.1.1.3 Mapa de Sinapse Química com Ruído	106
4.2 REDES REGULARES	108
4.2.1 Dinâmica Fora de Ponto Fixo	110
4.2.1.1 Dinâmica Fora de PF com CC Livres	115
4.2.1.2 Dinâmica Fora de PF com CC Periódicas	118
4.2.2 Dinâmica Excitável no Ponto Fixo	126
4.2.2.1 Dinâmica Excitável no Ponto Fixo Para Sinapses Ho- mogêneas	128
4.2.2.2 Dinâmica Excitável no Ponto Fixo Para Sinapses Com Ruído	136

4.3 REDES COMPLEXAS	139
4.3.1 Redes Livres de Escala	140
4.3.1.1 Redes Livres de Escala Com Sinapses Homogêneas	141
4.3.1.2 Redes Livres de Escala Com Sinapses Com Ruído	142
4.3.2 Redes de Mundo Pequeno	143
4.3.2.1 Redes de Mundo Pequeno Com Sinapses Homogêneas ...	145
4.3.2.2 Redes de Mundo Pequeno Com Sinapses Com Ruído ...	146
4.4 SÍNTESE DOS RESULTADOS PARA SINAPSES COM RUÍDO	148
4.5 AVALANCHES E CRITICALIDADE COM O KTZ	149
4.5.1 Representação do Estado Crítico	153
4.5.2 Amostragem Completa	154
4.5.3 Subamostragem Aleatória	160
4.6 QUANDO ESPERAR CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA?	162
5 CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS	167
REFERÊNCIAS	173
APÊNDICE A – Cálculo dos Expoentes Críticos para Sistemas Magnéticos	189
APÊNDICE B – Estimulando Redes Excitáveis	197
APÊNDICE C – Algoritmos e Métodos Computacionais	203

1 INTRODUÇÃO

A tabela periódica tem pouco mais de 100 elementos. Então, de onde saiu tamanha diversidade existente na natureza? – Esta é uma questão que, a princípio, parece óbvia; mas os mecanismos por traz da grande diversidade do universo devem ser *desvendados* pela ciência, pois esta é a maneira mais objetiva que os homens já criaram para conhecer o mundo. Certamente, não é a única, muito menos há apenas uma explicação, dentro da própria ciência, para cada fenômeno observado na natureza – o que mostra que não podemos conhecer esta plenamente; podemos, apenas, propor explicações (ou teorias) que descrevam, entre outras coisas, satisfatoriamente bem o que acessamos através dos sentidos, e corroborá-las, ou refutá-las, através de experimentos.

O universo poderia ter evoluído para um estado cristalino, ou para um gás ideal, mas a matéria não se condensou dessas maneiras tão simples. Ela se condensou formando estruturas peculiares em todas as escalas possíveis, desde os átomos até os planetas, estrelas e galáxias. Ainda próximo das menores escalas, encontram-se todas as formas de vida que conhecemos.

Gases e cristais podem ser explicados através das leis básicas da física. Apesar de formado por muitos componentes – sejam átomos ou moléculas –, os cristais são compostos por estruturas regulares que se repetem em todas as direções, formando um sistema ordenado. Assim, cada átomo da rede se comporta da mesma maneira. Por outro lado, os componentes dos gases apresentam velocidades e posições muito diferentes individualmente, mas, na média, todos eles também se comportam da mesma maneira. Contudo, a matéria viva e a maioria das estruturas formadas no universo apresentam variadas formas e funções – podemos chamar esses tipos de sistemas de sistemas complexos¹.

A teoria da Criticalidade Auto-Organizada² (SOC), proposta por Bak, Tang e Wiesenfeld (1987), é uma abordagem audaciosa para responder à pergunta que destacamos há pouco. Em síntese, ela busca explicar como, e por quê, emergem estruturas complexas e comportamentos distintos em escalas meso e macroscópica de sistemas que,

¹Não vamos entrar na discussão de uma definição mais formal de complexidade. Basta, para fins informativos, entendê-los como sistemas de muitos corpos interagentes que podem apresentar grande variedade de comportamento macroscópico. Discutiremos um pouco melhor esse conceito no capítulo 2.

²Entraremos em detalhes sobre ela no capítulo 2.

microscopicamente, parecem simples (BAK, 1996). SOC fundamenta estudos desde terremotos (OLAMI; FEDER; CHRISTENSEN, 1992) até a evolução de sistemas biológicos (BAK; SNEPPEN, 1993), como veremos no próximo capítulo. Basicamente, a teoria de SOC afirma que um dado sistema se auto-organiza – sem nenhuma ajuda de agentes externos, i.e., apenas através da dinâmica de seus componentes interagindo entre si – em um estado crítico³, caracterizado, principalmente, por leis de potência na distribuição de tamanhos e de durações de eventos, chamados de avalanches.

Por outro lado, neurônios são sistemas dinâmicos que apresentam características marcantes de SOC, como os limiares da excitabilidade (IZHIKEVICH, 2007), além de redes de neurônios se auto-organizarem durante o processo de aprendizagem e formação de memórias (KOCH; LAURENT, 1999; PERETTO, 1994). Estudos com redes de neurônios apontam para a formação de padrões nas redes, como ondas espirais (JUNG et al., 1998; RIBEIRO; COPELLI, 2008) e rajadas de atividades (BAL; MCCORMICK, 1996; BUTTS et al., 1999).

Leis de potência foram reportadas por Beggs e Plenz (2003) para culturas de tecido cerebral, o que levou esses autores a propor que o cérebro é um sistema criticamente auto-organizado e, devido ao expoente encontrado, pode ser explicado através de um processo de ramificação. Outros sinais de SOC, como o ruído⁴ $1/f$, em medidas de eletroencefalograma também foram reportados (GEORGELIN et al., 1999). Trabalhos comparando atividade cerebral *in vivo* com modelos bem aceitos de SOC (PRIESEMAN; MUNK; WIBRAL, 2009) e com modelos críticos⁵ (RIBEIRO et al., 2010) obtiveram bons resultados. Werner (2010, p.14), em sua revisão, discute as consequências do comportamento crítico no cérebro, tais como a otimização da sensibilidade a estímulos externos (KINOCHI; COPELLI, 2006), a otimização da memória e processos de aprendizagem (ARCANGELIS; PERRONE-CAPANO; HERRMANN, 2006) e a otimização do processamento de informação e do poder computacional.

Bonachela e Muñoz (2009) e Bonachela et al. (2010) fazem uma revisão sobre algumas abordagens computacionais ao problema. Em particular, destacamos o trabalho de Levina, Herrmann e Geisel (2007), no qual é proposto um modelo em que neurônios integra-dispara estão conectados em redes de campo médio através de sinapses dinâmicas⁶; e

³Definiremos criticalidade com mais rigor na seção 2.1.

⁴Ver sobre ruído $1/f$ na seção 2.2.

⁵Ribeiro et al. (2010) compararam seus dados com um autômato celular crítico por construção, em que cada célula é uma idealização de um neurônio excitável.

⁶Falaremos mais sobre o modelo integra-dispara e as sinapses dinâmicas nas

o trabalho de Arcangelis, Perrone-Capano e Herrmann (2006), no qual é proposto um automato celular capaz de se auto-organizar criticamente devido à plasticidade das sinapses⁷.

Contudo, todos os trabalhos que lidam com esse problema se baseiam em modelos demasiado simplificados de neurônios. Alguns autores estudaram modelos de redes com neurônios representados por osciladores de fase (SOMPOLISNKY; GOLOMB; KLEINFELD, 1991; HANSEL; SOMPOLINSKY, 1992; HEMMEN; WRESZINSKI, 1993; ARENAS; PÉREZ-VICENTE, 1994) ou por elementos excitáveis do tipo de FitzHugh-Nagumo⁸ (ABBOTT, 1990; KURRER; NIESWAND; SCHULTEN, 1991; WALLENSTEIN, 1993; GOLOMB; RINZEL, 1993). Outros, estudaram sincronização, caos e outros fenômenos espaço-temporais em redes de neurônios representados por mapas⁹ (CHATÉ; MANNEVILLE, 1992; KANEKO, 1994). Porém, esses modelos, em maioria, utilizam o mapa logístico que, apesar de conhecido e bem estudado, tem pouca motivação biológica¹⁰. Herz e Hopfield (1995) propuseram um modelo de redes de mapas acoplados – onde o mapa representa um neurônio integra-dispara – em que a dinâmica mantém analogias com a de terremotos criticamente auto-organizados. Ibarz, Casado e Sanjuán (2011) fazem uma revisão dos mapas utilizados para modelar neurônios.

Propomos a estudar a dinâmica de um modelo de neurônio formal¹¹, definido por um mapa tridimensional – o modelo de Kinouchi e Tragtenberg estendido (KUVA et al., 2001), o qual possui semelhanças importantes com modelos biológicos¹², como correntes rápidas, lentas e variáveis de retorno –, conectá-los em redes de diferentes topologias através de sinapses químicas e buscar, neste contexto, comportamento crítico ou criticamente auto-organizado. O diferencial do nosso

seções 3.2 e 4.1.1.2, respectivamente.

⁷O termo *plasticidade* é utilizado para designar sinapses que adaptam sua intensidade de acoplamento de acordo com a atividade nos neurônios pré e pós-sinápticos.

⁸O modelo de FitzHugh-Nagumo será visto na seção 3.2.1.

⁹Mapas também são conhecidos como equações de diferenças. Mapas são sistemas de tempo discreto, porém de variáveis contínuas. Falaremos mais sobre eles na seção 3.2. Redes de mapas são, geralmente, referidas por *Coupled map lattices*.

¹⁰O mapa logístico é um modelo geral, cujas variáveis dinâmicas não tem nenhuma correspondência com as variáveis de modelos biológicos, como o modelo de Hodgkin-Huxley, estudado na seção 3.1.1.

¹¹Por modelo formal de neurônio, entendemos aqueles que preservam as características dinâmicas dos neurônios reais, mas cujos parâmetros não necessariamente possuem uma realidade física, ou seja, não podem ser medidos em experimentos. São modelos fenomenológicos, por assim dizer. Ver seção 3.2.

¹²Modelos biológicos serão definidos na seção 3.1, mas em síntese, modelos biológicos de neurônios são aqueles baseados em condutâncias, ou seja, cujos parâmetros podem ser determinados experimentalmente.

trabalho é, portanto, a utilização de mapas que reproduzem melhor as características dos modelos baseados em condutância e a utilização de sinapses químicas (também representadas por mapas) com ou sem ruído.

Pretendemos chamar a atenção para a utilidade de mapas na Neurociência computacional, na mesma linha de Izhikevich e Hoppensteadt (2004) e de Ibarz, Casado e Sanjuán (2011), além de fornecer mais ferramentas para um melhor entendimento da possibilidade de um estado crítico ocorrer no cérebro e do que, na verdade, este estado significa. Conforme discute Vertes, Bassett e Duke (2011), a ausência de comportamentos caracterizados por leis de potência, no cérebro, pode estar diretamente relacionada com algumas doenças como esquizofrenia. Em síntese, nosso objetivo é entender o mecanismo por trás do comportamento de avalanches em redes de neurônios para, futuramente, estudar sua relação com doenças neurológicas, como a esquizofrenia e a epilepsia¹³.

Outro ponto chave deste trabalho é a subamostragem das redes de neurônios. Priesemann, Munk e Wibral (2009) e Ribeiro et al. (2010) discutem que medidas da atividade neural são sempre subamostradas, devido a impossibilidade de implantar um eletrodo em cada neurônio do cérebro para medir sua atividade, já que lá há bilhões de neurônios. Simulações computacionais levam em consideração apenas o conjunto completo de dados, o que pode ser de pouca utilidade quando comparado com dados experimentais.

Nosso principal objetivo é, portanto, responder perguntas as quais os modelos simplificados não respondem, tais como:

- Quais são as propriedades dinâmicas dos neurônios importantes para obter um estado crítico?
- Quais as condições às quais a rede e/ou as sinapses devem estar sujeitas para possibilitar o aparecimento de um estado crítico? e
- Até que ponto as medidas subamostradas representam o comportamento da rede, como um todo?

Dentre as vantagens do uso de mapas, está a preservação do comportamento dinâmico dos modelos biológicos de neurônio – que são representados por equações diferenciais –, o baixo custo computacional e a maior precisão dos resultados, quando comparados com equações diferenciais.

¹³Silva et al. (2010) discute que, na verdade, sinapses elétricas são importantes no estudo da epilepsia, mas focaremos este trabalho apenas em sinapses químicas.

Para discutir a possibilidade de um estado criticamente auto-organizado, definiremos, no capítulo 2, rapidamente, o que entendemos por criticalidade e, posteriormente, por criticalidade auto-organizada. Revisaremos alguns modelos importantes de modo a salientar suas principais características e nortear nosso estudo.

Em seguida, no capítulo 3, cabe uma discussão sobre a dinâmica dos modelos biológicos e formais de neurônios que são amplamente estudados na literatura, visando fundamentar a nossa escolha do mapa de Kinouchi e Tragtenberg estendido como unidade fundamental das nossas simulações.

O capítulo 4 apresenta os diferentes mapas de sinapse química estudados. Inclusive, traz nossa proposta de um mapa de sinapse química com ruído – nossa principal contribuição, pois nos possibilitou observar avalanches. Ainda, traz os resultados para redes regulares e complexas, ambas com sinapses homogêneas ou com ruído, conectando neurônios em diferentes regimes de comportamento. Destacaremos as transições de fase, as avalanches e a subamostragem dos dados.

Concluiremos com uma breve reflexão sobre a possibilidade de criticalidade auto-organizada em nosso modelo, tanto na seção 4.6 e no capítulo 5. O apêndice A mostra o cálculo dos expoentes críticos para modelos magnéticos a fim de completar o raciocínio da seção 2.1.2 sem atrapalhar o andamento geral do texto. Detalhes dos estímulos que utilizamos em nossas simulações, detalhes de algumas simulações e de alguns algoritmos desenvolvidos podem ser encontrados no final do trabalho, nos apêndices B e C, respectivamente.

2 AUTO-ORGANIZAÇÃO E COMPLEXIDADE

O objetivo da ciência da auto-organização e complexidade é entender a origem e o caráter das estruturas espaciais e dinâmicas temporais em sistemas de muitos componentes que exibem, sem forçamento externo, grande diversidade, ou variabilidade. Quando aplicada a sistemas biológicos, pretende-se entender as implicações funcionais da complexidade espaço-temporal: como que dessas estruturas e suas dinâmicas emergem certos comportamentos tão diversos? – Dessa maneira, seria possível não só os descrever, mas também os prever (mesmo que de maneira estatística) e/ou controlar a evolução de tais sistemas.

Um sistema é dito *auto-organizado* quando sua estrutura emerge sem a influencia de algum agente externo, i.e., a organização do sistema resulta apenas das interações internas entre os seus constituintes (HAKEN, 2008). Dissipar energia é uma condição necessária à auto-organização (NICOLIS; PRIGOGINE, 1977). O exemplo físico mais simples é a situação de dois metrônomo¹ iguais sobre uma tábua que pode deslizar em uma superfície ideal, ambos realizando pequenas oscilações. Caso a tábua não estivesse presente, ambos os metrônomo realizariam um movimento harmônico simples, cada um com sua fase devidamente ajustada nas condições iniciais. Ao inserir a tábua, inserimos um vínculo no sistema, prendendo, de certa forma, as coordenadas dos dois metrônomo. Dessa maneira, o movimento de um influencia o outro e vice-versa, fazendo com que o sistema não mais permaneça num estado qualquer, mas se auto-organize em um dos seus dois novos modos normais de vibração, independentemente das suas fases iniciais². Dizemos que essa nova ordem no sistema emergiu diretamente do acoplamento entre os dois metrônomo, pois sem este eles não se auto-organizariam (sincronizariam).

O fenômeno de auto-organização é extremamente comum na natureza e em atividades humanas, ocorrendo em fenômenos tão diversos quanto plantas e animais, na formação das listras em zebras, por exemplo, até na formação de opinião pública e na organização de redes sociais (HAKEN, 2008). Inclusive, foi proposto que a formação de memórias em processos de aprendizagem seja auto-organizada (PERETTO, 1994;

¹Metrônomo é um aparelho utilizado para marcar o ritmo de uma música. Consiste, basicamente, em uma mola de torção e um ponteiro. Este sistema recebe energia constantemente para compensar a energia dissipada por atrito.

²Neste caso, esse processo de auto-organização é também conhecido como *sincronização* (PIKOVSKY; ROSENBLUM, 2007), mas nem tudo que está sincronizado passou por um processo de auto-organização.

STASSINOPOULOS; BAK, 1995).

O termo *complexidade* não tem um significado precisamente definido, mas é comumente empregado para descrever sistemas de muitos constituintes interagentes (AUYANG, 1998; SPORNS, 2007), geralmente cada um com uma dinâmica não-linear, apresentando comportamentos caóticos, de onde emerge ordem em escala meso e macroscópica de maneira análoga ao caso dos metrônimos³. Em geral, sistemas de muitos corpos (ou muitas variáveis dinâmicas – muitos graus de liberdade) são descritos por teorias estatísticas. Em seu livro *How Nature Works*⁴, Bak (1996, p.1–26) discute algumas questões epistemológicas interessantes sobre porque uma *Teoria da Complexidade* deve ser estatística e defende que complexidade é sinônimo de criticalidade (Ibid., p.105–112).

Sem entrar no mérito dessa discussão, é fato que há muitos trabalhos sobre complexidade envolvendo leis de potência estatísticas que descrevem as propriedades de escala de processos que têm estruturas espaciais e/ou temporais fractais e estruturas consideradas, pelo menos qualitativamente, complexas⁵, fazendo assim uma ligação entre criticalidade e complexidade, já que, na maioria desses trabalhos, as leis de potência representam grande variabilidade⁶ e grande susceptibilidade a flutuações. Apenas descrever de maneira satisfatória as flutuações auto-similares, tanto espaciais quanto temporais, com geometria fractal, i.e., em termos de expoentes de escala em leis de potência, não revela porque essas estruturas são tão comuns na natureza. Por outro lado, a Teoria de Criticalidade Auto-Organizada (do inglês, SOC) provê não só a descrição desses sistemas, mas também busca entender porque esse fenômeno ocorre.

Como o nome sugere, essa teoria sustenta que sistemas complexos tendem a se auto-organizar num estado *crítico*. Este estado é, em analogia com a teoria de fenômenos críticos, um estado que apresenta grande variabilidade, estando sujeito a flutuações de todos os tamanhos (grande susceptibilidade), geralmente caracterizado por

³Apesar de a dinâmica dos metrônimos discutida aqui não apresentar comportamento caótico no limite de pequenas oscilações, é uma situação em que o comportamento de cada um deles, separadamente, é diferente do comportamento do sistema como um todo, como ocorre geralmente em sistemas ditos complexos.

⁴Do inglês, *Como a Natureza Funciona*.

⁵A grande maioria das referências deste trabalho são exemplos de complexidade caracterizada por leis de potência críticas e pela Mecânica Estatística fora do equilíbrio.

⁶Por variabilidade entende-se diversidade. No contexto da criticalidade auto-organizada, como veremos a frente, pode ocorrer uma grande variedade de eventos, pois a distribuição de tamanho de eventos é caracterizada por uma lei de potência.

uma transição de fase de segunda ordem (contínua). Assim, torna-se necessário fazer, a seguir, uma breve descrição dos conceitos básicos ligados a transições de fase e à criticalidade, diferenciando transições de primeira e segunda ordem. Estas definições também nos ajudarão a analisar nossos resultados no capítulo 4. Posteriormente, retornaremos à teoria de SOC, descrevendo os problemas originais os quais se propôs resolver e contextualizando-a dentro deste trabalho.

2.1 TRANSIÇÕES DE FASE E CRITICALIDADE

Uma transição de fase ocorre quando as propriedades de um dado sistema mudam de maneira perceptível, de modo que haja uma singularidade na energia livre que o descreve (YEOMANS, 1992). O formalismo desenvolvido pela Mecânica Estatística para descrevê-las pode ser aplicado a uma enorme variedade de sistemas de muitos corpos, sendo alguns exemplos as transições líquido-gás, condutor-supercondutor, paramagneto-ferromagneto, ordem-desordem estrutural, etc.

De acordo com a classificação de Ehrenfest, corrigida por Fisher (Ibid., p.22), há dois tipos de transição de fase cujas características são muito diferentes. A saber, quando duas fases claramente distintas estão separadas por uma linha de coexistência, a transição é dita de *primeira ordem*, estando caracterizada por uma descontinuidade numa derivada de primeira ordem da energia livre. Caso contrário, se as duas fases não estiverem claramente separadas, já que a transição entre as duas fases é suave, e haja alguma singularidade ou descontinuidade em uma das derivadas de ordem superior, a transição é dita *contínua, crítica* ou de *segunda ordem*.

2.1.1 Transições de 1ª Ordem

O estado de um sistema é completamente determinado quando conhecemos sua relação fundamental (ou potencial termodinâmico) e o valor de suas variáveis termodinâmicas⁷. Em particular, trataremos de sistemas convenientemente descritos pelo potencial de Gibbs G , útil para tratar sistemas termodinâmicos em contato com um reservatório térmico e com um reservatório de volume, no caso de fluidos, ou com

⁷Usualmente, as variáveis termodinâmicas (e suas conjugadas por transformada de Legendre) são: entropia S , temperatura T , energia interna U , pressão P , volume V , potencial químico μ , número de partículas (ou número de mols) N , campo magnético H , magnetização M , etc.

um reservatório térmico e um reservatório de campo magnético, no caso de sistemas magnéticos, definimo-lo como, respectivamente (CALLEN, 1985):

$$G \equiv G(T, P, N) \quad \text{ou} \quad G \equiv G(T, H, N) . \quad (2.1)$$

Para simplificar a notação, definimos⁸ $g \equiv G/N$, que deve ser uma função côncava de suas variáveis intensivas e convexa de suas variáveis extensivas (Ibid., p.208), resultando na condição de estabilidade dada por 2.2:

$$\frac{\partial^2 g}{\partial T^2} \leq 0; \quad \frac{\partial^2 g}{\partial P^2} \leq 0 . \quad (2.2)$$

A fase do sistema é um de seus estados de equilíbrio. Para achar o estado de equilíbrio de um sistema descrito por $g(T, P)$, minimizamos g com relação aos parâmetros livres do sistema (u e v , neste caso, pois T e P são fixos para uma dada fase) (Ibid., p.218).

Em outras palavras, a fase em que o sistema se encontra é, portanto, o mínimo global (obtido pela minimização de g em relação a u e v) da energia livre de Gibbs por partícula, $g(T, P)$. Apesar das flutuações, o sistema permanece estável nesse mínimo (Ibid., p.210–222). A figura 1 ilustra as fases de um sistema definido por $G(T, P)$.

A superfície $G(T, P)$ sobre o plano $T \times P$ (ilustrada para um P qualquer na figura 1) é⁹ $G(T, P) \equiv G_s(T, P)$ para $T < T_1$, pois $G_s(T, P) < G_l(T, P)$ e $G_s(T, P) < G_g(T, P)$. O mesmo vale para as outras duas fases. Ou seja, a fase é sempre a superfície mais baixa sobre o plano $T \times P$. Os cruzamentos entre G_s , G_l e G_g dão origem às *curvas de coexistência*¹⁰. A projeção de $G(T, P)$ em $T \times P$ é o que costuma-se chamar de *diagrama de fases* (Ibid., p.220).

Quando variamos os parâmetros intensivos de maneira controlada, de uma condição inicial (T_1, P_1) , em direção à linha de coexistência, (T_2, P_2) , a diferença na profundidade dos mínimos de¹¹ $g(T, P; v)$ diminui, tornando-os iguais justamente sobre a linha de coexistência.

⁸Adotando a convenção de letras maiúsculas para uma grandeza em função do número de partículas, por exemplo $G(T, P, N)$, e letras minúsculas para grandezas extensivas por partícula, por exemplo a energia livre por partícula, $g(T, P)$, o volume por partícula, $v = V/N$, etc.

⁹Assumindo $G_{\text{sólido}}(T, P) \equiv G_s(T, P)$, $G_{\text{líquido}}(T, P) \equiv G_l(T, P)$ e $G_{\text{gas}}(T, P) \equiv G_g(T, P)$. Cada uma dessas superfícies corresponde a um mínimo global de G em relação aos parâmetros livres.

¹⁰Estas curvas levam este nome justamente por ser uma região onde coexistem duas fases igualmente prováveis de encontrar o sistema. Ambas as fases são mínimos globais do sistema.

¹¹Esta notação significa que a função $g(T, P)$ pode ser representada em função do volume específico v – um parâmetro livre – em torno do qual ela deve ser minimizada para satisfazer a condição de equilíbrio dada em Callen (1985, p.157).

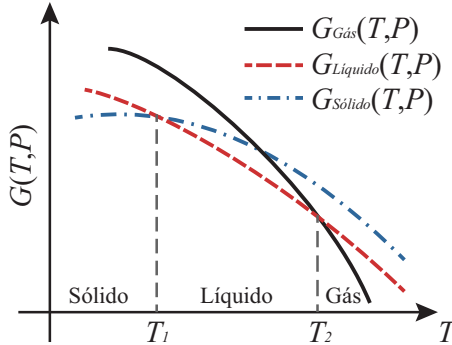


Figura 1. Ilustração das fases de um sistema descrito por $G(T, P)$, com P fixo. O estado do sistema é determinado pelo menor valor de $G(T, P)$, entre $G_{\text{sólido}}(T, P)$, $G_{\text{líquido}}(T, P)$ e $G_{\text{gas}}(T, P)$. Portanto, o estado do sistema é sólido para $T < T_1$, líquido para $T_1 < T < T_2$ e gasoso para $T > T_2$.

Matematicamente, considerando a fase inicial A e a final B , temos a evolução:

$$\begin{aligned} g_A(T_1, P_1; v_A) &< g_B(T_1, P_1; v_B) \\ \Rightarrow g_A(T_2, P_2; v_A) &= g_B(T_2, P_2; v_B) \end{aligned} \quad , \quad (2.3)$$

onde $v_A \neq v_B$. Daí, a coexistência da substância em duas fases diferentes ($g_A(T_2, P_2; v_A) = g_B(T_2, P_2; v_B)$), caracterizando uma transição de primeira ordem.

Para determinar a curva de coexistência, dada na equação 2.3, varia-se a temperatura e a pressão de quantidades infinitesimais ($\delta T, \delta P$) – tanto em g_A quanto em g_B , de modo deixar a fase A em direção à B e deixar a fase B em direção à A . Portanto, podemos expandir em Taylor até primeira ordem em torno de $(T_2, P_2) \equiv (T, P)$:

$$\begin{aligned} g_A(T + \delta T, P + \delta P; v_A) &= g_B(T + \delta T, P + \delta P; v_B) \\ g_A(T, P; v_A) + \frac{\partial g_A}{\partial T} \delta T + \frac{\partial g_A}{\partial P} \delta P &= g_B(T, P; v_B) + \frac{\partial g_B}{\partial T} \delta T + \frac{\partial g_B}{\partial P} \delta P \end{aligned} \quad (2.4)$$

Como, por hipótese em 2.3, a temperatura em que se encontram as duas fases é a mesma, esta se mantém constante durante a transição,

de modo que o calor atribuído a essa transformação é:

$$\begin{aligned} dQ = T ds \Rightarrow \Delta Q &= T \int_A^B ds = T (s_B - s_A) \\ \Rightarrow \Delta Q = T \Delta s \Rightarrow \Delta s &= \frac{L}{T}, \end{aligned} \quad (2.5)$$

onde definimos $L = T \Delta s$, sendo s a entropia por mol, como o *calor latente* da transição.

Já que a pressão também se mantém constante, eq. 2.3, podemos cancelar os termos $g_A(T, P; v_A)$ e $g_B(T, P; v_B)$ (pois ambas são iguais; eq. 2.3) em 2.4 e reorganizar o restante, colocando δT e δP em evidência:

$$\left(\frac{\partial g_A}{\partial T} - \frac{\partial g_B}{\partial T} \right) \delta T = \left(\frac{\partial g_B}{\partial P} - \frac{\partial g_A}{\partial P} \right) \delta P. \quad (2.6)$$

Agora, basta escrever a energia livre dada em 2.1 na forma diferencial,

$$dg = \frac{\partial g}{\partial T} dT + \frac{\partial g}{\partial P} dP = -s dT + v dP, \quad (2.7)$$

e substituir a entropia, $s = -\partial g / \partial T$, e o volume, $v = \partial g / \partial P$, em 2.6:

$$\begin{aligned} (s_B - s_A) \delta T &= (v_B - v_A) \delta P \\ \Rightarrow \frac{dP}{dT} &= \frac{s_B - s_A}{v_B - v_A} = \frac{\Delta s}{\Delta v}, \end{aligned} \quad (2.8)$$

ou, com uso do calor latente em 2.5,

$$\frac{dP}{dT} = \frac{L}{T \Delta v}, \quad (2.9)$$

que é a forma diferencial da equação de Clausius-Clapeyron.

Dessa dedução, fica claro que ambos, entropia e volume específico, são funções descontínuas que dão um salto durante a transição da fase A para a fase B , ambas no mesmo ponto de temperatura e pressão (T, P) . Como estas variáveis são derivadas de primeira ordem da energia livre, este tipo de transição recebe este o nome de transição de primeira ordem.

Fica claro, também, que a transição ocorre devido a uma flutuação no sistema. I.e., quando o resfriamos de (T_1, P_1) até o ponto de transição de maneira quase-estática, a fase permanece a mesma até que uma flutuação $(\delta T, \delta P)$ conduza, pelo menos, uma pequena parte do sistema ao outro estado.

Podemos definir o parâmetro de ordem de transições líquido-gás como sendo $1/v_A - 1/v_B$. Assim, uma transição descontínua estará sempre ligada a um parâmetro de ordem descontínuo. Neste caso, o volume varia repentinamente de v_A a v_B .

Uma construção análoga pode ser feita para um modelo magnético de spin $1/2$ descrito por $g(T, H)$, de onde obtemos uma expressão similar à 2.8, dada por:

$$\frac{dH}{dT} = \frac{\Delta s}{\Delta m}, \quad (2.10)$$

onde m é a magnetização por partícula dada por $m = -\partial g/\partial H$.

Se considerarmos a entropia como uma medida da desordem, dada pela fórmula de Boltzmann $S(E, N) = k \ln(\Omega(E, N))$, onde k é a constante de Boltzmann, E a energia e $\Omega(E, N)$ é o número de estados acessíveis para uma dada energia, ou temperatura, e um dado número de partículas, então teremos $S_A = S_B$, pois a quantidade de estados acessível para ambas as fases, A e B , é a mesma, já que o modelo possui simetria de inversão de campo¹². Portanto $\Delta s = 0 \Rightarrow dH/dT = 0$, mostrando que a linha de coexistência é paralela ao eixo de temperaturas, estando particularmente em $H = 0$. Este é também um exemplo de uma transição de fase onde não há calor latente, já que as entropias são iguais, estando os estados caracterizados por magnetizações de sinais opostos, mas de mesma intensidade.

De qualquer maneira, ainda temos uma descontinuidade na magnetização – derivada de primeira ordem da energia livre – sobre a curva de coexistência de fases dada por $H = 0$ e $T < T_c$, onde T_c é a temperatura *crítica*, o que caracteriza essa transição como de primeira ordem. No entanto, ao nos aproximarmos do ponto definido por $(T = T_c, H = 0)$ a transição muda fundamentalmente, tornando-se contínua, como veremos a seguir.

2.1.2 Transições Contínuas

Transições contínuas ocorrem quando há alguma descontinuidade ou singularidade em, pelo menos, uma das derivadas de ordem superior da energia livre. Essas singularidades são descritas em termos de *expoentes críticos*, cada um representando o comportamento de uma dada função termodinâmica quando $T \rightarrow T_c$ – calor específico, susceptibilidade ou compressibilidade isotérmica, magnetização, etc. O im-

¹²Ao trocar o sinal do campo, o sistema continua igual, mas agora com um sinal trocado também na magnetização.

pressionante é que esses expoentes se mostram iguais para uma grande variedade de sistemas (desde que estes tenham mesma simetria).

A teoria do Grupo de Renormalização explica esse fenômeno e generaliza esse comportamento crítico. Não é de nosso interesse detalhá-la, já que a teoria fenomenológica de Landau, baseada na descrição apresentada na seção anterior, dá uma boa idéia do que ocorre numa transição crítica em termos da energia livre $g(T, H)$, mesmo que os expoentes obtidos com ela sejam de campo médio. Para uma descrição mais detalhada, recomenda-se seguir os trabalhos de Stanley (1971) e Yeomans (1992). Ademais, a teoria de Landau fornece ferramentas suficientes para a análise qualitativa que faremos adiante.

Quando no ponto crítico ($T = T_c$ e $H = H_c$), o comportamento das variáveis termodinâmicas de modelos magnéticos pode ser descrito através de expoentes críticos, definidos por (Ibid., p.26):

- calor específico a campo nulo:

$$c_H \sim |t|^{-\alpha} \quad (2.11)$$

- parâmetro de ordem (magnetização a campo nulo, figura 2):

$$m \sim (-t)^\beta \quad (2.12)$$

- susceptibilidade magnética isotérmica a campo nulo:

$$\chi_T \sim |t|^{-\gamma} \quad (2.13)$$

- isoterma crítica ($t = 0$):

$$H \sim |m|^{-\delta} \text{sgn}(m) \quad (2.14)$$

- comprimento de correlação:

$$\xi \sim |t|^{-\nu} \quad (2.15)$$

- correlação de pares em ($t = 0$):

$$\Gamma(\vec{r}) \sim 1/r^{d-2+\eta}, \quad (2.16)$$

onde α , β , γ , δ , ν e η são os expoentes críticos, d é a dimensionalidade do sistema, $\text{sgn}(x)$ é a função sinal, \vec{r} uma distância radial em relação a um elemento qualquer do sistema e definimos a temperatura reduzida

t :

$$t \equiv \frac{T - T_c}{T_c}. \quad (2.17)$$

É importante destacar que a função e o comprimento de correlação, eqs. 2.15 e 2.16, divergem apenas sobre o ponto crítico. Para outras temperaturas, a correlação cai exponencialmente e o comprimento de correlação é pequeno. Ou seja, o sistema é fortemente correlacionado sobre o ponto crítico e fracamente correlacionado fora dele. Em outras palavras, sobre o ponto crítico uma pequena flutuação pode se propagar por qualquer quantidade de elementos da rede, inclusive por toda ela, já que todos os seus elementos estão fortemente correlacionados; esta é uma propriedade importante para caracterizar o estado SOC.

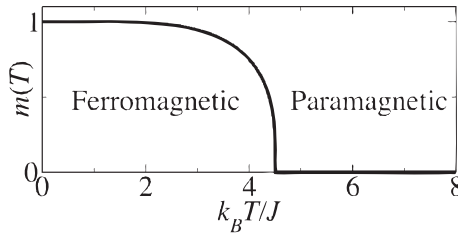


Figura 2. Esboço da magnetização (parâmetro de ordem) de um ferromagneto em função da temperatura. k_B é a constante de Boltzmann e J é o acoplamento do modelo.

Toda transição contínua está relacionada com um *parâmetro de ordem* que varia continuamente e se anula sobre a transição de fase que ocorre em $(T = T_c, H = H_c)$, sendo este ponto conhecido como *ponto crítico*. Um esboço da magnetização em função da temperatura para um ferromagneto está na figura 2.

São exemplos de parâmetro de ordem: a magnetização no modelo de Ising, a diferença entre volumes das fases líquida e gasosa no modelo de van der Waals, a polarização espontânea de um material ferroelétrico, a diferença entre as densidades do cobre e do zinco num sítio da rede cristalina da liga binária de CuZn, etc (SALINAS, 1999). Deter-nos-emos em estudar o caso em que o parâmetro de ordem é a magnetização m .

O cálculo dos expoentes críticos para o modelo fenomenológico de Landau se encontra no apêndice A, por completeza.

2.2 CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA (SOC)

A teoria de Criticalidade Auto-Organizada foi proposta por Bak, Tang e Wiesenfeld em 1987 para explicar o ruído¹³ $1/f$ (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987, 1988). Tal ruído não pode ser obtido de maneira trivial – ou por integração ou por diferenciação – de algum ruído conveniente e, ainda assim, é muito comum na natureza. Ele é encontrado em diversos campos do conhecimento como física, engenharia, biologia, astrofísica, geofísica, economia, psicologia, linguagem e música (WARD; GREENWOOD, 2007). Sendo assim, argumentam Bak, Tang e Wiesenfeld, deve haver uma teoria geral (independente de detalhes do sistema descrito) que descreva o aparecimento desse ruído.

Até então, as teorias que tentavam explicar a emergência do ruído $1/f$ eram específicas e dependiam de detalhes dos fenômenos que descreviam (Ibid.). Portanto, a SOC foi a primeira teoria independente de um fenômeno específico que se propôs a explicar, de maneira generalizada, a ocorrência desse ruído como decorrente de estruturas auto-similares presentes nos mais diversos sistemas (BAK, 1996; JENSEN, 1998).

O espectro de potência¹⁴ é a decomposição espectral de um sinal temporal, mostrando o quanto (em energia por unidade de tempo) uma dada frequência f contribui para um sinal temporal qualquer. Assim, obter uma lei de potência do tipo $S(f) \propto 1/f$ como espectro de potência significa que todas as frequências do espectro contribuem para a dinâmica do sistema que está gerando o sinal transformado (BAK, 1996, p.22), o que, sob certas condições, indica (JENSEN, 1998, p.9):

- forte correlação temporal;
- falta de escala de tempo característica (grande variabilidade);
- estabilidade de longo alcance;

Os autores argumentam que essas características são consequência da organização do sistema em estruturas auto-similares no espaço e no tempo (já que se carece de uma escala de tempo bem definida). E mais,

¹³Ruído $1/f$ significa que a densidade espectral, ou espectro de potência¹², apresenta a forma $S(f) \propto 1/f^\beta$, geralmente com $0.5 \leq \beta \leq 1.5$. Situa-se entre o ruído branco ($S(f) = \text{constante}$) e o ruído Browniano ($S(f) \propto 1/f^2$) (WARD; GREENWOOD, 2007).

¹⁴Seja $F(\omega)$ a transformada de Fourier de um sinal temporal $T(t)$, o espectro de potência é definido como $S(\omega) = |F(\omega)|^2$ (BAKER; GOLLUB, 1996), onde a frequência $\omega = 2\pi f$.

essas estruturas auto-similares espaço-temporais são consequências umas das outras (MASLOV; PACZUSKI; BAK, 1994), resultando no espectro $1/f$. Em outras palavras, a grande variabilidade nos tempos característicos do sistema indica que há processos ocorrendo muito lentamente, bem como processos extremamente rápidos¹⁵. Em síntese, a teoria de SOC é a proposta de um mecanismo genérico do qual emergem espontaneamente estruturas auto-similares no espaço e no tempo (matematicamente representadas por leis de potência), relacionando-as com a presença do ruído $1/f$. Esses sistemas tão distintos e comuns, os quais essa teoria se propõe a descrever, recebem o nome de *Sistemas Complexos*¹⁶.

Em seu estudo, estamos interessados na decomposição espectral do sinal temporal definido pelo tamanho e pela duração de avalanches¹⁷ em um dado sistema dissipativo, bem como se o sistema apresenta uma estrutura fractal (devido a falta de escalas características) no espaço (na distribuição de tamanho de avalanches) e no tempo (na distribuição de duração de avalanches). Em outras palavras, supondo que estejamos lidando com um processo estacionário (JENSEN, 1998, p.9), constata-se que essas distribuições são dadas, respectivamente, por:

$$\begin{cases} P(s) \sim s^{-\alpha} \\ P(t) \sim t^{-\tau} \end{cases}, \quad (2.18)$$

onde s é o tamanho de uma avalanche e t sua duração, o que gera um espectro de potências com a forma $1/f^\beta$ (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987; JENSEN; CHRISTENSEN; FOGEDBY, 1989), confirmando as três características listadas acima. As distribuições dadas em 2.18 apresentam estrutura fractal, já que leis de potência carecem de uma escala característica¹⁸, o que significa que há uma grande variabilidade nas variáveis s e t , de maneira análoga ao que foi discutido na seção 2.1.2. Em outras palavras, do mesmo sistema podem derivar eventos comple-

¹⁵Essa distinção entre esses dois tipos de processos será de grande importância ao descrever o que é essencial para que um sistema desenvolva um estado SOC.

¹⁶Para uma discussão introdutória, ver (NICOLIS; ROUVAS-NICOLIS, 2007; SPORNIS, 2007; BAK, 1996) e suas referências.

¹⁷Definimos uma avalanche como sendo um conjunto de eventos disparados em decorrência de um estímulo externo. Intuitivamente, podemos tomar uma avalanche de neve como exemplo: o conjunto de todos os grãos de neve que deslizam (eventos) formam a avalanche, que foi previamente causada por algum estímulo externo (um pequeno tremor de terra, um som muito alto, etc).

¹⁸Isso significa que num processo de re-escala da variável s , por exemplo, a mudança relativa em $P(s)$ independe de s : $P(ks)/P(s) = k^{-\alpha}$, onde k é uma constante qualquer e $P(s) = s^{-\alpha}$.

tamente distintos temporal e espacialmente, o que, segundo Bak (1996), explica a grande variabilidade observada na natureza, estando as grandezas t e s diretamente relacionadas por (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987):

$$t^{1+\gamma} \approx s \quad (2.19)$$

onde γ é a taxa através da qual a avalanche se espalha no sistema.

Apesar de Jensen, Christensen e Fogedby (1989) terem mostrado que o ruído na proposta original de Bak, Tang e Wiesenfeld é, na verdade, $1/f^2$, há outros exemplos na literatura onde o ruído é $1/f$ em que a explicação empregada é a própria SOC (MASLOV; TANG; ZHANG, 1999; DE-LOS-RIOS; ZHANG, 1999), além de trabalhos teóricos que corrigem as inconsistências do ruído $1/f$ no trabalho de Bak, Tang e Wiesenfeld (VESPIGNANI; ZAPPERI, 1998). Mesmo com ruído $1/f^2$, segundo Jensen (1998, p.41), a proposta de Bak, Tang e Wiesenfeld continua interessante, pois não é um caso que resulta de um simples processo de Poisson¹⁹ (lembrando que sabemos da origem do processo expresso por 2.18), assim o ruído $1/f^2$ torna-se tão interessante quanto qualquer outro comportamento de lei de potência, só não pode ser utilizado para explicar a origem do ruído $1/f$.

2.2.1 Pré-Requisitos da Auto-Organização Crítica

Bak, Tang e Wiesenfeld (1987) estudam um modelo computacional de pilha de areia muito simples para introduzir a teoria de SOC. Basicamente, o modelo proposto consiste nas seguintes regras:

- Acúmulo de tensão: joga-se areia no monte de maneira controlada;
- Relaxação: a areia desliza sobre os grãos vizinhos caso a inclinação do monte seja maior que um limite.

Deste sistema, podemos tirar algumas características que se mostraram essenciais para o desenvolvimento de SOC nos estudos feitos desde então. São elas²⁰ (JENSEN, 1998; LINKENKAER-HANSEN, 2002):

¹⁹Processo de Poisson é um processo estocástico que consiste num conjunto de eventos que ocorrem no tempo de maneira independente. Mais detalhes no apêndice B.5.

²⁰Muitas características aqui descritas podem ser condensadas em outras, tornando aparentemente menor a quantidade de pré-requisitos. Porém, achamos importante explicitá-las em detalhes.

- Regras internas simples e dinâmica complexa emergente;
 - No caso da pilha de areia, temos apenas duas regras muito simples, como visto. E veremos que dessas regras, emerge um comportamento crítico, ou complexo, no sentido que definimos anteriormente.
- Separação de escalas temporais;
 - O tempo de acúmulo de tensão deve ser muito maior que o tempo de relaxação. Ou seja, as avalanches devem ser rápidas comparadas com o tempo levado para atingir a inclinação crítica no processo de tensionamento – processos em diferentes escalas de tempo, como já mencionado.
- Limiares locais;
 - É necessária a presença de limiares a partir dos quais o sistema relaxa. Eles devem ser locais de modo que as avalanches sejam localizadas. No caso da pilha de areia, a inclinação é local, pois podemos ter partes da pilha com diferentes inclinações, então teremos locais mais próximos do limite de tensão e locais mais distantes, fazendo com que haja avalanches em alguns locais e posteriormente em outros.
- Interações locais;
 - Cada objeto que compõe o sistema deve interagir apenas com sua primeira geração de vizinhos, assim como na pilha de areia a avalanche deve se propagar sobre uma geração de vizinhos por vez.
- O sistema não deve ser ajustado por algum agente externo;
 - Em outras palavras, o sistema deve ser auto-organizado, atingindo um comportamento crítico sem que algum parâmetro seja ajustado por um experimentalista de maneira adequada, por exemplo, como no caso das transições de segunda ordem convencionais estudadas, onde devemos ajustar a temperatura e o campo externo de modo a levar o sistema até o ponto crítico.
- Dissipação e não-linearidade;
 - O sistema deve estar sujeito a dissipação, i.e., a energia deve fluir através do sistema, não ficando concentrada. Podemos imaginar a pilha de areia sobre uma mesa: algumas avalanches vão escorregar para fora da mesa, fazendo o sistema dissipar energia potencial.

- Independência de condições iniciais;
 - A dinâmica de avalanches deve emergir no monte de areia independentemente de quanta areia já estava presente lá antes de começar as medidas.
- O sistema deve ser extenso e estar num estado estacionário.
 - Basicamente, SOC é um fenômeno coletivo, portanto nasce da interação de muitos corpos. Porém, não é um comportamento completamente aleatório e, sim, um comportamento dinâmico estável – pois prevalece mesmo perante perturbações externas – e definido em termos dos padrões espaciais e temporais que podem ser medidos no sistema.

Essas características, apesar de em grande número, são, em maioria, comumente encontradas em diversos sistemas dinâmicos²¹ (MONTEIRO, 2006). Em síntese, sistemas que apresentam essas características, são considerados *criticamente* auto-organizados se:

- As distribuições de atividade temporal e espacial obedecerem leis de potência (eq. 2.18);
 - Como vimos na seção 2.1.2, leis de potência caracterizam o estado crítico. Essas leis de potência também evidenciam a auto-similaridade espaço-temporal. Essas distribuições, nesse caso, são frutos de uma dinâmica por avalanches.
- Possuírem forte correlação temporal e espacial;
 - O que gera o sinal $1/f^\beta$ como espectro de potências.

Para colocar em uma frase, o conceito de criticalidade entra aqui para expressar, portanto, o comportamento descrito através de leis de potência, extremamente susceptível a estímulos externos, fortemente correlacionado espacial e temporalmente e estável no tempo, sendo esse estado um atrator global da dinâmica do sistema (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987).

É importante notar que vários esforços foram feitos na busca de um formalismo para a teoria de SOC (DHAR, 2006; VESPIGNANI; ZAPERI, 1998; DE-LOS-RIOS; ZHANG, 1999, entre outros)²², mas nenhum

²¹Sistemas dinâmicos são sistemas descritos por equações diferenciais acopladas, geralmente não-lineares, ou por mapas – equações de diferenças –, portanto têm uma evolução temporal bem determinada, apesar desta depender fortemente do valor dos parâmetros do sistema.

²²Ver Jensen (1998) para um resumo de alguns formalismos.

obteve sucesso em descrever as leis de potência analiticamente, apesar de mostrarem que os sistemas possuem atratores críticos (JENSEN, 1998). A falta de resultados analíticos torna a classificação de um sistema como SOC difícil. Por outro lado, Bak (1996) argumenta que uma teoria que descreve sistemas *complexos* não poderia ser simples. Sendo assim, sabemos que o fenômeno que essa teoria tenta descrever ocorre na natureza, como veremos a seguir, mas a dúvida permanece sobre se a explicação fornecida pela Teoria de Criticalidade Auto-Organizada é a melhor possível.

2.2.2 Sistemas Criticamente Auto-Organizados

Bak (1996) e Jensen (1998) trazem diversos exemplos de sistemas onde ocorre, de fato, SOC, tais como deposição de sedimentos, formação de litorais e paisagens, crescimento de superfícies, engarrafamentos no trânsito, dinâmica de vórtices em super-condutores, mercado financeiro, chuvas, incêndios em florestas, avalanches no Himalaya e até evolução. Alguns trabalhos ainda sugerem que SOC pode ser a teoria que explica alguns fenômenos observados no cérebro (BEGGS; PLENZ, 2003, 2004; PRIESEMANN; MUNK; WIBRAL, 2009; VERTES; BASSETT; DUKE, 2011). Nesta seção, destacaremos alguns dos sistemas já consagrados, pontuando suas principais características que os fazem se encaixar nos itens listados na seção anterior, discutindo a seguir por que devemos esperar SOC em algumas redes de neurônios do cérebro.

Como exposto na seção 2.2.1, a pilha de areia exibe SOC sob certas condições. É vasta a literatura que estuda este modelo. Dentre eles, Bak, Tang e Wiesenfeld (1987, 1988), Jensen, Christensen e Fogedby (1989), Maslov, Tang e Zhang (1999), Dhar (2006), Vespignani e Zapperi (1998), etc, para citar alguns.

Foram encontrados problemas no estudo experimental da pilha de areia, como o balanço entre a inércia dos grãos ao escorregar do monte e o atrito entre os grãos da avalanche e a pilha de areia (BAK, 1996). Frente a dificuldades, decidiu-se estudar pilhas de arroz, onde se verificou também a presença de SOC (FRETTE et al., 1996; BENGRIE et al., 1999; PRUESSNER, 2003). A dinâmica da pilha de arroz é completamente similar à da pilha de areia.

A dinâmica dos terremotos é estudada há muitos anos, pelo menos desde 1895 por Omori no Japão (OMORI, 1895). Esse sistema foi estudado em detalhes por Christensen (1992), Olami, Feder e Christensen (1992), Rundle et al. (1997), Kinouchi, Pinho e Prado (1998),

Lise e Paczusi (2001a, 2001b), Bak et al. (2002), Kotani, Yoshino e Kawamura (2008), entre outros. A dinâmica consiste no acúmulo de tensão por atrito entre as placas tectônicas e na relaxação através de terremotos.

A formação de chuvas também é um sistema comumente estudado (PETERS; HERTLEIN; CHRISTENSEN, 2002; PETERS; CHRISTENSEN, 2002). Neste caso, o acúmulo de tensão é a formação das gotas de chuva e o limiar é a massa das gotas, já que a partir de uma certa massa, a força peso torna-se maior que a força de sustentação do ar, fazendo a gota cair. As avalanches são as próprias chuvas.

Por último, destacaremos os incêndios em florestas (DROSSEL; SCHWABL, 1992; CHRISTENSEN; FLYVBJERG; OLAMI, 1993; MALAMUD; MOREIN; TURCOTTE, 1998) que consiste na formação de *clusters*²³ de árvores, acumulando tensão no sistema, e posteriormente queimando clusters aleatoriamente, sendo cada incêndio uma avalanche.

2.2.3 Modelos computacionais

Na dificuldade de achar um formalismo geral e consistente para a SOC, seu estudo foi feito principalmente por modelos computacionais. Cada um dos sistemas citados na seção anterior possui um modelo computacional correspondente de onde se pode tirar as leis de potência das distribuições de atividade temporal e espacial, além de outras características importantes no estudo da SOC.

Descreveremos por alto apenas dois algoritmos:

1. Pilha de Areia, pois é o modelo originalmente proposto por Bak, Tang e Wiesenfeld (detalhado no artigo original de Bak, Tang e Wiesenfeld (1987, 1988) e no livro de Jensen (1998));
2. Fogo na Floresta, pois apresenta semelhanças com o nosso modelo proposto (detalhado em Drossel e Schwabl (1992), em Christensen, Flyvbjerg e Olami (1993) e também no livro de Jensen (1998));

É importante notar que conforme Kinouchi (1998) discute, os modelos computacionais não podem ser ditos auto-organizados, conforme conceituado no início deste capítulo, pois todos dependem do ajuste de alguns parâmetros, mesmo que sejam poucos ou até imperceptivelmente ajustados, como veremos.

²³Traduzir como *aglomerados*. É preferível utilizar a palavra em inglês para manter uma melhor correspondência entre este e os textos originais.

2.2.3.1 Pilha de Areia

O modelo é um autômato celular definido numa rede quadrada²⁴, onde cada célula da rede é uma pilha de areia com c vizinhos²⁵. Denotando por $z_i(t)$ a quantidade de grãos de areia na pilha i no tempo t e por z_c a quantidade de grãos necessária numa pilha para que a inclinação local fique instável de modo a causar um desmoronamento, as regras são representadas no passo de tempo $t + 1$ por:

1. Sorteia-se um sítio n ;
2. $z_n(t + 1) = z_n(t) + 1$;
3. Se $z_n(t + 1) = z_c$, então começa uma avalanche:
 - (a) $z_{\langle j \rangle}(t+1) = z_{\langle j \rangle}(t) + 1$, onde $\langle j \rangle$ denota os primeiros vizinhos de n (se n for uma pilha na fronteira da rede com c' vizinhos, então é dissipada a quantidade $z_c - c'$ de grãos);
 - (b) $z_n(t + 1) = z_n(t + 1) - c$;
 - (c) Se $z_i(t + 1) \geq z_c$ para algum i , então $n = i$ e volta para (a);
 - (d) Senão, volta para 1.

A quantidade de passos de tempo t em que o algoritmo permanece no *loop* (a) \Rightarrow (c) é a duração de uma avalanche (o que nada mais é do que a quantidade de gerações de vizinhos do sítio inicial sorteado, n , que foram atingidas pela avalanche). Os passos (a) \rightarrow (b) definem um desmoronamento de c grãos, um para cada vizinho, sendo o tamanho da avalanche, s , definido como a quantidade total de sítios atingidos durante esse desmoronamento durante todo o *loop*.

A distribuição de t e s será dada por 2.18, de onde pode ser calculado o espectro de potências com a forma $1/f^\beta$, independentemente das condições iniciais $z_i(0)$. Segundo Bak, Tang e Wiesenfeld (apud JENSEN, 1998, p.5), um sinal se espalhará pelo sistema a medida que encontrar um caminho conectado de células instáveis (com $z = z_c$). Quando o sistema é dirigido aleatoriamente (pelos grãos que caem em sítios aleatórios, por exemplo), tendo as pilhas começado de uma condição inicial aleatória, essas regiões instáveis formarão um tipo de rede aleatória. A rede será modificada, ou correlacionada, pela ação da dinâmica interna (redistribuição de grãos) induzida pelo forçamento

²⁴Do inglês, *square lattice*.

²⁵No caso de rede quadrada, $c = 4$.

externo (grãos jogados aleatoriamente). Grãos que caem em sítios instáveis disparam avalanches que se propagam pelos sítios instáveis vizinhos (ou que vão se tornando instáveis a medida que a avalanche se propaga). A dinâmica pára sempre que o sistema relaxa internamente, ou seja, todos os sítios têm menos que z_c grãos de areia.

O forçamento externo vai eventualmente levar alguma parte do sistema para a instabilidade, reiniciando o processo de relaxação. O resultado é uma rede complicada e delicadamente entrelaçada de regiões acopladas dinamicamente. Ao continuar dirigindo o sistema a partir desse estado criticamente auto-organizado marginalmente estável, veremos ações rápidas (avalanches), já que o forçamento externo acaba excitando atividades locais que se propagam por diferentes caminhos no sistema. A natureza complexa das operações de forçamento e relaxação combinadas torna intuitivo imaginar que a rede de caminhos dinamicamente conectados tem uma geometria esparsa parecida com a de percolação. E essa geometria, conforme sugeriram, pode ter a forma fractal desejada, tanto espacial quanto temporalmente.

Neste modelo, a criticalidade só se desenvolve em algumas topologias da rede do autômato celular, ou seja, é preciso ajustá-la, fazendo com que o modelo deixe de ser estritamente auto-organizado no sentido discutido no início desta seção.

2.2.3.2 Fogo na Floresta

Conforme discute Jensen (1998, p.66), o modelo de Fogo na Floresta não é criticamente auto-organizado, pois apesar de sua dinâmica ser regida por um ponto crítico, este é repulsivo. Porém, na teoria de campo médio desenvolvida por Christensen, Flyvbjerg e Olami (1993), no limite em que o número de incêndios é muito menor que o número de árvores que nascem no sistema, o ponto crítico torna-se um atrator da dinâmica do sistema. Esse modelo descreve bem o espalhamento de infecções (RHODES; ANDERSON, 1996). Ainda, dados representando a frequência em função do tamanho de incêndios, medidos por instituições dos Estados Unidos e da Austrália (conforme compilados por Paiva et al. (2011) num projeto educacional da Universidade de Lisboa) mostram claramente uma forma de lei de potência.

O modelo é definido numa rede hipercúbica de dimensão d , tendo cada sítio $2d$ vizinhos. Em cada passo de tempo, cada um dos sítios pode assumir apenas um dos seguintes estados: vazio (estado 0); contém uma árvore (estado 1); contém uma árvore em chamas (estado 2). Seja

$z_i(t)$ o estado do sítio i no tempo t , a dinâmica se dá da seguinte maneira:

1. $z_i(t+1) = 0 \quad \forall \quad z_i(t) = 2$;
2. $z_n(t+1) = 1$ com probabilidade p , onde n é um único sítio selecionado aleatoriamente entre todos os sítios i em que $z_i(t) = 0$;
3. $z_i(t+1) = 2$ se pelo menos um dos $z_{\langle j \rangle}(t) = 2$, onde $\langle j \rangle$ denota primeiros vizinhos;
4. $z_m(t+1) = 2$ com probabilidade f , onde m é um sítio selecionado entre todos os sítios i em que $z_i(t) = 1$;

A condição de contorno é suposta periódica. O passo 4 (ignição espontânea) é essencial para obter um estado crítico na rede, senão o sistema se torna periódico com um comprimento característico dado por $1/p$. Porém, a criticalidade só pode ser obtida se tomarmos o limite $p \rightarrow 0$ e $f/p \rightarrow 0$ (árvores entram em ignição espontânea muito mais raramente do que crescem novas árvores, condição necessária para a separação de escalas temporais).

A dimensão crítica do modelo foi mostrada ser 6 (CHRISTENSEN; FLYVBJERG; OLAMI, 1993), possibilitando sua relação com modelos de percolação, cujos resultados estão melhor estabelecidos.

2.2.4 É Possível Haver SOC no Cérebro?

As características há pouco listadas também se fazem presentes no cérebro, tornando-o atraente do ponto de vista da SOC. Nesta seção, justificaremos essa hipótese, uma vez que ela é a motivação principal deste trabalho.

A estrutura do cérebro é composta por bilhões de neurônios, atingindo uma densidade de aproximadamente 10^5 células/mm² de tecido cortical, estando cada célula sujeita a, em média, de 10^3 a 10^4 sinapses, sendo a maioria delas locais (em um raio de aproximadamente 3 mm), apesar de algumas serem de longo alcance (NUNEZ, 1995). Essa estrutura é essencial para o desenvolvimento de SOC, pois esta consiste na formação de padrões auto-similares no espaço e no tempo, o que requer um sistema amplo espacialmente (com muitos elementos), capaz de armazenar memórias²⁶, evidenciando uma forte correlação temporal entre dois eventos. Assim, mudanças estruturais devem ocorrer

²⁶Uma memória é comumente aceita como uma configuração espacial de uma dada rede de neurônios (PERETTO, 1994).

mesmo quando o cérebro codifica memórias acessíveis conscientemente, ajustando a eficácia de sinapses já existentes ou estabelecendo novas sinapses de acordo com a atividade neuronal (fenômeno conhecido como *plasticidade* (KOCH; LAURENT, 1999)), o que evidencia também a auto-organização do sistema (PERETTO, 1994), fenômeno conhecido e estudado em modelos de aprendizagem, por exemplo (STASSINOPOULOS; BAK, 1995).

Sistemas SOC devem ser estimulados de maneira lenta, evidenciando a separação de escalas temporais. É fácil visualizar isso no modelo de Fogo na Floresta, descrito na seção anterior: caso a taxa de ignição, f , seja grande comparada com a taxa de crescimento de árvores, p , o sistema vai passar por muitos incêndios curtos. Por outro lado, se p for muito maior que f , mas f for significante, o sistema terá incêndios muito longos. Das duas maneiras, o sistema não seria crítico e sua distribuição de tamanho de incêndios (avalanches) não seria dada por uma lei de potência, i.e., a criticalidade depende de um balanço entre tensionamento e relaxação. No caso do cérebro, uma rede de neurônios sujeita a muitos estímulos seria levada a um estado de muita atividade, esgotando as vesículas neurotransmissoras das sinapses e tornando a rede extremamente refratária, com pouca chance de propagar um sinal. Por outro lado, a rede deve propagar o sinal que é, eventualmente, recebido por um dado neurônio que a compõe, espalhando-o através dos primeiros vizinhos do neurônio atingido, depois através dos segundos vizinhos e assim por diante. Portanto, deve haver algum mecanismo que faz com que o sinal se dissipe²⁷. Definimos o conjunto de neurônios que dispararam em decorrência do estímulo realizado em apenas um dos neurônios como uma *avalanche neural*. Há vários exemplos que mostram que a atividade neural se propaga dessa maneira (BAL; MCCORMICK, 1996; BUTTS et al., 1999).

Apesar de mamíferos, em geral, estarem sujeitos a diferentes condições externas durante seu desenvolvimento, seus cérebros apresentam padrões muito similares, tanto funcional quanto anatomicamente, onde é possível, por exemplo, identificar áreas responsáveis por cada um dos sentidos, apesar das possíveis e prováveis diferenças nas células que formam esses sistemas. Isso lembra a característica de que sistemas SOC devem ser independentes da condição inicial, sendo o ponto crítico um atrator global da dinâmica do sistema (MASLOV; PACZUSKI; BAK, 1994; PACZUSKI; MASLOV; BAK, 1996).

²⁷Caso contrário a rede acabaria se tornando super-ativa também, conforme descrito no texto. Veremos mais adiante que essa propagação-dissipação depende de propriedades dinâmicas dos neurônios, como os disparos e os períodos refratários.

O comportamento, tanto de sistemas SOC, quanto do cérebro, deve depender muito fracamente de cada célula que forma o sistema, de modo que a estatística global espaço-temporal, ou comportamento emergente, seja estável, independentemente dos sítios microscópicos do sistema – nascendo apenas da interação entre eles. No cérebro, por exemplo, a morte de um único neurônio não pode afetar significativamente o comportamento da região à qual esse neurônio pertencia.

Ainda se pode especular que o tempo necessário para o amadurecimento do cérebro é maior para espécies com cérebros maiores devido ao tempo necessário para que o sistema se torne fortemente correlacionado especialmente, o que é necessário para a formação de memórias, por exemplo, em analogia aos sistemas criticamente auto-organizados, que também devem demorar para atingir o estado SOC, uma vez que as correlações nesses sistemas também demoram para se desenvolver. Em outras palavras, o estado SOC só é atingido depois de uma longa evolução necessária para que o sistema se torne fortemente correlacionado.

Sistemas SOC, conforme vimos, também são susceptíveis a uma grande variedade de estímulos. Da mesma maneira, o cérebro também responde a uma enorme variedade de estímulos. Trabalhos teóricos mostraram que o estado crítico numa rede de neurônios otimiza o intervalo de resposta de uma rede de neurônios (KINOCHI; COPELLI, 2006). Werner (2010) discute que o estado crítico também otimiza o processamento de informações, a capacidade de guardar memórias e o poder computacional do cérebro. Evidências que sugerem que o cérebro esteja num estado crítico.

Contudo, redes de neurônios só foram propostas exibir SOC em algumas referências. Jung et al. (1998) observaram comportamento de escala em leis de potência em organizações espaço-temporais de ondas de cálcio em culturas de células gliais e num modelo computacional do mesmo sistema (JUNG, 1997). Simulações de populações de neurônios que geram padrões dinâmicos de ondas, culminando em ruído $1/f$, foram estudadas por Usher, Stemmler e Olami (1995) e Chialvo, Cecchi e Magnasco (2000). Ainda, em eletroencefalogramas humanos, comportamento de lei de potência foi reportado para a duração de *bursts*²⁸ de oscilações (GEORGELIN et al., 1999) e para suas correlações temporais (LINKENKAER-HANSEN et al., 2001, 2005). Beggs e Plenz (2003) propuseram que o cérebro fosse descrito por um processo de ramificação

²⁸Um neurônio exibe *bursts* quando está numa fase de sucessão de períodos oscilantes e quiescentes. O termo em inglês foi mantido para facilitar o vínculo com os trabalhos originais.

criticamente auto-organizado baseados na observação de córtices cerebrais *in vitro*.

A comparação de modelos que exibem SOC, ou um estado crítico, foi feita por Priesemann, Munk e Wibral (2009) e Ribeiro et al. (2010) com dados de macacos e ratos vivos – em comportamento livre e em outras condições, medidos por *Local Field Potentials*²⁹ – com bom acordo. Leis de potência foram obtidas por Vertes, Bassett e Duke (2011) estudando o balanço entre quantidade de sinapses inibitórias e excitatórias na rede, bem como a influência da topologia sobre o estado crítico. Levina, Herrmann e Geisel (2007) obtiveram estado SOC numa rede de neurônios *integrate-and-fire*³⁰ em campo médio, conseguindo resultados analíticos e computacionais.

Ainda, Abbott e Rohrkemper (2007) obtiveram comportamento crítico com um modelo de neurônio que chamaram de *modelo de crescimento*³¹. Nós estudamos a dinâmica da propagação de sinal em uma rede de neurônios formais (representados por mapas) e mostraremos que é possível o desenvolvimento de um estado crítico mesmo com modelos mais avançados de neurônio³², conectados por sinapses químicas com ruído. No mais, há revisões que discutem em mais detalhes alguns modelos e resultados de SOC em redes de neurônios e sistemas em geral (CHIALVO, 2004; BONACHELA; MUÑOZ, 2009; BONACHELA et al., 2010).

Em linhas gerais, a relação de modelos SOC com o cérebro se dá em todas as instâncias – forte correlação temporal³³, grande variabilidade³⁴ e estabilidade³⁵. Portanto, a seguir nos propomos estudar a dinâmica dos neurônios individuais na tentativa de entender sob quais circunstâncias o estado de SOC eventualmente se desenvolve.

²⁹Técnica experimental onde é possível detectar a variação do potencial elétrico no local do eletrodo de maneira extremamente localizada e sensível, detectando os disparos dos neurônios. A expressão foi mantida em inglês para concordar com os termos da literatura.

³⁰O modelo *integrate-and-fire* – integra e dispara, em português – é uma simplificação do comportamento excitável de neurônios, em que soma-se uma variável (potencial de membrana) até um limiar em que o neurônio dispara instantaneamente e reajusta-se o valor do potencial de membrana para uma constante pre-determinada.

³¹Que consiste em crescer círculos (representando neurônios) em regiões aleatórias de um espaço arbitrário de acordo com a atividade de cada neurônio.

³²Comparados com o *integrate-and-fire*, por exemplo.

³³Linkenkaer-Hansen et al. (2001, 2005), Beggs e Plenz (2004), Poil, Ooyen e Linkenkaer-Hansen (2008).

³⁴Beggs e Plenz (2003, 2004), Fontanini e Katz (2008), Carandini (2004), Arieli et al. (1996), Shimono et al. (2007).

³⁵Priesemann, Munk e Wibral (2009), Beggs e Plenz (2004).

3 MODELOS DE NEURÔNIOS

Apesar de ser formado por diversos tipos de células, o elemento mais importante do sistema nervoso é o neurônio, principalmente porque é capaz de transportar sinais elétricos por grandes distâncias, possibilitando a formação de circuitos neuronais e estruturas corticais, conectando o sistema nervoso como um todo (IZHIKEVICH, 2007, p.1). Assim, nos limitaremos a aceitar como modelo fundamental do cérebro, ou de parte deste, uma rede de neurônios, pois é através dela que a informação é processada e propagada e as memórias são guardadas.

De acordo com Izhikevich (2007), a compreensão do aparecimento de diferentes comportamentos (como disparos rápidos e potencial de repouso) de um mesmo neurônio ao submetê-lo a correntes externas de diferentes intensidades, por exemplo, só foi entendida após descrever o neurônio como um sistema dinâmico que sofre uma bifurcação¹ em sua trajetória no espaço de fase. Portanto, entender as propriedades dinâmicas dos neurônios (como a excitabilidade – descrita aqui –, o período refratário, etc), unidades fundamentais do cérebro, é primordial para compreender a emergência, ou não, de comportamento crítico numa rede de neurônios. Em outras palavras, são essas propriedades dinâmicas que apontarão se neurônios possuem características suficientes para suprir os pré-requisitos listados na seção 2.2.1.

A figura 3 mostra uma ilustração simplificada da estrutura básica de um neurônio². Um sinal elétrico se propaga através da membrana dos neurônios, dos dendritos aos axônios, tendo sido gerado pela diferença de potencial (ddp) entre o interior e o exterior da célula ou por um estímulo externo.

Essa ddp é causada pelas diferentes concentrações de diversos íons dentro e fora do neurônio. Entre os mais comuns, estão os íons sódio (Na^+), potássio (K^+), cloro (Cl^-) e cálcio (Ca^{2+}). A cada íon corresponde um canal iônico (uma proteína específica) que responde à ddp local da membrana, modificando sua conformação espacial (abrindo-a

¹Bifurcação é uma mudança qualitativa no comportamento de um sistema dinâmico em função da mudança de seus parâmetros, onde, por exemplo, este passa de uma órbita de ponto fixo para uma oscilatória. Dependendo do contexto, algumas bifurcações podem ser vistas como transições de fases. Mais formalmente, uma bifurcação ocorre quando uma equação diferencial, ou um mapa (veremos o que é mapa na seção 3.2), muda sua família de soluções de acordo com a mudança em algum parâmetro do sistema.

²Diferentes neurônios possuem diferentes topologias, porém todos eles possuem as estruturas identificadas na figura 3.

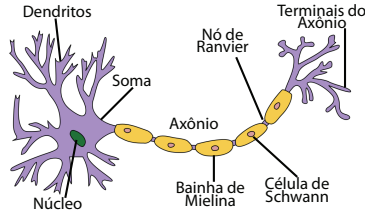


Figura 3. Esquema geral das estruturas presentes num neurônio. Fonte: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Neuron_Hand-tuned.svg

ou a fechando), permitindo que o íon com o qual tem afinidade química flua para dentro ou para fora da célula. Os canais iônicos, por sua vez, estão espalhados por toda a membrana celular, conforme ilustrado na figura 4, podendo crescer em quantidade e evoluir através da filogênese (HILLE, 2008).

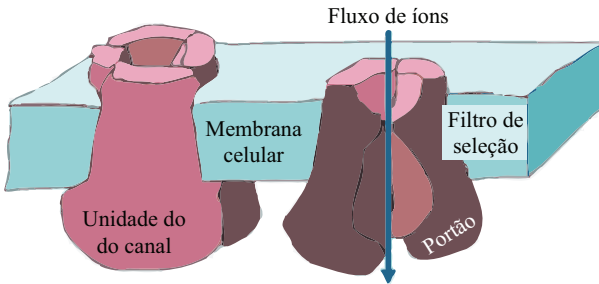


Figura 4. Ilustração dos canais iônicos e seus posicionamentos na membrana celular. À direita está uma seção reta do canal, mostrando sua estrutura interna.

Os terminais do axônio de um neurônio se conectam com outros neurônios, formando redes complexas³, através de estruturas chamadas sinapses, que serão detalhadas no capítulo 4. Essas estruturas permitem que a informação, na forma de um pulso de potencial elétrico, se

³Redes complexas são redes cuja estrutura não é regular, como em cristais, por exemplo, nem aleatória. Nas redes complexas mais comuns, as conexões estão distribuídas de acordo com uma lei de potência ou com uma curva lognormal. Uma revisão da mecânica estatística de redes complexas foi feita por Albert e Barabási (2002) e um estudo das redes presentes no cérebro por Sporns (2010).

propague pela rede, realizando as mais diversas tarefas (os sentidos, os movimentos, o processamento de informações, o armazenamento de memórias, etc). Por isso, todos os modelos de neurônio existentes se baseiam na descrição do pulso de potencial elétrico que se propaga não só pela membrana dessas células, mas também que é passado adiante através delas.

Estudos preliminares desse tipo basearam o desenvolvimento de diversos modelos de neurônio ao longo dos últimos 60 anos. Ao longo deste capítulo, descreveremos rapidamente os modelos de neurônios já amplamente utilizados na literatura para introduzir conceitos importantes que serão utilizados ao longo do texto e para compará-los com o modelo utilizado neste trabalho. Separamos os modelos em duas classes: os *modelos biológicos* – cujos parâmetros têm uma conexão direta com experimentos em neurônios reais – e os *modelos formais* – cujo comportamento é qualitativamente igual ao dos biológicos, porém seus parâmetros são, em geral, arbitrários.

3.1 MODELOS BIOLÓGICOS

Chamamos de modelos biológicos os modelos baseados em condutância⁴, ou seja, aqueles baseados no modelo de Hodgkin-Huxley (HH). A seguir, encontram-se descritas as características do modelo HH e do de Morris-Lecar (ML), o qual reduz o modelo HH para duas variáveis mantendo sua dinâmica excitável. O modelo de FitzHigh e Nagumo é uma simplificação de HH também, mas já que seus parâmetros não têm conexão direta com experimentos (condutâncias, correntes, potenciais, etc), ele está classificado, neste trabalho, como um modelo formal.

3.1.1 Hodgkin-Huxley (HH)

Proposto por Hodgkin e Huxley (1952), descreve o neurônio como um circuito RC em que valem as leis de Kirchhoff – ver esquema na figura 5, onde I_i representa a corrente iônica do canal i , g_i a condutância desse canal, C_m a capacitância da membrana, V o potencial da membrana e os outros V_i as ddp causadas pelos íons, notando que as variáveis com subíndice L se referem a vazamentos (atividades passivas) na célula, ao invés de corresponderem a um determinado íon.

⁴As condutâncias elétricas dos canais iônicos são parâmetros do sistema.

Salientamos que como estamos descrevendo o neurônio inteiro através de um único circuito, todos os parâmetros na figura 5 estão divididos pela área total da célula. Ligando-se circuitos similares a este em paralelo, podemos criar um modelo compartimental de neurônio baseado em condutâncias, ou podemos considerar um potencial $V(x, t)$ e estudar a propagação do pulso numa direção arbitrária, possibilitando o estudo da topologia dos neurônios e como isso influencia em seu comportamento; porém, não entraremos nos detalhes desse tipo de modelo aqui.

Os potenciais associados a cada íon são devidos à diferença de concentração dos mesmos no interior e no exterior da célula. Assim, a ddp do Na^+ é considerada positiva dentro da célula, conforme a figura 5 – i.e., a corrente de Na^+ deve, primeiramente, entrar na célula de maneira forçada, para depois sair naturalmente. Um pensamento análogo vale para os outros íons. As condutâncias de cada canal variam de acordo com a ddp da membrana, permitindo a troca de íons entre os meios extra e intracelulares, imitando as proteínas dos canais iônicos. Considerando que não há perda nem ganho de cargas Q_i :

$$\sum_i Q_i = K , \quad (3.1)$$

onde Q_i é a carga do íon i ou do vazamento ($i = L$) e K é quantidade total de carga no sistema, constante. Portanto, derivando-se 3.1 com relação ao tempo, a corrente pode ser escrita:

$$\sum_i I_i = 0 . \quad (3.2)$$

Abrindo a soma das cargas em 3.1:

$$Q_{Na} + Q_K + Q_L + C_m V = K . \quad (3.3)$$

Obtemos, então:

$$\begin{aligned} I + I_{Na} + I_K + I_L - C_m \dot{V} &= 0 \\ \Rightarrow C_m \dot{V} &= I_{Na} + I_K + I_L + I , \end{aligned} \quad (3.4)$$

onde adicionamos a corrente I devida a estímulos externos e/ou devido a sinapses que chegam nesta célula⁵, consideramos a capacitância da

⁵A corrente I é um parâmetro que aparece em todos os modelos de neurônio estudados neste trabalho. A corrente externa tem, geralmente, a forma de um

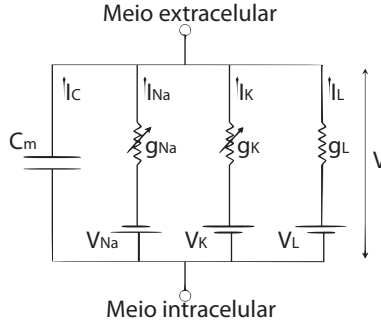


Figura 5. Circuito proposto por Hodgkin e Huxley para descrever um neurônio ou um compartimento de um neurônio.

membrana constante e notamos que quando o capacitor carrega, outras partes do sistema perdem cargas, daí o sinal negativo da corrente no ramo do capacitor.

Podemos reescrever as correntes iônicas através da Lei de Ohm $V = I/g$:

$$C_m \dot{V} = g_{Na} V_{Na} + g_K V_K + g_L V_L + I \quad (3.5)$$

e notar que a ddp de um dado íon V_i depende da difusão deste através da membrana. Ocorre que após um certo tempo, os íons que deixaram a célula retornam para o seu interior e os que entraram, voltam a sair, pois a troca de íons através da difusão modifica suas concentrações nos dois meios até que a polaridade da membrana se inverta. Esse mecanismo gera e propaga o pulso de potencial através da membrana dos neurônios.

A equação para o potencial de inversão da polaridade da membrana formulada por Nernst (o chamado potencial de Nernst – eq. 3.6) é uma aproximação da fórmula mais geral de Goldman-Hodgkin-Katz (RUSSELL, 1992):

$$E_i = \frac{RT}{zF} \ln \left(\frac{[i]_{out}}{[i]_{in}} \right), \quad (3.6)$$

onde os colchetes indicam a concentração do íon i , R é a constante dos gases ideais, T a temperatura (em Kelvin), F a constante de Faraday

pulso constante ou uma de uma função monótona crescente linear, ambos agindo apenas durante um intervalo de tempo. No apêndice B são explorados os tipos de estímulo que utilizamos em nossas simulações.

e z a valência de i . E a inversão fica caracterizada quando tomamos:

$$V_i = V - E_i, \quad (3.7)$$

e substituímos 3.7 em 3.5:

$$C_m \dot{V} = g_{Na} (V - E_{Na}) + g_K (V - E_K) + \bar{g}_L (V - E_L) + I, \quad (3.8)$$

sendo os parâmetros \bar{g}_L e E_L ajustados arbitrariamente para que o potencial de repouso do modelo seja igual ao potencial de repouso medido. Por outro lado, as condutâncias dos canais iônicos devem variar com V . Uma discussão detalhada de qual forma elas devem ter é feita por Dayan e Abbott (2001). Podemos assumir a condutância do canal i como sendo:

$$g_i = \bar{g}_i m_i^{\mu_i} h_i^{\nu_i}, \quad (3.9)$$

onde μ e ν são expoentes constantes definidos pelas características do canal iônico, \bar{g}_i é a constante de escala da condutância e m_i e h_i são as taxas de ativação (abertura) e inativação (fechamento) do canal. Sabemos que os canais mudam de estado conforme o potencial de membrana, V , varia. Portanto m_i e h_i são funções de V e podem ser calculadas através de taxas de reação determinísticas ou estocásticas, pela equação cinética de primeira ordem⁶:

$$\frac{dm_i}{dt} = \alpha_{m_i}(V) (1 - m_i) - \beta_{m_i}(V) m_i, \quad (3.10)$$

em que α e β são funções arbitrárias (definidas pelos dados experimentais) diferentes para cada m_i ou h_i ; $\alpha_{m_i}(V)$ é a taxa com que o canal abre (passa a permitir a passagem de íons i) e $\beta_{m_i}(V)$ é a taxa com que o mesmo canal fecha. As formas funcionais dos α 's e β 's podem ser obtidas em Izhikevich (2007, p.37–38).

No modelo proposto por HH, essas condutâncias são:

$$\begin{aligned} g_K &= \bar{g}_K n^4 \\ g_{Na} &= \bar{g}_{Na} m^3 h, \end{aligned} \quad (3.11)$$

onde $n = m_K$, $m = m_{Na}$, $h = h_{Na}$, $\mu_K = 4$, $\nu_K = 0$, $\mu_{Na} = 3$ e $\nu_{Na} = 1$. Finalmente, podemos substituir a equação 3.11 em 3.8:

$$C_m \dot{V} = \bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (V - E_K) + g_L (V - E_L) + I. \quad (3.12)$$

⁶Há uma equação análoga para h_i .

O modelo definido pelas equações 3.12, cujas taxas de ativação n e m e de inativação h são dadas por equações análogas a 3.10 e cujos potenciais de retorno E_i são geralmente assumidos constantes e dados por 3.6 é conhecido como modelo de Hodgkin-Huxley. Vale lembrar que este modelo foi proposto para o axônio gigante de uma lula. Mesmo assim, é possível montar modelos com esse mesmo formalismo para diversos tipos de neurônios, pontuais no espaço (como o descrito aqui) ou extensos. Este é um modelo 4-dimensional, o que dificulta seu estudo como sistema dinâmico. Mesmo assim, há vários trabalhos na literatura explorando diversas propriedades dinâmicas de sistemas similares, como, por exemplo, no neurônio que controla os batimentos dos dois corações de um sangue-suga em Cymbalyuk e Calabrese (2000), Shilnikov, Calabrese e Cymbalyuk (2005) e Shilnikov e Cymbalyuk (2005). Uma abordagem de neurônios como sistemas dinâmicos pode ser encontrada em Izhikevich (2007).

O pulso de potencial elétrico que viaja pela membrana do neurônio é chamado de *potencial de ação*. Para fins ilustrativos, calculamos um potencial de ação típico do neurônio de HH, junto com as variáveis de ativação m e n e de inativação h – figura 6. O potencial de ação também é conhecido como *spike*, que traduziremos como *disparo*. Portanto, o neurônio *disparar* significa que seu potencial de membrana assumiu uma forma muito peculiar, como veremos a frente, formando um pico além de um certo limiar, e logo retornando ao estado quiescente (figura 6 topo) (IZHIKEVICH, 2007).

Imediatamente após o potencial de ação devido a um estímulo externo, geralmente há um *período refratário*, típico de sistemas *excitáveis*⁷, durante o qual a célula não responde a nenhum outro estímulo externo, já que suas correntes iônicas ainda estão se reestabelecendo no ponto de equilíbrio (figura 6, 3 painéis inferiores). Por isso, esse período é também conhecido como *tempo de relaxação*. Esta propriedade é extremamente importante em nossos estudos, conforme estudaremos no capítulo 4.

Ainda, pode-se verificar na figura 6 que a máxima ativação dos canais de Na^+ , m , ocorre na subida do potencial de ação e que a máxima ativação dos canais de K^+ , n , ocorre apenas na descida do potencial de ação, enquanto que a inativação dos canais de Na^+ , h , cresce logo após o pico no potencial da membrana.

Esses resultados possibilitam entender o que ocorre na geração e propagação desses potenciais: no início, alguns canais de sódio se

⁷Um sistema excitável é um tipo de sistema que responde a estímulos externos, desde que estes sejam fortes o suficiente (mais intensos que um determinado limiar).

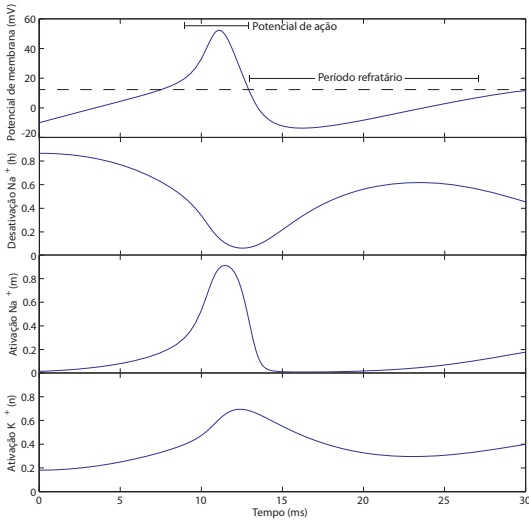


Figura 6. De cima para baixo: potencial de ação (V), desativação do Na^+ (h), ativação do Na^+ (m) e ativação do K^+ (n) devido a um estímulo externo típico do modelo de Hodgkin-Huxley. Destacamos também o período refratário, uma propriedade que será muito importante neste estudo. Dados calculados no MATLAB.

ativam a medida que o potencial da membrana aumenta. A partir de um certo limiar deste potencial, o sistema começa a sofrer um processo de *realimentação positiva*, em que quanto mais canais de sódio abertos, mais outros abrem, até que os canais de potássio também se ativam e o mesmo começa a sair. Isso faz com que a variação do potencial da membrana seja muito repentina, despolarizando-a e levando até um limite, a partir do qual o fluxo se inverte (devido ao potencial de inversão, que depende das concentrações no interior e no exterior da célula – eq. 3.6).

Agora, o potássio que saiu tende a voltar e o sódio que entrou, a sair – essa dinâmica dos íons através dos canais iônicos é conhecida como *bomba de sódio-potássio*. Devido a diferentes tempos característicos nas dinâmicas dos canais, o potássio retorna mais rápido do que o sódio sai, hiperpolarizando a membrana. O período refratário ocorre, portanto, devido a esse reestabelecimento do equilíbrio, enquanto a inativação dos canais de sódio diminui. Finalmente, o neurônio fica vulnerável para efetuar outro disparo.

Além de um único disparo, o neurônio pode estar em diferentes

regimes:

- Silêncio;
 - Não ocorre nenhum disparo e diz-se que a célula está quieta, em silêncio ou em ponto fixo.
- Oscilações sublimiares;
 - Não ocorre nenhum disparo, mas o potencial de membrana exibe oscilações (*subthreshold oscillations*, em inglês).
- Disparos periódicos;
 - Diz-se que está em um regime de disparos rápidos, com alta frequência – figura 7 – ou lentos, com baixa frequência (*fast spiking* ou *slow spiking* em inglês).

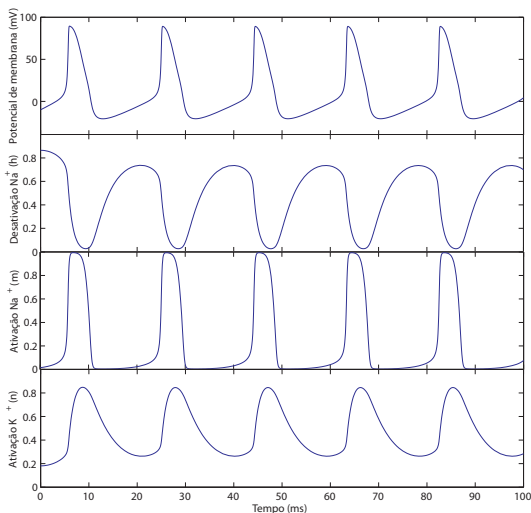


Figura 7. De cima para baixo: potencial de ação (V), desativação do Na^+ (h), ativação do Na^+ (m) e ativação do K^+ (n) durante o comportamento de disparos rápidos periódicos do modelo HH. Dados calculados no MATLAB.

- *Bursting*⁸;

⁸A este comportamento, em específico, referir-nos-emos pelo seu nome em inglês devido a ausência de uma tradução satisfatória.

- O potencial de membrana troca periódica ou quase-periódicamente de disparos periódicos para ponto fixo e vice-versa.
- Um regime de disparos caóticos ou um regime de *bursts* caóticos;
 - O intervalo de tempo entre dois disparos, ou *bursts*, e/ou suas formas, não são periódicos.

O modelo original de HH apenas apresenta disparos rápidos periódicos, ponto fixo e um único disparo, caso o neurônio esteja num regime de ponto fixo e seja estimulado através de um pulso de corrente no parâmetro I – comportamento conhecido como *excitabilidade* ou *dinâmica excitável*, que será discutido mais a frente. Uma sequência de disparos rápidos junto com os comportamentos dos canais de Na^+ e K^+ pode ser vista na figura 7.

Apesar do modelo original HH não apresentar *bursting*, existem aplicações do formalismo de HH para modelar neurônios que apresentem este comportamento, como no caso do neurônio que controla os corações do sangue-suga, como mostra a figura 8 (CYMBALYUK; CALABRESE, 2000; SHILNIKOV; CALABRESE; CYMBALYUK, 2005; SHILNIKOV; CYMBALYUK, 2005).

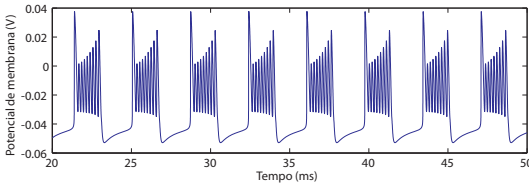


Figura 8. Comportamento de bursting do modelo HH utilizado para descrever um dos neurônios de um sangue-suga. Dados calculados no MATLAB.

Com o intuito de isolar os mecanismos fundamentais da dinâmica do modelo HH, foram propostas diversas simplificações, como é o caso dos modelos de FitzHugh (1955), Nagumo, Arimoto e Yoshizawa (1962) – proposto para entender a propriedade conhecida como excitabilidade dos neurônios HH (este é um dos modelos que chamamos de *formais* e será estudado mais a frente) – e de Morris e Lecar (1981) – abordagem do modelo HH onde se mantém a dinâmica excitável com apenas duas variáveis, sendo também baseado em condutâncias.

3.1.2 Morris-Lecar (ML)

O modelo de Morris-Lecar é uma redução do modelo HH para duas variáveis, mantendo a sua dinâmica excitável, podendo ser aplicado a qualquer sistema que tenha apenas dois canais iônicos dependentes do potencial e que não tenham variáveis de inativação. Originalmente proposto para modelar alguns neurônios de um crustáceo, ele consiste em um canal do íon Ca^{2+} extremamente sensível a excitações e um canal de potássio atrasado para recuperar a dinâmica de equilíbrio. As equações do modelo são (MORRIS; LECAR, 1981; LECAR, 2007):

$$C_m \dot{V} = -g_{Ca} M_{ss} (V - E_{Ca}) - g_K W (V - E_K) - g_L (V - E_L) + I$$

$$\dot{W} = \frac{W_{ss} - W}{T_W}, \quad (3.13)$$

onde g_{Ca} , g_K e g_L são as constantes de condutância dos canais (os índices têm o mesmo significado que no modelo HH), E_{Ca} e E_K são potenciais de Nernst, dados por 3.6, E_L é um parâmetro livre para ajustar o potencial de repouso do neurônio e I é uma corrente externa de entrada, que pode ser experimental e/ou sináptica. Já M_{ss} e W_{ss} são as taxas de ativação dos respectivos canais iônicos, W é a variável dinâmica lenta e $T_W \equiv T_W(V)$ é a constante de tempo para a relaxação do canal de potássio, todas dependentes do potencial V com formas funcionais dadas por:

$$M_{ss}(V) = \frac{1 + \tanh\left(\frac{V-V_1}{V_2}\right)}{2}$$

$$W_{ss}(V) = \frac{1 + \tanh\left(\frac{V-V_3}{V_4}\right)}{2}$$

$$T_W(V) = T_0 \operatorname{sech}\left(\frac{V - V_3}{2V_4}\right), \quad (3.14)$$

onde V_1 , V_2 , V_3 e V_4 são parâmetros que determinam os pontos de inflexão das tangentes hiperbólicas e T_0 limita o tempo de recuperação da variável lenta, todos ajustados pelos dados experimentais do neurônio que se quer modelar.

O modelo de Morris-Lecar é mais simples do que o modelo HH, por seu reduzido número de variáveis. Ainda assim, o modelo ML possui uma grande quantidade de parâmetros. Tornando este modelo mais

indicado para simulações de, no máximo, médio porte (que envolvem redes de neurônios). Ribeiro e Copelli (2008) estudaram o intervalo de resposta dinâmico deste modelo em redes hipercúbicas. Nós realizamos uma simulação preliminar sob as mesmas condições, porém com o modelo Kinouchi-Tragtenberg estendido (KTz) a título de comparação. Os resultados serão discutidos na seção 4.2.2.1.

3.2 MODELOS FORMAIS

Modelos formais são aqueles que apresentam comportamentos qualitativamente iguais aos dos neurônios reais, porém seus parâmetros não são diretamente comparáveis com experimentos. São modelos fenomenológicos, por assim dizer. São úteis para estudar qualitativamente o comportamento dos modelos biológicos e para desvendar fenômenos que podem ser posteriormente buscados em experimentos.

Por exemplo, o modelo de FitzHugh-Nagumo (FN) possibilitou o entendimento do mecanismo causador do fenômeno de excitabilidade, pois ao reduzir a complexidade do modelo HH, focou-se nos parâmetros e variáveis necessárias para que tal fenômeno ocorra.

Como a forma das equações que descrevem o neurônio deixa de ser importante, esses modelos podem ser representados tanto por equações diferenciais ordinárias ou parciais, de maneira similar ao caso dos biológicos, quanto por *equações de diferenças*, ou *mapas*⁹.

Trataremos, neste trabalho, a título de comparação, dos modelos de FitzHugh-Nagumo e Hindmarsh-Rose, descritos por um conjunto de equações diferenciais ordinárias, e dos modelos de Rulkov, de Kinouchi-Tragtenberg e de Kinouchi-Tragtenberg estendido, descritos por mapas. O tratamento desses modelos por mapas é de particular interesse, pois, além de simplificar os modelos biológicos, traz outras diversas vantagens, tais como:

- Não é preciso ajustar nenhuma precisão de integração (parâmetro extra);

⁹Adotaremos a nomenclatura *mapas* ao longo deste trabalho. Um mapa é uma equação de tempo discreto, onde as variáveis são contínuas. Como exemplo, podemos tomar o mapa logístico, dado por $x_{n+1} = rx_n(1 - x_n)$, onde n é o tempo, discreto – pois varia de 1 em 1, x é a variável contínua, pois pode assumir qualquer valor em $[0; 1]$, e r é o parâmetro do modelo. Mapas podem ser pensados como sendo a discretização de uma equação diferencial (daí a continuidade), apesar de que a relação entre os dois nem sempre é direta. Mapas podem representar diversos fenômenos, desde sistemas mecânicos (BAKER; GOLLUB, 1996) até neurônios (KINOUCI; TRAGTENBERG, 1996).

- Ao se resolver uma equação diferencial computacionalmente, é necessário o ajuste do intervalo de tempo (ou do intervalo da variável independente) entre dois pontos da solução desejada, o que caracteriza uma discretização da equação e torna a solução uma aproximação, independente do algoritmo utilizado, ainda mais quando as equações são altamente não-lineares, como é o caso do modelo de Hodgkin-Huxley em 3.12. Como os mapas já são, por definição, de tempo (ou variável independente) discreto, sua solução é sempre exata, limitada apenas pelos erros de aproximação do computador (os quais estão presentes também na solução de equações diferenciais). E, em particular, o mapa KTz, além de fornecer uma solução exata, mostra-se, também, qualitativamente fiel aos comportamentos comumente apresentados por neurônios reais.

- A solução é exata;

- A dinâmica de um mapa é sempre bem determinada pelas condições iniciais para um dado conjunto de parâmetros, pois para achar a solução desse tipo de equação basta fazer cálculos recorrentes, independentemente do intervalo de tempo entre dois pontos da solução (que é sempre 1 ts). Já no caso de equações diferenciais, a solução é sempre aproximada, dependendo fortemente da precisão de integração ajustada.

- Os cálculos são mais rápidos;

- A utilização de pontos flutuantes (variáveis de dupla precisão¹⁰) em programas computacionais diminui sua performance, uma vez que é mais custoso (em termos de tempo de processamento e utilização de memória) calcular operações aritméticas com esse tipo de valor. Como o mapa tem tempo discreto, este é representado por variáveis do tipo inteiro¹¹, diminuindo o tempo de computação quando comparado a equações diferenciais.

- São mais realistas do que autômatos celulares ou modelos integrais-dispara;

- Autômatos celulares são modelos em que, além do tempo ser discretizado, as variáveis dinâmicas também o são. Assim, a forma com que os estados se ligam se perde, ou seja, o potencial

¹⁰Dupla precisão, na computação, é o tipo das variáveis utilizadas para guardar números reais com precisão de, geralmente, 8 bytes.

¹¹Inteiro, na computação, é o tipo das variáveis utilizadas para guardar números inteiros com precisão de, geralmente, 4 bytes.

de membrana deixa de ser um evento com uma dada duração, mas ocorre sempre durante apenas 1 passo de tempo, e sempre com a mesma intensidade. Além disso, modelos integra-dispara não mantêm a forma do potencial de ação biológico, pois o disparo é artificialmente imposto na dinâmica do neurônio.

- Mantém as propriedades dinâmicas dos neurônios biológicos;
 - Tais como *bursts*, excitabilidade, potenciais de ação, adaptabilidade a corrente de entrada, correntes pós-sinápticas, etc. Todos serão estudados a frente.

- Facilita o estudo de redes de neurônios acoplados;
 - Por ser descrito por poucas equações e por aumentar a velocidade dos cálculos computacionais, modelos formais são extremamente mais eficientes no estudo de redes neurais, estudo imprescindível para tentar entender a dinâmica do cérebro.

Uma discussão mais aprofundada sobre mapas, em geral, onde se discute vantagens e aplicações dos mapas na modelagem de neurônios biológicos foi feita por Ibarz, Casado e Sanjuán (2011). Uma classificação dos mapas quanto ao tipo de *burst* que eles apresentam foi feita por Izhikevich e Hoppensteadt (2004).

A seguir, descreveremos as características dos modelos de FitzHugh (1955) e Nagumo, Arimoto e Yoshizawa (1962), de Hindmarsh e Rose (1984) (HR) – ambos descritos por equações diferenciais ordinárias não-lineares e comumente utilizados na literatura – e do Mapa de Rulkov (2002).

Por fim, trataremos do modelo proposto por Kinouchi e Tragtenberg (1996), estendido por Kuva et al. (2001) e estudado por Coppel, Tragtenberg e Kinouchi (2004), o qual é utilizado neste trabalho, comparando-o e caracterizando-o entre os modelos descritos neste capítulo.

3.2.1 FitzHugh-Nagumo (FN)

Originalmente proposto por FitzHugh (1955) para estudar o fenômeno da excitabilidade, foi também estudado por Nagumo, Arimoto e Yoshizawa (1962). Consiste numa simplificação do modelo HH, cujas

equações, segundo Murray (1993, p.163), são:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= V(a - V)(V - 1) - u \\ \frac{du}{dt} &= bV - \gamma u, \end{aligned} \quad (3.15)$$

onde V é o potencial de membrana, u faz o papel das variáveis m , n e h e $0 < a < 1$, b e γ são parâmetros positivos. Os parâmetros podem ser ajustados de modo que se dê unidades convenientes para as variáveis, portanto elas são aqui descritas em unidades arbitrárias (u.a.).

Já que suas *nullclines*¹² são polinômios cúbicos e retas, este modelo pode ter um, dois ou três *pontos fixos*¹³, dependendo dos valores ajustados para os parâmetros, pois os pontos fixos são determinados pela intersecção das *nullclines* – figura 9.

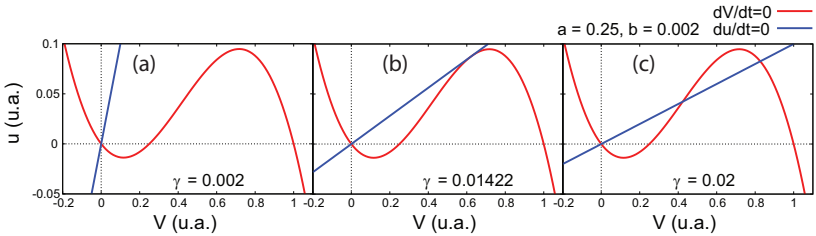


Figura 9. Nullclines do modelo de FitzHugh-Nagumo. Os parâmetros utilizados para traçar as curvas são $I = 0$, $a = 0.25$, $b = 0.002$ e (a) $\gamma = 0.002$, (b) $\gamma = 0.01422$ e (c) $\gamma = 0.02$. A curva vermelha é a *nullcline* do potencial de membrana e a curva azul é da variável auxiliar.

A figura 9 apresenta as *nullclines* para três regimes do modelo: 9(a) mostra um regime com um ponto fixo estável¹⁴ e excitável, 9(b)

¹² *Nullclines* são as curvas definidas pela condição $d\vec{r}/dt = 0$, onde $d\vec{r}/dt = \vec{F}(t, \vec{r})$ define um sistema dinâmico e \vec{r} é um vetor contendo uma variável dinâmica em cada coordenada.

¹³ Um ponto \vec{r}^* no espaço de fase de um sistema dinâmico é um ponto fixo se, ao evouir o sistema partindo da condição inicial $\vec{r}_0 = \vec{r}^*$, este permanece em \vec{r}_0 por tempo indeterminado.

¹⁴ Os pontos fixos podem ser atratores, repulsores ou de sela, caso este seja atrator numa direção do espaço de fase e repulsor em outra. Se o ponto for atrator, ele é considerado estável, se for repulsor, instável. Como o nome sugere, pontos atratores atraem a solução enquanto que pontos repulsores afastam de si a solução do sistema.

mostra dois pontos fixos, sendo que $(V^*, u^*) = (0, 0)$ é estável e excitável e o definido pela tangenciação de du/dt em dV/dt é um ponto de sela e 9(c) exhibe três pontos fixos, sendo o central instável e os outros estáveis e excitáveis (Ibid.).

Analisando essa figura da direita para a esquerda, nota-se que um ponto estável junta-se com um instável, gerando um ponto de sela em 9(b). Posteriormente, esse ponto some (9(a)) quando encontra o ponto fixo estável da direita. Esse é um exemplo típico de bifurcação sela-nó (KOSTOVA; RAVINDRAN; SCHONBEK, 2004).

A figura 10 mostra um exemplo do que chamamos, neste trabalho, de dinâmica excitável. Cada cor corresponde a uma simulação diferente. Uma simulação consiste em iniciar um neurônio FN num ponto fixo e, durante um intervalo de tempo bem definido, aplicar um pulso de corrente constante, I , medindo como o potencial de membrana, V , responde a esse estímulo externo em função do tempo. As intensidades dos pulsos estão discriminadas na legenda da figura.

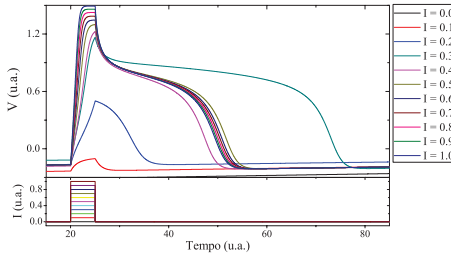


Figura 10. Resposta do potencial de membrana, V , de um neurônio FN para diferentes intensidades de estímulos externos, I . Para $I < 0.2$, V não muda significativamente e para $I > 0.3$ a resposta assume uma forma padrão, com um pico bem definido, definindo um disparo. Portanto, há um limiar I_s no modelo tal que o neurônio só efetua um disparo se $I > I_s$.

Nota-se que há diferentes comportamentos do neurônio para diferentes correntes aplicadas. Conforme I aumenta, há um valor limite I_s a partir do qual o potencial da membrana V muda bruscamente, passando a ter um pico bem definido – caracterizando um *disparo*. Para correntes $I \leq I_s$, não há atividade no neurônio. Porém, para $I \geq I_s$ o neurônio dispara, ou seja, ativa seus mecanismos, produzindo um po-

Não entraremos em detalhes sobre o cálculo da estabilidade dos pontos fixos, porém essa análise pode ser encontrada em Izhikevich (2007) e Baker e Gollub (1996).

tencial de ação e possibilitando a transmissão de sinais elétricos através da membrana. Pela figura 10, verifica-se que $0.2 < I_s < 0.3$. É interessante notar que a forma dos picos em V é independente da intensidade de I , característica importante dos potenciais de ação.

A simplicidade do modelo FN permite que toda a sua solução seja visualizada de uma só vez no espaço de fase, possibilitando uma explicação geométrica para diversos fenômenos biológicos de difícil visualização no modelo HH, entre eles (IZHIKEVICH; FITZHUGH, 2006):

- Ausência de limiares bem definidos;
 - Apesar de ser considerado excitável, o modelo FN não possui limiares bem definidos. A excitação se dá devido a uma região no espaço de fase muito instável, conhecida como trajetória de *canard*¹⁵. Essa trajetória está localizada sobre a *nullcline* cúbica, entre seus pontos de mínimo e de máximo. Portanto, um estímulo externo, I , causa um disparo se for suficientemente intenso para levar o potencial de membrana além da linha de canard. Por isso, o modelo FN não apresenta comportamento *tudo ou nada*, uma vez que o potencial de ação será tão intenso quanto for o estímulo externo¹⁶(Ibid.).
- Disparos de rebote;
 - Esses disparos são conhecidos na literatura como *rebound spikes*, pois ocorrem após a excitação da célula com um pulso de corrente negativa, o que tende a hiperpolarizar a membrana. Quando o pulso acaba, o sistema está muito longe do equilíbrio, ou ponto fixo, causando um disparo no intento de retomar o mesmo.
- Bloqueio de excitação;
 - Iniciar, manter e cessar os disparos quando a corrente, I , passa de um limiar ao ser aumentada continuamente. Fenômeno também conhecido como *efeito de bloqueio de nervo*. Veremos, mais a frente, que o modelo Kinouchi-Tragtenberg também apresenta este comportamento (ver 3.2.4).

¹⁵ *Canard* é o nome que se dá a essas regiões do espaço de fase extremamente instáveis. Podem ser comparadas a uma corda bamba: quando um equilibrista que caminha sobre ela cai, ele pode cair apenas para um dos lados, sendo extremamente difícil manter-se sobre a corda.

¹⁶ Comportamento *tudo ou nada* é uma mudança repentina no comportamento do sistema (um disparo, por exemplo) de acordo com a variação suave em algum parâmetro (o estímulo externo), de maneira análoga ao salto do parâmetro de ordem numa transição de primeira ordem.

- Acomodação;
 - Quando a corrente I é aumentada de maneira lenta, o modelo não dispara um potencial de ação.
- Propagação de potenciais de ação;
 - É possível verificar a propagação de ondas de potencial nas membranas do neurônios quando o potencial de membrana, V , é tratado como $V \equiv V(x, t)$, onde x é uma posição sobre a membrana.

3.2.2 Hindmarsh-Rose (HR)

Proposto por Hindmarsh e Rose (1984), seu principal mérito é descrever a dinâmica caótica presente em vários neurônios com dinâmica de cálculo, além de reproduzir a dinâmica de *bursts* (PINTO, 2005).

Suas equações são (Ibid., p.57):

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ay + bx^2 - cx^3 - kz + I \\ \dot{y} &= e - fx^2 - y \\ \dot{z} &= \mu - z + s(x + h) \end{aligned}, \quad (3.16)$$

onde a, b, c, k, e, f, μ, s e h são constantes arbitrárias, I é a corrente total de entrada no neurônio (seja devido a sinapses ou a um estímulo externo) e $x \equiv x(t)$, $y \equiv y(t)$ e $z \equiv z(t)$ são as variáveis dinâmicas. Neste modelo, x representa o potencial de membrana (análogo ao V no modelo HH), y corresponde às correntes iônicas rápidas (da mesma maneira que o u de FN) e z é uma variável que corresponde às correntes iônicas lentas que fazem o neurônio alternar entre comportamentos de disparos e silêncio, gerando os *bursts*.

Um comportamento típico deste modelo está na figura 11. Chamamos de intervalo entre disparos (do inglês, ISI), o intervalo de tempo entre dois disparos consecutivos, ilustrado na figura 11. Ainda nesta figura, pode-se separar os disparos em grupos, notando que há, em média, dois ISI distintos, cada grupo sendo um *burst*.

A maneira mais comum utilizada para buscar comportamento caótico em neurônios é através do ISI. Geralmente, faz-se um diagrama de bifurcação¹⁷ do ISI em função de algum parâmetro do modelo, onde é possível constatar intervalos em que o ISI pode assumir infinitos valores,

¹⁷Diagramas de bifurcação são maneiras concisas de se obter informação sobre as soluções do sistema de acordo com os valores de algum parâmetro do mesmo.

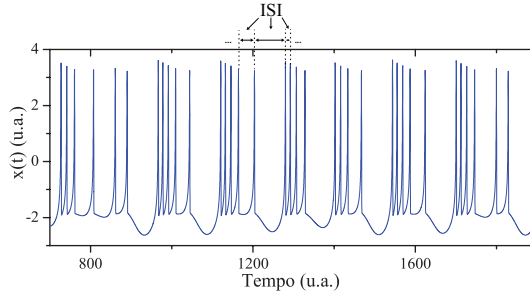


Figura 11. Comportamento de *bursts* caóticos do modelo de Hindmarsh-Rose. Em detalhe, definimos o intervalo entre disparos (do inglês, ISI), que é o intervalo de tempo entre dois disparos (potenciais de ação) consecutivos.

de maneira análoga ao que é feito com a variável velocidade angular em osciladores amortecidos e forçados (BAKER; GOLLUB, 1996, p.66). Faz-se, também, a distribuição dos ISI; Gong et al. (2002), Xie et al. (2003) obtêm diversos picos na distribuição de ISI, mostrando que este pode assumir inúmeros valores. A figura 12 mostra o diagrama de bifurcação do ISI do modelo HR.

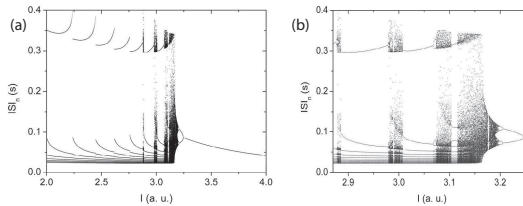


Figura 12. Diagrama de bifurcação do modelo de Hindmarsh-Rose. (a) quadro geral e (b) detalhe de (a) para $2.85 < I < 3.25$.

Esse tipo de diagrama é útil na análise geral das soluções de um dado sistema de equações diferenciais não-lineares, pois é possível verificar diferentes soluções para o sistema de acordo com a variação do parâmetro de bifurcação, mostrando regiões em que o sistema pode apresentar caos por duplicação de período (BAKER; GOLLUB, 1996). Por exemplo, a figura 12(a) mostra um quadro geral dos comportamentos das equações 3.16 ao variar I . A parte (b) foca na região onde há

caos¹⁸. É possível notar, tanto em (a) quanto em (b), que para $I = 2.95$, por exemplo, há menos de 10 ISI, sendo um deles muito maior que os outros (característica de um regime de *bursts*), além de ter regiões em que um único ISI torna-se outros dois para um valor de parâmetro muito próximo. Essa duplicação de ISI conforme o parâmetro varia acaba levando a um comportamento caótico. No capítulo 4, estudaremos diagramas de ISI em função do parâmetro de acoplamento para redes de neurônios KTz.

3.2.3 O Mapa de Rulkov

O mapa de Rulkov é um modelo para neurônios que exibem *bursts*, disparos periódicos ou comportamento caótico (RULKOV, 2001, 2002; SHILNIKOV; RULKOV, 2004). Na revisão de Ibarz, Casado e Sanjuán (2011), este e outros modelos baseados em mapas, como o de Izhikevich (2004), são explorados do ponto de vista de sistemas dinâmicos.

De maneira geral, o mapa de Rulkov é dado por:

$$\begin{aligned}x(t+1) &= f(x(t), y(t) + I) \\ y(t+1) &= y(t) - \mu(x(t) - \sigma),\end{aligned}\tag{3.17}$$

onde μ e σ são parâmetros arbitrários¹⁹, x é o potencial de membrana e y é a dinâmica lenta, responsável pelo aparecimento de *bursts*. Como é usual, I é uma corrente de entrada, podendo ser a soma de correntes sinápticas com correntes externas. A função $f(x, y)$ define as características principais do modelo, como se ele será caótico ou não. Para um comportamento não-caótico, equivalente ao modelo HH, definimos o passo de tempo²⁰ como sendo $1 \text{ ts} = 0.5 \text{ ms}$ e $f(x, y)$ sendo²¹:

¹⁸Conclui-se que há caos nas regiões pontilhadas, pois é uma região quase contínua de pontos, cada um correspondendo a um ISI; Portanto, se há muitos pontos (sendo a quantidade limitada apenas pelo tempo de simulação) numa dada região, há também infinitos ISI, mostrando que a trajetória no espaço de fase do sistema nunca se repete.

¹⁹Rulkov (2002) utiliza $\sigma' = \sigma + 1$, mas seguiremos a notação de Ibarz, Casado e Sanjuán (2011), já que σ é tão arbitrário quanto σ' .

²⁰Passo de tempo, do inglês, *timestep*. Abreviaremos como unidade temporal por *ts*.

²¹Outros trabalhos (RULKOV, 2001; SHILNIKOV; RULKOV, 2004) trazem diferentes definições para a função f , expressando diferentes comportamentos.

$$f(x, y) = \begin{cases} \frac{\alpha}{1-x} + y & \text{se } x \leq 0 \\ \alpha + y & \text{se } 0 \leq x \leq \alpha + y \\ -1 & \text{se } x \geq \alpha + y \end{cases}, \quad (3.18)$$

onde α é um parâmetro arbitrário. Sendo o limiar de disparo deste modelo $x = 1 - \sqrt{\alpha}$ (IBARZ; CASADO; SANJUÁN, 2011), o potencial de membrana, V , para que esse limiar seja igual ao do modelo HH (-50 mV), é dado por:

$$V(t) = \frac{-50}{1 - \sqrt{\alpha}} x(t) \text{ [mV]}, \quad (3.19)$$

com $\alpha = 4$.

O diagrama de fases do modelo está esboçado na figura 13. Este modelo possui regimes de *bursts*, disparos periódicos e silêncio (onde o mapa é excitável).

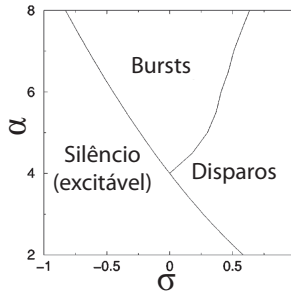


Figura 13. Diagrama de fases do mapa de Rulkov (2002). Possui três fases bem definidas, sendo que a fase quiescente é excitável.

Izhikevich e Hoppensteadt (2004) classificam os mapas que exibem *bursts* de acordo com as bifurcações que os levam para a fase de disparos e os trazem de volta para o silêncio no regime de *bursts*. O mapa de Rulkov é, então, classificado como sela-nó/homoclínico, pois sofre uma bifurcação sela-nó para a transição silêncio→disparos e uma bifurcação homoclínica²² para a transição disparos→silêncio.

Outra classificação que existe é a de Hodgkin (apud IZHKEVICH,

²²Uma bifurcação é homoclínica quando um atrator caracterizado por uma órbita periódica se torna um atrator caracterizado por uma órbita homoclínica, ou seja, uma órbita periódica que contém um ponto de sela, porém com período infinito.

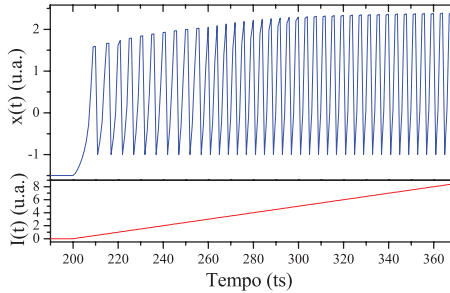


Figura 14. Resposta do mapa de Rulkov para a injeção de uma *rampa* de corrente linear. O tempo está em passos de tempo (do inglês, *time-steps* ou ts). Nota-se que o ISI se mantém constante, independentemente da intensidade da corrente.

2007, p.14–15). Nesta, o mapa de Rulkov é excitável de Classe²³ 2, pois sofre uma bifurcação sela-nó, i.e., ao injetar uma corrente I crescente (em forma de rampa), o ISI salta de 0 (na fase de silêncio) para um valor constante (na fase de disparos) de maneira brusca²⁴, como se pode ver na figura 14. Isso significa que o modelo sempre responde da mesma maneira, independentemente da intensidade da corrente de entrada, não codificando, por assim dizer, o sinal de entrada no sinal de saída. Tal propriedade é encontrada, por exemplo, nos neurônios conectores inibitórios corticais e é útil para entender o papel desse tipo de neurônio em redes de neurônios reais.

²³A classificação citada possui 3 classes: Classe 1 – potenciais de ação podem ser produzidos com frequências arbitrariamente baixas, dependendo da intensidade da corrente aplicada (veremos um exemplo na seção 3.2.5); Classe 2 – potenciais de ação são gerados numa única banda de frequência, que é praticamente insensível ao sinal de entrada; Classe 3 – Um único potencial de ação é gerado em resposta a um pulso de corrente, sendo que disparos periódicos só são gerados, quando são, para correntes injetadas extremamente intensas. A frequência é o inverso do ISI. Vale lembrar que essa classificação é de 1948, muito anterior à qualquer estudo de excitabilidade dos neurônios, e fornece uma luz acerca da bifurcação sofrida pelo potencial de membrana da célula. A bifurcação é importante para entender a excitabilidade. Classe 1 sofre bifurcação sela-nó num ciclo invariante, classe 2 pode ser devido a uma bifurcação sela-nó, ou Andronov-Hopf sub ou supercrítica. Falaremos um pouco mais sobre bifurcação de Andronov-Hopf e de sela-nó num ciclo invariante a frente. Ver mais em Izhikevich (2007).

²⁴O gráfico do ISI em função do parâmetro de bifurcação é análogo ao gráfico do parâmetro de ordem de uma transição de fase de primeira ordem.

3.2.4 O Mapa Kinouchi-Tragtenberg (KT)

Kinouchi e Tragtenberg (1996) propuseram um modelo de neurônio²⁵ que teve origem, na verdade, na solução do modelo de Ising²⁶ numa rede de Bethe²⁷ com interações ferromagnéticas entre primeiros vizinhos e anti-ferromagnéticas²⁸ entre segundos vizinhos. O modelo magnético original foi estudado por Tragtenberg (1993) e Tragtenberg e Yokoi (1995).

Mostra-se que esse problema tem a magnetização da camada n da árvore dada pelo seguinte mapa (TRAGTENBERG, 1993):

$$M_n = \tanh \left(\frac{M_{n-1} - \kappa M_{n-2} + H}{T} \right), \quad (3.20)$$

onde κ é a razão entre as constantes das interações anti-ferromagnética e ferromagnética, H é o campo externo e T é a temperatura do modelo (todos em unidades arbitrárias). Vários diagramas de fase desse modelo foram traçados em Tragtenberg (1993) e Tragtenberg e Yokoi (1995).

Em Kinouchi e Tragtenberg (1996) é proposta uma generalização do mapa 3.20 para representar um neurônio capaz de atuar tanto em redes de Hopfield²⁹ como uma unidade de processamento, quanto em redes de neurônios formais biologicamente motivadas³⁰. Neste caso,

²⁵Este é o modelo base para o que será estudado na seção seguinte, 3.2.5, o qual será utilizado para os estudos discutidos no capítulo 4.

²⁶O modelo de Ising é o modelo microscópico de maior sucesso para descrever transições de fase e criticidade em sistemas magnéticos. Tem uma Hamiltoniana dada por $\mathcal{H} = -\sum_{\langle i,j \rangle} J_{i,j} \sigma_i \sigma_j - H \sum_i \sigma_i$, onde $\langle i \rangle$ é a soma sobre os i primeiros vizinhos, σ_i é a variável de spin (+1 ou -1) do sítio i , $J_{i,j}$ a constante de acoplamento entre os sítios i e j e H é um parâmetro que ajusta o campo externo.

²⁷Rede de Bethe é uma árvore de Cayley no limite de coordenação (número de vizinhos) infinito. A árvore de Cayley é um grafo hierárquico onde não há caminhos fechados. Cada sítio da árvore tem número de vizinhos z , exceto pelos sítios de fronteira, cujo $z = 1$. Os sítios de fronteira formam a primeira casca. Sendo a casca de número $n = 1$ a de fronteira (a mais externa de todas), um dado sítio na n -ésima casca está conectado a 1 sítio na casca $(n + 1)$ (mais interna) e a $z - 1$ sítios na casca $(n - 1)$. Mais detalhes em Tragtenberg (1993).

²⁸Interação ferromagnética tende a alinhar os spins da rede e interação anti-ferromagnética tende a deixá-los com sentidos opostos.

²⁹A rede de Hopfield é uma rede de neurônios idealizados (que podem assumir estados discretos) capaz de realizar qualquer processamento que resulte em *sim* ou *não*. Pode ser vista como uma generalização do modelo de Ising. Ver mais em Hertz, Krogh e Palmer (1991).

³⁰Utilizamos o termo *redes biologicamente motivadas* para representar redes de neurônios formais, acoplados através de correntes sinápticas, não através de fases, como em redes de osciladores de fase acoplados (KINOUCI; TRAGTENBERG, 1996,

faz-se a adaptação $M_n \rightarrow V(t)$:

$$V(t) = \tanh \left(\frac{V(t-1) - \kappa V(t-2) + H}{T} \right), \quad (3.21)$$

onde $V(t)$ é o potencial de membrana do neurônio no passo de tempo t , discreto, e κ e T tornam-se parâmetros arbitrários (para os propósitos do presente estudo).

A fim de estudar o comportamento dinâmico deste modelo de maneira mais direta, podemos fazer a substituição de variáveis $x(t) = V(t)$ e $y(t) = x(t-1)$ – explicitando, assim, a dimensionalidade do mapa (2 dimensões) – além de somar uma constante I junto a H em 3.21, sem perda de generalidade³¹:

$$\begin{aligned} x(t+1) &= \tanh \left(\frac{x(t) - \kappa y(t) + H + I}{T} \right), \\ y(t+1) &= x(t) \end{aligned} \quad (3.22)$$

onde I é a soma das correntes externas (sinapses de entrada + estímulo externo) e mantemos a compatibilidade (para $I = 0$) entre este e os diagramas de fase propostos por Tragtenberg (1993) e por Tragtenberg e Yokoi (1995), conforme adaptados por Kinouchi e Tragtenberg (1996), por isso o chamaremos de modelo KT.

A figura 15 mostra um diagrama de fases $H \times T$ simplificado³² do modelo KT, com³³ $\kappa = 0.6$ fixo. Verifica-se que o modelo tem 4 comportamentos distintos:

- 1 ponto fixo (fora do bulbo);
- 2 pontos fixos (à esquerda do bulbo);
- Oscilatório, ou disparos (dentro do bulbo);

p.2356).

³¹Pois seria equivalente a escrever H como $H = H_0 + I$, onde H_0 é uma constante qualquer e I é a constante adicional.

³²Simplificado, pois dentro do bulbo do diagrama há diversas fases oscilatórias, diferindo entre si através do número de onda. As curvas pretas são determinadas pelo autovalor mínimo da matriz Jacobiana do sistema. Mais detalhes em Tragtenberg (1993).

³³Tragtenberg (1993) traz diagramas de fase para valores de $\kappa > 0$. Porém, Kinouchi e Tragtenberg (1996) discutem que, na adaptação do modelo magnético estudado por Tragtenberg (1993), valores de $\kappa > 0.5$ apresentam comportamentos típicos de neurônios.

- Biestabilidade³⁴, onde, num dado ponto, são estáveis 1 ponto fixo e oscilações (entre a curva vermelha e o bulbo).

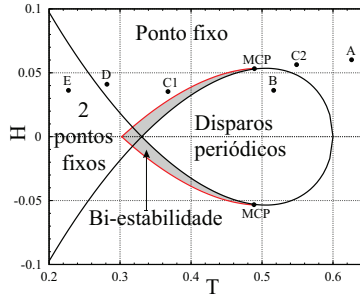


Figura 15. Diagrama de fase $H \times T$ para $\kappa = 0.6$ do modelo KT. A curva preta representa a fronteira entre zonas de ponto fixo (o neurônio está quiescente) e zonas de disparos periódicos (o neurônio está oscilando continuamente). Entre as curvas vermelha e preta há uma região de biestabilidade, onde são estáveis as fases de ponto fixo e de disparos periódicos. Estão destacados 6 pontos em que há comportamentos distintos no modelo (A, B, C1, C2, D e E; ver texto). Também está destacado um ponto multi-crítico (MCP).

Portanto, o modelo KT apresenta 5 comportamentos qualitativamente diferentes (pontos A, B, C1, C2, D e E destacados na figura 15), conforme indicado no diagrama de fases (Ibid., p.2352):

- Neurônio A:
 - Está num ponto fixo; Caso haja um estímulo externo, o neurônio relaxa seu potencial de membrana para outro ponto fixo. Nunca ocorrem oscilações.
- Neurônio B:
 - Apresenta oscilações independentemente de estímulos externos, atividade conhecida como *marca-passo*.
- Neurônio C (1 e 2):

³⁴Há, na verdade, diversas fases oscilatórias coestáveis, cada uma caracterizada por um número de onda. Por isso, essa região é coestável. Como não estamos interessados em distinguir entre diferentes fases oscilatórias, referir-nos-emos a essa região como biestável, pois são estáveis ponto fixo e oscilações.

◦ Célula excitável. Apresenta ponto fixo para $I = 0$, porém um pulso de corrente pode levá-la para dentro do bulbo através de uma transição de segunda ordem (C2) ou de primeira ordem (C1), causando ou disparos, ou oscilações. O ponto de encontro dessas linhas de transição de fase é um ponto multi-crítico (MCP)³⁵.

- Neurônio D:

◦ Apresenta ponto fixo para $I = 0$, porém pode tornar-se bi-estável para algum estímulo forte o suficiente para jogá-lo dentro da região de 2 pontos fixos, sendo um destes um ponto fixo com $x > 0$ e outro com $x < 0$.

- Neurônio E:

◦ Região de dois pontos fixos naturalmente, em que estímulos externos podem levá-lo de um ponto fixo a outro e vice-versa.

Todos esses comportamentos são encontrados tanto em modelos de Hodgkin-Huxley ou FitzHugh-Nagumo, quanto em experimentos (TASAKI; HAGIWARA, 1957; FITZHUGH, 1960; TROY, 1976, 1978; MORRIS; LECAR, 1981; LLINAS, 1988; TUCKELL, 1988). Cabe citar que também há estudos de ressonância estocástica realizados com este modelo (VEIGA; TRAGTENBERG, 2001), sendo este também um fenômeno estudado em outros modelos de neurônios (LONGTIN, 1993).

Nosso interesse está voltado para a região de neurônios excitáveis, portanto do tipo C, mais especificamente do tipo C1 discutido acima, pois este apresenta comportamento tudo ou nada – definido no final da seção 3.2.1. Isso limita nossa região de interesse no espaço de parâmetros para (KINOCHI; TRAGTENBERG, 1996):

$$\begin{cases} 0.5 < \kappa < 0.8 \\ T < T_{MCP} \\ H \text{ próximo à região de coestabilidade} \end{cases} . \quad (3.23)$$

Comportamentos típicos da região C1 estão esboçados na figura³⁶ 16. Dentre eles, destacamos:

- Oscilações transientes antes dos disparos – figura 16(b);

◦ Fenômeno reportado por Morris e Lecar (1981), mas que seu modelo não explica; Com este modelo, entretanto, é possível

³⁵Neste caso, o ponto multi-crítico é caracterizado pelo encontro de uma linha de transição de primeira ordem com uma linha de transição de segunda ordem.

³⁶As correntes utilizadas como estímulo externo e os parâmetros para as simulações se encontram descritos em sua legenda.

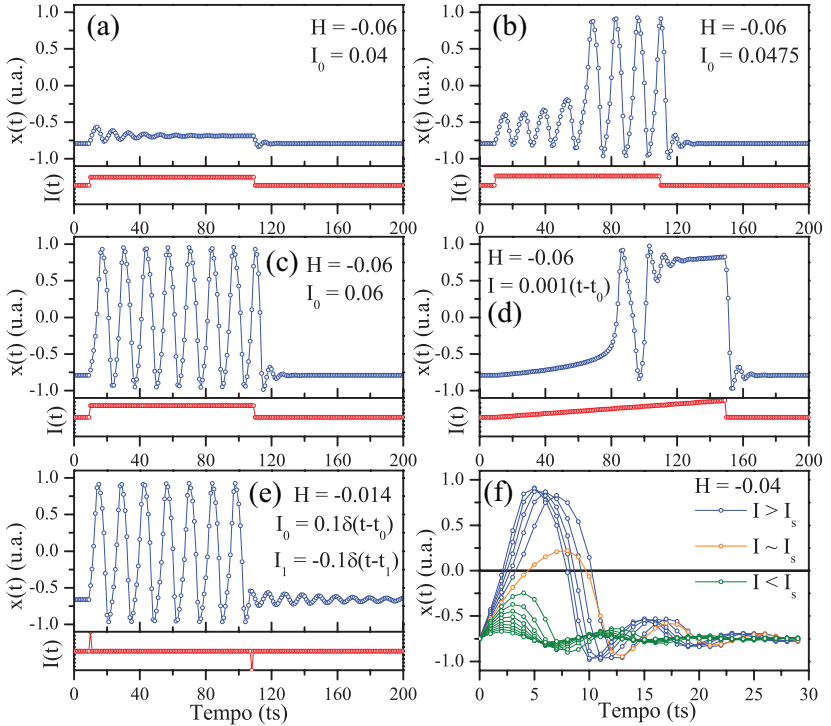


Figura 16. Exemplos do comportamento excitável do tipo C1 para $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$ e H especificado na figura (regime biestável para (e) e ponto fixo para os outros). (a) Estímulo insuficiente para excitar a célula; (b) Estímulo que causa oscilações sublimiares transitentes; (c) Disparos periódicos enquanto há estímulo externo; Nestes casos, $I = I_0$ se $t_0 < t < t_1$, senão $I = 0$. (d) Efeito de bloqueio de nervo, conforme explicado em 3.2.1; (e) Aniquilação de marca-passo através de estímulo externo; (f) Comportamento excitável para pulsos $I = I_0 \delta_{t,t_0}$, em $t_0 = 0$, com $0.04 \leq I_0 \leq 0.18$. Verifica-se o limiar de excitabilidade $I_s \approx 0.13$. Os círculos são os instantes em que o mapa é calculado. As linhas servem de guia para os olhos.

verificar que essas oscilação são devidas ao neurônio estar num regime próximo de uma zona de bi-estabilidade;

- O efeito de bloqueio de nervo – que ocorre também no modelo FN – figura 16(d);

- Conforme explicado anteriormente, uma corrente retira o neurônio da fase quiescente, passa por um transiente de oscilações e satura o potencial de membrana. Neste caso, utilizamos $I = 0.001(t - t_0)$, com $t_0 < t < t_1$, onde t_0 é o instante em que a corrente começa a agir e t_1 em que ela cessa. Nota-se a ocorrência de apenas um disparo durante o aumento da corrente, permanecendo, em seguida, o potencial travado em um valor bem determinado até a corrente parar.
- A aniquilação da atividade de marca-passo – figura 16(e);
 - Um estímulo instantâneo ($I = I_0\delta_{t,t_0}$) leva o neurônio para a atividade oscilatória (ou de marca-passo, situada dentro do bulbo na figura 15); e outro, também instantâneo, $I = I_1\delta_{t,t_1}$, o traz de volta para o estado quiescente, aniquilando, por assim dizer, a atividade oscilatória.
- Disparo devido a um estímulo externo instantâneo – figura 16(f);
 - Conforme visto no modelo FN (figura 10), o neurônio efetua, pelo menos, um disparo devido a um estímulo instantâneo do tipo $I = I_0\delta_{t,t_0}$, desde que $|I_0| > |I_s|$, onde I_s é o limiar de ativação do potencial de membrana. Note, então, que um estímulo instantâneo pode, dependendo da sua intensidade, levar indefinidamente o neurônio para atividades oscilatórias (quando este está numa região bi-estável do diagrama de fases 15), ou pode apenas causar um ou mais disparos (quando o neurônio se encontra inicialmente num estado de ponto fixo). É importante adicionar que estímulos com $I_0 < 0$, com $|I_0| > |I_s^-|$ – onde $0 > I_s^- \neq I_s$ é o limiar de disparos para estímulos negativos – também podem causar disparos no neurônio. Conforme visto em 3.2.1, estes são conhecidos como disparos de rebote³⁷.
- A figura 16(a) mostra um caso em que o estímulo é insuficiente para excitar o neurônio e a figura 16(c) mostra um estímulo que leva o neurônio para dentro do bulbo do diagrama 15, onde há oscilações, mas quando o estímulo cessa, o neurônio volta ao estado quiescente.

Note a diferença da figura 16(c) para a 16(e), pois na 16(e) o neurônio está num regime biestável, enquanto que na situação 16(c), ele está num regime de ponto fixo. Ainda, a diferença entre 16(c) e 16(f) é que nesta, o estímulo é instantâneo e naquela, é constante.

³⁷ *Rebound spikes.*

O mecanismo de excitabilidade do modelo KT é diferente do do modelo FN. Enquanto a excitabilidade do FN se dá por uma trajetória de *canard*³⁸, o modelo KT se excita através de uma bifurcação de Andronov-Hopf subcrítica, pois um ponto fixo repulsor dá lugar a um ciclo-limite³⁹ e a um ponto fixo atrator conforme varia-se I (ou H)⁴⁰.

As *nullclines* do modelo – figura 17, regime C1 – são obtidas com as condições $x(t+1) = x(t) \equiv x$ e $y(t+1) = y(t) \equiv y$ e são dadas por:

$$\begin{aligned} y &= \frac{x + H - T \tanh^{-1}(x)}{\kappa} \\ y &= x \end{aligned} \quad (3.24)$$

Suas formas são extremamente similares às do modelo FN (ver figura

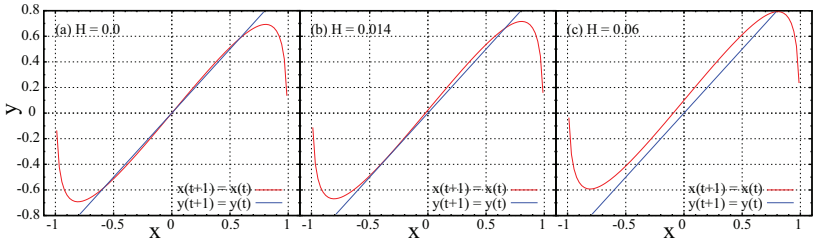


Figura 17. Nullclines do modelo KT para $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$ e H conforme discriminado nos gráficos. Nota-se que as formas das curvas são extremamente similares às de FitzHugh-Nagumo, na figura 9. (a) Dentro do bulbo (figura 15) há três estados de equilíbrio, sendo $x = 0$ um ponto fixo repulsor e os outros dois são ciclos-limite; (b) Há apenas um ciclo-limite e um ponto fixo atrator, região entre as curvas preta e vermelha da figura 15; (c) Fora do bulbo (figura 15) há apenas um ponto fixo atrator.

9), sendo uma com forma de "N" e outra linear. A diferença é que alguns cruzamentos das *nullclines* do KT correspondem a ciclos-limite, não a pontos fixos. Por exemplo, os cruzamentos próximos de $x = y = \pm 0.5$, na figura 17(a), correspondem a oscilações rápidas (região

³⁸Conforme explicado na seção 3.2.1.

³⁹Ciclo-limite é uma órbita no espaço de fase estável ou instável, correspondendo a uma das soluções de equilíbrio do sistema. Pode possuir um foco atrator ou repulsor.

⁴⁰Para mais informações sobre a bifurcação de Andronov-Hopf, ver Kuznetsov (2006).

de parâmetros do interior do bulbo da figura 15). Nessa mesma figura, o ponto $x = y = 0$ corresponde a um ponto fixo repulsor.

Ao aumentar H (ou mantê-lo fixo, efetuando um estímulo externo I), um dos ciclos limites some junto com o ponto repulsor – figura 17(b) – dando lugar a um ponto fixo atrator e outro ciclo limite (região de biestabilidade). Se aumentarmos H (ou I) ainda mais, o neurônio sai do bulbo e vai para a região onde só há um ponto fixo – figura 17(c).

Entender este mecanismo através da bifurcação de Andronov-Hopf é fundamental para esclarecer a geração de *bursts* que será estudado na próxima seção, 3.2.5, bem como para classificar o modelo KTz de acordo com a classificação de Hodgkin (vista na seção 3.2.3).

3.2.5 O Mapa Kinouchi-Tragtenberg Estendido (KTz)

O modelo KTz é uma extensão do modelo KT que exhibe *bursts* de maneira similar ao modelo HR, discutido na seção 3.2.2. Foi sugerido por Kinouchi e Tragtenberg (1996) e estudado por Kuva et al. (2001) e por Copelli, Tragtenberg e Kinouchi (2004). Nestes trabalhos, são apresentados diagramas de fases detalhados deste modelo.

Partindo-se das equações 3.22, assume-se $H \equiv z(t)$, já que H é um parâmetro conveniente para estudar a bifurcação entre os estados de ponto fixo e oscilatório, conforme visto na seção anterior. Ainda, já temos os diagramas de fase para o parâmetro escolhido, facilitando a análise do que acontece conforme z varia no tempo. A variável z deve ser de dinâmica lenta, carregando o neurônio para dentro e para fora do bulbo dado no diagrama de fases da figura 15, perpendicularmente ao eixo T . Assim, Kinouchi e Tragtenberg se inspiraram no modelo HR (ver eq. 3.16) para propor a seguinte equação para $z(t)$:

$$\begin{aligned} x(t+1) &= \tanh\left(\frac{x(t) - \kappa y(t) + z(t) + I}{T}\right) \\ y(t+1) &= x(t) \\ z(t+1) &= (1 - \delta)z(t) - \lambda(x(t) - x_R) \end{aligned}, \quad (3.25)$$

onde são introduzidos os parâmetros δ (para controlar o período refratário), λ (para controlar o amortecimento das oscilações) e x_R (para controlar a dinâmica de entrada e saída no bulbo do diagrama da figura 15, ou os *bursts* por assim dizer). O papel deles está ilustrado nas figuras 18, 19 e 20.

Do ponto de vista biofísico, os parâmetros λ e δ , em 3.25, referem-

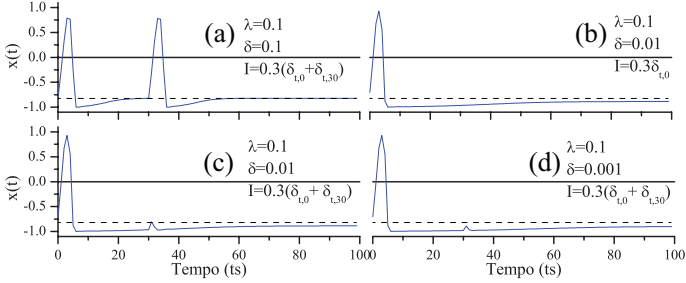


Figura 18. Período refratário. Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $x_R = -0.9$, $\lambda = 0.1$. δ e I conforme na figura. Note que para $\delta = 0.1$ (a), a recuperação é extremamente rápida, permitindo o disparo no segundo estímulo, enquanto que para δ menores, a recuperação torna-se mais lenta, inibindo o segundo estímulo em (c) e em (d).

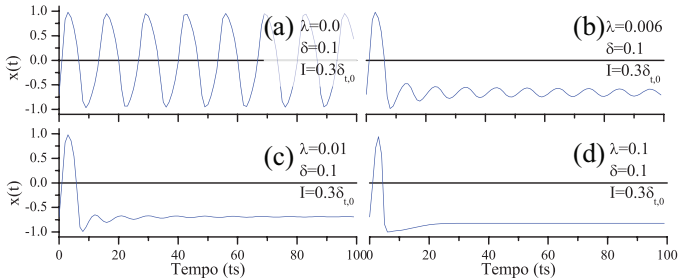


Figura 19. Amortecimento das oscilações. Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $x_R = -0.9$, $\delta = 0.1$. λ e I conforme na figura. Note que $\lambda = 0$ é um regime de disparos rápidos e $\lambda = 0.1$ é um regime superamortecido.

se a um fluxo de entrada e saída de íons da corrente $z(t)$, respectivamente. No caso em que $\lambda = \delta = 0 \Rightarrow z(t) = H = \text{constante}$, recupera-se o modelo KT (eq. 3.22).

Conforme discute-se em Copelli, Tragtenberg e Kinouchi (2004), o limite $\lambda = \delta \approx 0$ equivale a uma aproximação adiabática, ou quase-estática, pois $z(t)$ varia muito lentamente. Neste caso, consegue-se uma forma analítica para a curva de x_R em função de T , a qual encontra-se esboçada embaixo dos círculos vazados no diagrama de fases da figura 21. Os pontos com círculos correspondem a simulações com

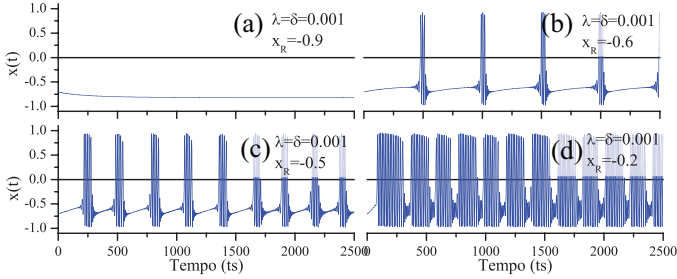


Figura 20. Geração de *bursts*. Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = 0.001$, $\lambda = 0.001$, $I = 0$. x_R conforme na figura. Note que diminuindo $|x_R|$, aumentamos a duração dos *bursts*, diminuindo o intervalo entre *bursts*. Note que os *bursts* são caóticos.

$\lambda = \delta = 0.001$ (KUYVA et al., 2001). Verifica-se regiões onde há pontos fixos estáveis, disparos lentos ou rápidos, *bursts* e disparos cardíacos⁴¹. Esses comportamentos estão ilustrados na figura 22.

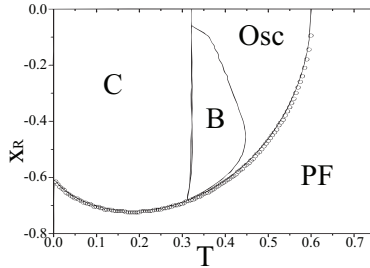


Figura 21. Diagrama de fases do modelo KTz. Parâmetros fixos: $\kappa = 0.6$, $\delta = \lambda = 0.001$. As letras significam: B = *burst*, Osc = oscilatório (disparos lentos ou rápidos), PF = ponto fixo e C = disparos cardíacos. Os pontos marcados com círculos vazios são provenientes de simulações para esses valores de δ e λ e a curva cheia sob eles é a aproximação adiabática dada por Copelli, Tragtenberg e Kinouchi (2004).

É importante notar que os modelos KT e KTz são dados por

⁴¹Disparos cardíacos são uma forma peculiar de disparos, em que o potencial de ação forma um platô antes de retornar ao estado quiescente (figura 22(g)). Comportamento típico de neurônios que controlam os batimentos cardíacos.

tangentes hiperbólicas – funções contínuas e limitadas, com imagem $(-1; +1)$. Portanto, além de todas as vantagens provenientes do uso de mapas destacadas no início deste capítulo, a solução das equações está sempre limitada nesse mesmo intervalo. Ainda, o modelo KTz, por englobar o KT, também apresenta todos os comportamentos deste e toda a análise feita na seção anterior é válida para o subsistema rápido do KTz⁴².

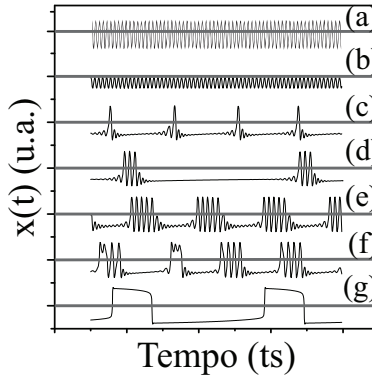


Figura 22. Comportamentos do mapa KTz para $\kappa = 0.6$. Quando não especificado, $T = 0.35$ e $\delta = \lambda = 0.001$. (a) disparos rápidos ($x_R = -0.2, T = 0.45$); (b) oscilações sublimiáres ($x_R = -0.5, T = 0.45$); (c) disparos lentos ou regulares ($x_R = -0.62, \delta = \lambda = 0.003$); (d) e (e) *bursts* lentos ($x_R = -0.6$) e rápidos ($x_R = -0.45$), respectivamente; (f) comportamento caótico ($x_R = -0.4, T = 0.322$); (g) disparos cardíacos ($x_R = -0.5, T = 0.25$).

Podemos encontrar regimes em que o comportamento excitável do KTz é de Classe⁴³ 1 ou 2. Em particular, escolhemos, para levar a pesquisa adiante, um regime em que o período refratário é consideravelmente maior do que o tempo que dura um potencial de ação⁴⁴. Este regime é excitável de Classe 1, i.e., a resposta do neurônio é sensível à corrente de entrada, diferentemente do mapa de Rulkov (figura 14). Uma simulação de rampa de corrente foi feita para o KTz e seus resultados estão na figura 23. Esse tipo de bifurcação pode ocorrer, por

⁴²Subsistema rápido é o definido apenas pelas variáveis x e y , mantendo-se $z \equiv H$ constante.

⁴³Na classificação de Hodgkin. Ver seção 3.2.3.

⁴⁴No próximo capítulo, justificaremos esta escolha

exemplo, em neurônios piramidais excitatórios corticais.

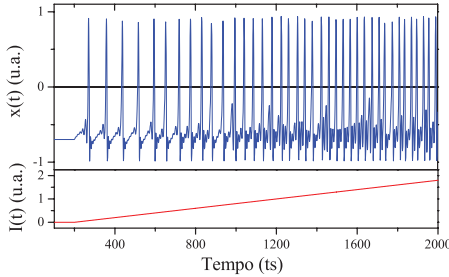


Figura 23. Resposta do mapa KTz para uma rampa de corrente injetada do tipo $I(t) = 0.001(t - 200)$, com $200 \leq t \leq 2000$. Parâmetros $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = 0.001$, $\lambda = 0.008$ e $xR = -0.7$ e condições iniciais no ponto fixo. Veja que o ISI diminui conforme a corrente aumenta.

Apesar dos *bursts* serem gerados por bifurcação de Andronov-Hopf (o que faz o modelo KT ser excitável de Classe 2), há regimes em que os disparos do KTz são gerados por bifurcação sela-nó em ciclo invariante⁴⁵, o que torna este um modelo também de Classe 1.

Em suma, o modelo KTz, além das vantagens citadas ao longo do texto, mostra-se bastante completo, capturando comportamentos de diversos tipos de neurônios reais com um número reduzido de parâmetros, o que facilita seu estudo – basta comparar com Hindmarsh-Rose, eq. 3.16, por exemplo. Por outro lado, o mapa 3.25 que define este modelo é dado por funções contínuas e sem singularidades, não sendo definido por partes como o mapa de Rulkov (eqs. 3.17 e 3.18), o que melhora seu desempenho computacional (pois não requer condicionais⁴⁶ no programa). Ainda, vários diagramas de fase detalhados estão presentes em Tragtenberg (1993), Tragtenberg e Yokoi (1995), Kinouchi e Tragtenberg (1996), Kuva et al. (2001) e Copelli, Tragtenberg e Kinouchi (2004).

Por completeza, podemos definir transformações de variáveis entre o modelo KTz e o modelo HH. Kuva et al. (2001) definem $0.1 \text{ ms} = 1 \text{ ts}$ para que um disparo que dura 10 ts no modelo KTz, dure em torno de 1 ms na nova escala temporal. Usando esta escala de tempo,

⁴⁵Na bifurcação sela-nó em ciclo invariante também ocorre a aniquilação de um ponto fixo estável e um instável, porém ambos estão localizados sobre um mesmo ciclo estável, de período finito. Ver mais em Izhikevich (2007).

⁴⁶Em programação, estruturas condicionais são estruturas que possibilitam o programa escolher entre um ou outro comportamento definidos.

podemos reescalar as variáveis do modelo KTz a fim de compará-las com as do modelo HH.

Determinamos os limiares de corrente positivos (I_s^+ – corrente que gera um disparo) e negativos (I_s^- – corrente que gera um disparo de rebote) para cada um dos modelos. O estímulo constante durou 1 ms (tanto para o HH, quanto para o KTz, na escala de tempo adotada). Determinamos, também, o potencial de repouso (ponto fixo) e o valor do potencial no pico do disparo. Tendo dois valores de referência para cada variável de interesse (corrente de estímulo e potencial de membrana), podemos definir uma transformação linear de escala dessas variáveis entre os dois modelos.

Para esta comparação, escolhemos, para o modelo HH, os parâmetros⁴⁷ $\bar{g}_{Na} = 120 \mu\text{S}$, $[Na^+]_{in} = 50 \text{ mM}$, $[Na^+]_{out} = 440 \text{ mM}$ (resultando em um potencial de Nernst – equação 3.6 – de $E_{Na} = 52.4 \text{ mV}$); $\bar{g}_K = 36 \mu\text{S}$, $[K^+]_{in} = 400 \text{ mM}$, $[K^+]_{out} = 20 \text{ mM}$ ($E_K = -72.1 \text{ mV}$). O canal de vazamento (ou canal passivo) foi constituído por Na^+ , K^+ e íon cloro Cl^- . Seus parâmetros são⁴⁸: $\bar{g}_{Na,L} = 0.0265 \mu\text{S}$, $\bar{g}_{K,L} = 0.0700 \mu\text{S}$ e $\bar{g}_{Cl,L} = 0.1000 \mu\text{S}$, com $[Cl^-]_{in} = 52 \text{ mM}$ e $[Cl^-]_{out} = 560 \text{ mM}$ ($E_{Cl} = -57.2 \text{ mV}$). Os expoentes das variáveis dinâmicas m , h e n das condutâncias dos canais iônicos (equação 3.9) são $\mu_{Na} = 3$, $\nu_{Na} = 1$, $\mu_K = 4$ e $\nu_K = 0$. As funções α e β (equação 3.10) são:

$$\begin{cases} \alpha_m(V) = \frac{0.1 * (V + 40)}{1 - \exp[-0.1(V + 40)]} \\ \beta_m(V) = 4.0 \exp[-0.056(V + 65)] \end{cases}, \quad (3.26)$$

$$\begin{cases} \alpha_h(V) = 0.07 \exp[-0.05(V + 65)] \\ \beta_h(V) = \frac{1.0}{1 + \exp[-0.1(V + 35)]} \end{cases}, \quad (3.27)$$

$$\begin{cases} \alpha_n(V) = \frac{0.01 * (V + 55)}{1 - \exp[-0.1(V + 55)]} \\ \beta_n(V) = 0.125 \exp[-0.013(V + 65)] \end{cases}. \quad (3.28)$$

E, para o modelo KTz, $K = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = 0.001$, $\lambda = 0.008$ e $x_R = -0.7$.

Os limiares⁴⁹ para o modelo HH são $I_{s,H}^+ = 3.7161 \text{ nA}$ e $I_{s,H}^- = -6.6159 \text{ nA}$, enquanto que para o modelo KTz são $I_{s,K}^+ = 0.022560 \text{ e}$

⁴⁷Os parâmetros do modelo HH foram retirados da simulação, em MATLAB, feita por Touretzky et al. (2012). Ver a seção 3.1.1 para conferir as equações.

⁴⁸O potencial de Nernst para K^+ e Na^+ já foi dado.

⁴⁹Todos os limiares foram determinados computacionalmente.

$I_{s,K}^- = -0.065501$. O potencial de repouso para o modelo HH é $V_H^* = -62.72$ mV e o potencial no pico do seu disparo é $V_H^+ = 32.65$ mV. Para o modelo KTz, esses valores são⁵⁰ $V_K^* = -0.6971564118917724$, para o potencial de repouso (ponto fixo), e $V_K^+ = 0.777338636932798$ para o potencial no pico do disparo.

Assim, podemos definir uma transformação linear $\phi_I(I_K)$ que leva uma corrente do modelo KTz, I_K , numa corrente do modelo HH, I_H , e uma transformação linear $\phi_V(x)$ que leva o potencial de membrana do modelo KTz, x , no potencial de membrana do modelo HH, V :

$$\begin{aligned} I_H &\equiv \phi_I(I_K) = a_1 I_K + b_1 \\ V &\equiv \phi_V(x) = a_2 x + b_2 \end{aligned} \quad (3.29)$$

Os parâmetros a_1 , b_1 , a_2 e b_2 foram determinados⁵¹:

$$\left\{ \begin{aligned} a_1 &= \frac{I_{s,H}^- - I_{s,H}^+}{I_{s,K}^- - I_{s,K}^+} \approx 117.3\bar{2}7761438094 \text{ [nA]} \\ b_1 &= I_{s,H}^+ - I_{s,K}^+ \left(\frac{I_{s,H}^- - I_{s,H}^+}{I_{s,K}^- - I_{s,K}^+} \right) \approx 1.069\bar{1}857019566 \text{ [nA]} \end{aligned} \right. \quad (3.30)$$

e

$$\left\{ \begin{aligned} a_2 &= \frac{V_H^* - V_H^+}{V_K^* - V_K^+} \approx 64.6\bar{7}97695 \text{ [mV]} \\ b_2 &= V_H^+ - V_K^+ \left(\frac{V_H^* - V_H^+}{V_K^* - V_K^+} \right) \approx -17.6\bar{2}80839 \text{ [mV]} \end{aligned} \right. \quad (3.31)$$

Kuva et al. (2001) propuseram um Mapa de Sinapses Químicas (do inglês, CSM), o qual possibilita a conexão de neurônios KTz em redes, objeto de estudo do próximo capítulo.

⁵⁰Os valores dos potenciais para o modelo KTz são calculados com dupla precisão, portanto todos os algarismos são significativos.

⁵¹A barra sobre o algarismo indica o algarismo significativo (PIACENTINI, 2005).

4 REDES DE NEURÔNIOS KTZ

No capítulo anterior, estudamos modelos para sistemas excitáveis, como o KTz. Estudaremos, neste capítulo, redes em que esses neurônios (KTz) encontram-se conectados, interagindo entre si através de sinapses. Redes são estruturas formadas por elementos e conexões entre elementos. Podemos definir redes sociais (onde os elementos são as pessoas e as conexões estão ativas se as pessoas se conhecem), redes de neurônios (onde os elementos são os neurônios e as conexões, as sinapses), redes de palavras, redes de proteínas, etc. A organização espacial da rede é que define as suas propriedades, conforme enfatizam Albert e Barabási (2002). Podemos definir o número de coordenação da rede como sendo a quantidade de primeiros vizinhos de cada elemento.

As redes podem ter diferentes topologias, entre elas: livres de escala, aleatórias, de mundo pequeno, regulares¹, de campo médio², etc. Em particular, os três primeiros tipos listados são conhecidos como *redes complexas*, pois seu número de coordenação não é fixo, mas segue uma distribuição estatística, ao contrário das redes regulares³.

Realizamos simulações com neurônios KTz em redes regulares e redes complexas, conectados por sinapses homogêneas ou com ruído em alguns regimes de parâmetros. Consideramos a *amostragem* e a *subamostragem* das redes⁴. Buscamos a existência de um estado criticamente auto-organizado nestas redes, lembrando que o modelo KTz, apesar de ser formal, apresenta-se como um sistema dinâmico completo e com comportamentos completamente similares aos observados em neurônios biológicos, conforme vimos na seção 3.2.5.

Também lembramos que o estado de SOC foi estudado recentemente numa rede de campo médio com neurônios integra-dispara por Levina, Herrmann e Geisel (2007). Porém, neurônios integra-dispara são idealizações de neurônios reais que não mantêm o comportamento dinâmico destes de maneira plena, diferentemente de mapas (IBARZ;

¹Redes cujo número de coordenação é o mesmo para todos os elementos.

²Rede de campo médio \rightarrow modelo J/N é equivalente à aproximação de campo médio (STANLEY, 1971, p.91).

³Ver a seção 4.3 e a revisão de Albert e Barabási (2002) para mais detalhes sobre redes complexas e suas aplicações. Sobre redes regulares, entraremos em mais detalhes na seção 4.2.

⁴*Amostragem* é o caso em que consideramos o comportamento de todos os elementos da rede para construir as distribuições estatísticas convenientes. Portanto, *subamostragem* é o caso em que consideramos o comportamento de apenas uma dada porcentagem de elementos da rede. Ver mais na seção 4.5.

CASADO; SANJUÁN, 2011). Ainda, comparações entre modelos de SOC subamostrados com dados medidos *in vivo* em macacos através de *Local Field Potentials* (LFP)⁵ foram feitos por Priesemann, Munk e Wibral (2009). Ribeiro et al. (2010) compararam um autômato celular crítico subamostrado com dados de 14 ratos vivos e se comportando livremente (medidas também realizadas por LFP).

Acreditamos que nosso trabalho traz resultados inovadores sobre o desenvolvimento de um estado crítico numa rede de neurônios e sobre a amostragem dos dados, pois, ao contrário de Priesemann, Munk e Wibral, Ribeiro et al. e Levina, Herrmann e Geisel, utilizamos neurônios mais realistas, além de termos utilizado o ruído nas sinapses como o mecanismo gerador de avalanches críticas, o que ainda não foi explorado na literatura.

Na seção seguinte, descreveremos as sinapses (ou interações) que utilizamos para conectar (ou relacionar) os neurônios KTz, possibilitando esses estudos. Posteriormente, apresentaremos as estruturas das redes nas quais conectamos os neurônios e as simulações realizadas, evidenciando e discutindo nossos resultados – seções 4.2, 4.3 e 4.5.

4.1 SINAPSES

O sinal elétrico que viaja através de um potencial de ação na membrana de um neurônio é transmitido para outras células através de sinapses. Elas ocorrem entre os terminais do axônio do neurônio *pré-sináptico* e os dendritos do neurônio *pós-sináptico*⁶ (ambas as estruturas estão ilustradas na figura 3 para um mesmo neurônio).

Há dois tipos de sinapses: elétricas (*gap junctions*) e químicas (KEENER; SNEYD, 1998). A elétrica envolve a troca de íons, e algumas moléculas pequenas, através de canais que conectam as membranas dos neurônios pré e pós-sinápticos diretamente (Ibid., p.236–) – figura 24. Uma das suas principais características é que ela é extremamente rápida: o neurônio pós-sináptico logo responde ao estímulo proveniente do pré-sináptico, pois ambos estão muito próximos um do outro (uma distância de, aproximadamente, 4 nm).

A sinapse química se dá através da troca de proteínas específicas,

⁵ *Local Field Potential* é o nome de uma técnica experimental que mede as correntes iônicas exatamente na região onde o eletrodo é colocado, possibilitando a reconstrução da atividade individual dos neurônios ao redor dos eletrodos. Ver mais em Wikipedia (2011).

⁶ O neurônio é *pré-sináptico* quando gera a sinapse. O neurônio é *pós-sináptico* quando recebe a sinapse.

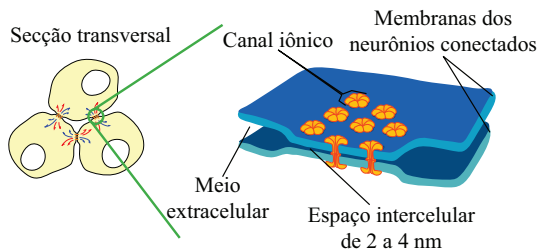


Figura 24. Seção transversal e detalhe das chamadas *gap junctions*, ou sinapses elétricas. Os canais (em laranja) ligam diretamente, através das membranas, o interior dos dois neurônios conectados. Eles são hidrofílicos e podem, ou não, permitir a passagem de íons e/ou pequenas moléculas. Fonte: http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Gap_cell_junction_keys.svg

conhecidas como *neurotransmissores*⁷, presentes nos terminais dos axônios dos neurônios. Essas proteínas são liberadas na fenda sináptica⁸ (que tem, aproximadamente, entre 25 nm e 40 nm) quando o potencial de ação atinge os terminais dos axônios, e capturadas por *neuroreceptores*⁹ presentes nos dendritos do neurônio pós-sináptico (Ibid., p.217-). Ver esquema na figura 25.

Os canais de cálcio permitem o fluxo de íons Ca^{2+} para dentro da membrana, ativando as vesículas que contêm os neurotransmissores. Após a liberação na fenda sináptica, a captação pelos neuroreceptores e a efetivação da sinapse, os neurotransmissores se soltam dos receptores e retornam para dentro do neurônio pré-sináptico através das bombas de recaptação, possibilitando uma nova sinapse. Ocorre perda de alguns neurotransmissores nesse processo. Os neuroreceptores que capturaram neurotransmissores, por sua vez, excitam a membrana do neurônio pós-sináptico, gerando neste um novo potencial de ação. Por ser biofisicamente mais complexo, todo esse processo é muito mais lento que a sinapse elétrica. Veremos adiante, neste capítulo, que o tempo de duração do processo de transmissão da sinapse é uma propriedade

⁷ *Neurotransmissores* são proteínas alojadas em vesículas nos terminais dos axônios dos neurônios.

⁸ Espaço entre um terminal de um axônio do neurônio pré-sináptico e um dendrito do neurônio pós-sináptico, através do qual viajam os neurotransmissores.

⁹ *Neuroreceptores* são proteínas similares aos canais iônicos, mas sendo responsáveis por captar neurotransmissores. Cada neurotransmissor se encaixa em apenas um neuroreceptor.

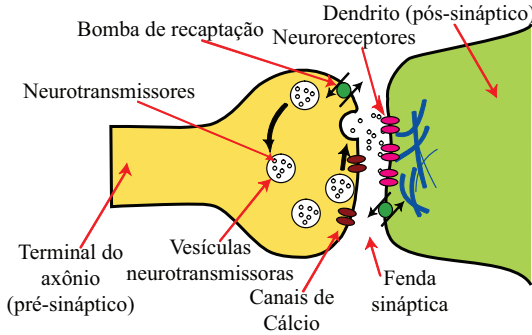


Figura 25. Ilustração de uma sinapse química. O terminal do axônio do neurônio pré-sináptico não encosta o dendrito do neurônio pós-sináptico. A fenda sináptica possui, aproximadamente, 40 nm. Fonte: http://en.wikipedia.org/wiki/File:Synapse_Illustration_unlabeled.svg

importante para a ocorrência de um estado crítico, pois as sinapses não podem ser muito lentas (quando comparadas com o período refratário dos neurônios que conectam).

As sinapses são modeladas através da corrente elétrica gerada na membrana do neurônio pós-sináptico devida a interação com o neurônio pré-sináptico. Sinapses elétricas são, geralmente, dadas apenas pela lei de Ohm – da mesma maneira que fizemos com as correntes elétricas na seção 3.1.1 – assumindo a forma¹⁰:

$$f_{ij}(t) = J_{ij} (V_i(t) - V_j(t)) , \quad (4.1)$$

onde f_{ij} é a corrente na membrana da célula i (pós-sináptica) resultante da sinapse iniciada pela célula vizinha j (pré-sináptica), J_{ij} é a condutância total associada à sinapse $j \rightarrow i$ – i.e., a constante de acoplamento – e V_i e V_j são os potenciais elétricos das membranas dos neurônios i e j . Portanto, a corrente resultante da sinapse elétrica depende apenas da diferença de potencial entre as duas células (outro fator que torna este tipo de sinapse mais rápida que as químicas).

Para introduzir a corrente sináptica, $f_{ij}(t)$, num dos modelos de neurônio estudados no capítulo anterior, basta assumir o parâmetro

¹⁰Ver a revisão de Connors e Long (2004, p.405) e suas referências.

$I_i \equiv I_i(t)$, com $I_i(t)$ dado por¹¹:

$$I_i(t) = I_e(t) + Y_i(t) , \quad (4.2)$$

com

$$Y_i(t) = \sum_j f_{ij}(t) , \quad (4.3)$$

onde $I_e(t)$ é um estímulo externo – que pode, ou não, depender de t – e $Y_i(t)$ é a soma das correntes sinápticas geradas pela interação com todos os vizinhos¹², j , de i , seja ela gerada através de uma sinapse elétrica, como em 4.1, ou química, como veremos a frente.

As correntes elétricas geradas em decorrência de uma sinapse química são, em geral, representadas pela função alfa ou pela dupla exponencial – eq. 4.4, abaixo (KEENER; SNEYD, 1998, p.217):

$$\begin{aligned} \alpha(t) &= Ct \exp(-t/\tau) \\ \text{ou} & \\ \beta(t) &= C_1 \exp(-t/\tau_1) - C_2 \exp(-t/\tau_2) \end{aligned} , \quad (4.4)$$

com C , C_1 , C_2 , τ , τ_1 e τ_2 constantes ajustadas por experimentos.

A seguir, descreveremos os três tipos de sinapse que utilizamos neste trabalho. Todas são químicas, baseadas no Mapa de Sinapse Química proposto por Kuva et al. (2001) – uma boa aproximação das funções dadas em 4.4 – principalmente porque é possível controlar o tempo de ação dessas sinapses (diferentemente das elétricas) e porque podemos ajustá-las como *inibitórias* ou *excitatórias*¹³.

4.1.1 O Mapa de Sinapse Química (CSM)

Sinapses químicas são as sinapses mais comumente encontradas no sistema nervoso, desde o periférico, até o central. Este é o primeiro mapa proposto para descrever sinapses e tem o intuito de aco- plar neurônios descritos por mapas em redes. Tendo em mente que o modelo deve reproduzir o comportamento das equações 4.4, Kuva et al.

¹¹Desta parte em diante, as variáveis de interesse estarão identificadas por um índice, i ou j , para indicar que correspondem a i -ésima (j -ésima) célula de uma rede. Por exemplo, em G_{ij} , i é o índice correspondente ao neurônio que recebe a sinapse (pós-sináptico) e j corresponde ao neurônio pré-sináptico.

¹²Como não definimos uma topologia para a rede, não convém especificar sobre quais elementos da rede será a soma.

¹³Uma sinapse é excitatória quando ela tende a aumentar o potencial de membrana da célula pós-sináptica e inibitória quando tende a diminuir o mesmo.

(2001) propuseram:

$$\begin{aligned} f_{ij}(t+1) &= \left(1 - \frac{1}{\tau_f}\right) f_{ij}(t) + g_{ij}(t) \\ g_{ij}(t+1) &= \left(1 - \frac{1}{\tau_g}\right) g_{ij}(t) + J_{ij}\Theta(x_j(t)) \end{aligned} \quad , \quad (4.5)$$

onde τ_f e τ_g são as constantes de tempo das funções f e g , respectivamente, J_{ij} é a constante de acoplamento e $\Theta(x)$ é a função degrau¹⁴. A condição inicial (CI) é sempre $f_{ij}(0) = g_{ij}(0) = 0 \forall i, j$. Assim, quando $x_j(t) > 0$, a sinapse está ativa, pois $\Theta(x_j(t)) > 0$ e as variáveis f e g crescem em módulo. O sinal de f é o mesmo sinal de J_{ij} . Para um tempo suficientemente grande, da ordem de τ_f , a variável f começa a decair, tornando a ser zero e terminando a sinapse¹⁵. Comparando as equações 4.5 e 4.1, nota-se que a sinapse química é muito mais lenta do que a elétrica, justamente porque a química envolve crescimentos e decaimentos exponenciais.

A única motivação apresentada por Kuva et al. (2001) é: se $\tau_f = \tau_g$, $f(t)$ tem a forma da função $\alpha(t)$ em 4.4, senão, tem a forma de $\beta(t)$. Para termos uma idéia da origem desse mapa e das condições perante as quais ele é uma aproximação válida para representar as funções em 4.4, tomamos as seguintes equações diferenciais¹⁶:

$$\begin{aligned} \frac{df}{dt} &= -\frac{1}{\tau_f}f + g \\ \frac{dg}{dt} &= -\frac{1}{\tau_g}g + J\Theta(x) \end{aligned} \quad , \quad (4.6)$$

A solução geral analítica para a eq. 4.6 deve ser dividida em dois casos:

- **caso 1:** $\tau_f \neq \tau_g$:

$$\begin{cases} f(t) = \left(c_1 + \frac{c_2\tau_f\tau_g}{\tau_f - \tau_g}\right) e^{-t/\tau_f} - \frac{c_2\tau_f\tau_g}{\tau_f - \tau_g} e^{-t/\tau_g} + J\Theta(x) \tau_f\tau_g \\ g(t) = c_2 e^{-t/\tau_g} + J\Theta(x) \tau_g \end{cases} \quad , \quad (4.7)$$

¹⁴Definimos a função degrau, ou função de Heaviside, como $\Theta(x) = 0$, se $x < 0$, e $\Theta(x) = 1$ caso contrário.

¹⁵Com *terminar a sinapse* queremos dizer que ela parou, momentaneamente, de atuar no neurônio pós-sináptico, pois não há atividade no neurônio pré-sináptico. Porém, o acoplamento sináptico entre ambos os neurônios está sempre presente no nosso modelo.

¹⁶Omitiremos os índices dos neurônios pré e pós-sinápticos na dedução que segue.

e temos $f(t) = \beta(t)$, com $\beta(t)$ dado na equação 4.4, se $\tau_f = \tau_1$, $\tau_g = \tau_2$, $C_1 = c_1 + c_2\tau_f\tau_g / (\tau_f - \tau_g)$ e $C_2 = c_2\tau_f\tau_g / (\tau_f - \tau_g)$.

- **caso 2:** $\tau_f = \tau_g \equiv \tau$:

$$\begin{cases} f(t) = (c_1 + c_2t)e^{-t/\tau} + J\Theta(x)\tau^2 \\ g(t) = c_2e^{-t/\tau} + J\Theta(x)\tau \end{cases}, \quad (4.8)$$

e temos $f(t) = \alpha(t)$, com $\alpha(t)$ dado na equação 4.4, se $C = c_2$ e $c_1 = 0$.

Portanto, esse conjunto de equações diferenciais representa decaimentos exponenciais nas funções f e g , com tempos característicos τ_f e τ_g , respectivamente.

Por outro lado, ao resolver a eq. 4.6 computacionalmente, podemos abrir o lado esquerdo desta equação através da definição de derivada num intervalo de tempo Δt finito¹⁷:

$$\begin{aligned} \frac{f(t + \Delta t) - f(t)}{\Delta t} &= -\frac{1}{\tau_f}f(t) + g(t) \\ \frac{g(t + \Delta t) - g(t)}{\Delta t} &= -\frac{1}{\tau_g}g(t) + J\Theta(x(t)) \end{aligned}. \quad (4.9)$$

Reorganizando os termos em 4.9:

$$\begin{aligned} f(t + \Delta t) &= \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau_f}\right) f(t) + \Delta t g(t) \\ g(t + \Delta t) &= \left(1 - \frac{\Delta t}{\tau_g}\right) g(t) + \Delta t J\Theta(x(t)) \end{aligned}. \quad (4.10)$$

Resta ajustar $\Delta t = 1$, igualando a eq. 4.10 à eq. 4.5.

Para que o método empregado para resolver as equações 4.6 seja válido (tenha uma boa precisão), temos que ter $\tau_{f,g} > \Delta t = 1$, pois assim, a variação das exponenciais é mais lenta do que a precisão utilizada na integração numérica. Para $\tau_{f,g} < 1$, o mapa definido por 4.5 não é uma boa aproximação e para $\tau_{f,g} = 1$, o mapa ainda é válido, pois apresenta formas típicas de correntes sinápticas, porém não é completamente fiel às equações 4.4.

Para ilustrar o acoplamento sináptico entre duas células, i e j , esboçamos a figura 26. Nesta, as setas partem do neurônio pré-sináptico e apontam para o pós-sináptico. Portanto, esse esquema significa que

¹⁷Método conhecido como Método de Euler para resolver equações diferenciais (RUGGIERO; LOPES, 1988).

há dendritos de i que recebem um sinal dos terminais dos axônios de j (expresso por f_{ij}), bem como dendritos de j que recebem um sinal dos terminais dos axônios de i (expresso por f_{ji}).

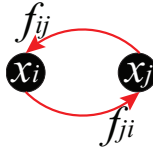


Figura 26. Esquema do acoplamento sináptico entre duas células, i e j . A seta parte do neurônio pré-sináptico e aponta para o pós-sináptico.

Omitindo as variáveis y e z dos neurônios i e j , pois elas não entram no acoplamento, podemos escrever as equações para este modelo simples ($x(t)$ é dado por 3.25 e $I(t)$ por 4.2):

$$\begin{aligned} x_i(t+1) &= \tanh\left(\frac{x_i(t) - \kappa y_i(t) + z_i(t) + I_i(t)}{T}\right) \\ I_i(t+1) &= Y_i(t) \\ x_j(t+1) &= \tanh\left(\frac{x_j(t) - \kappa y_j(t) + z_j(t) + I_j(t)}{T}\right) \\ I_j(t+1) &= I_e(t) + Y_j(t) \end{aligned} \quad (4.11)$$

Para sinapse química do tipo CSM, $f_{ij}(t)$ assume a forma dada em 4.5 na soma das correntes sinápticas em $Y_i(t) = \sum_j f_{ij}(t)$. $Y_j(t)$ é $Y_i(t)$, apenas permutando seus índices. A soma, para a rede de dois neurônios, tem apenas uma parcela, pois só há uma sinapse de entrada.

O estímulo externo é utilizado somente para iniciar a atividade em um dos neurônios (num regime de parâmetros em que as células são excitáveis e com condições iniciais tais que ambas comecem quiescentes), por isso somamos ele apenas em j , tendo a forma:

$$I_e(t) = I_0 \delta_{t,t_0}, \quad (4.12)$$

onde δ_{t,t_0} é o delta de Kronecker, t_0 é o instante em que o estímulo ocorre e I_0 é a intensidade do mesmo¹⁸.

¹⁸O caso aqui exemplificado pode ser facilmente estendido para uma rede com mais neurônios e mais sinapses, pois a única diferença será que a soma na equação 4.3 de cada neurônio terá mais termos. O estímulo externo, por sua vez, poderá assumir outras formas, além da 4.12, podendo ser aplicado em qualquer neurônio da rede.

A intensidade das sinapses é dada pelo parâmetro J_{ij} . Conforme este assume diferentes valores, teremos diferentes dinâmicas na rede. Portanto, faz-se necessário analisar três casos distintos a seguir.

4.1.1.1 Mapa de Sinapse Química Homogêneo

Definimos o caso homogêneo para¹⁹:

$$J_{ij} = J = \text{constante} \quad \forall i, j . \quad (4.13)$$

Assim, 4.5 se reduz a:

$$\begin{aligned} f_{ij}(t+1) &= \left(1 - \frac{1}{\tau_f}\right) f_{ij}(t) + g_{ij}(t) \\ g_{ij}(t+1) &= \left(1 - \frac{1}{\tau_g}\right) g_{ij}(t) + J\Theta(x_j(t)) \end{aligned} , \quad (4.14)$$

tornando todos os neurônios sujeitos ao mesmo acoplamento com seus vizinhos.

No regime excitável de parâmetros, o neurônio que recebe a sinapse pode ou não efetuar um disparo, dependendo apenas do parâmetro J – da mesma maneira que um neurônio KTz, sozinho, responde a diferentes estímulos externos²⁰ I –, conforme mostra a figura 27.

Nestas simulações, representadas pela eq. 4.11, consideramos, por simplicidade, $J_{ij} = J$ e $J_{ji} = 0$, para que o sinal gerado por um neurônio não volte para ele mesmo após excitar o vizinho (ver esquema da figura 26). O estímulo externo é um pulso delta no neurônio j , conforme a equação 4.12. Este responde com um disparo (em azul na figura 27). Os tempos característicos da sinapse são $\tau_f = \tau_g = 15$, por isso há um atraso entre o disparo do neurônio pós-sináptico (em laranja e ciano) e o pré-sináptico (azul). A figura ainda mostra curvas para sinapses excitatórias ($J > 0$ – mais rápidas) e inibitórias ($J < 0$ – mais lentas, pois causam disparos de rebote). Verifica-se o comportamento excitável para ambas, pois para $J = 0.0010$ (ou $J = -0.007$), a sinapse não causa um disparo no neurônio i (curvas tracejadas), fazendo com que este apresente apenas pequenas oscilações em seu potencial de membrana, e para J com módulo levemente maior, a saber²¹

¹⁹Caso proposto por (KUYA et al., 2001).

²⁰Ver figura 16(f), lembrando que o modelo KT é um caso particular do KTz, em que $\lambda = \delta = 0$ e que a bifurcação sofrida pelo KTz para exibir excitabilidade pode ser diferente daquela da referida figura, como discutimos no final da seção 3.2.5.

²¹ J_s define o limiar a partir do qual o neurônio vizinho dispara. Como pode haver

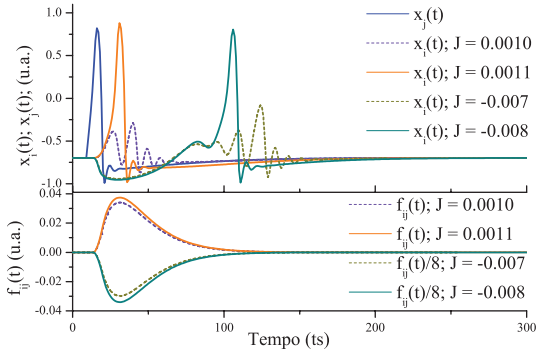


Figura 27. Resposta do neurônio pós-sináptico, x_i , devido à entrada f_{ij} gerada por x_j (em azul) para diferentes J ($\tau_{f,g} = 15$). Note que para $J = 0.0010$ (ou $J = -0.007$), o neurônio pós-sináptico não dispara (curvas tracejadas de f e x_i), enquanto que para $J = 0.0011$ (ou $J = -0.008$) ele dispara (curvas sólidas de f e x_i). No painel inferior, as curvas para $J = -0.007, -0.008$ estão divididas por um fator 8 adimensional para que todas as curvas possam ser representadas no mesmo gráfico. Note que o disparo de i ocorre antes se $J > 0$.

$J = 0.0011 \equiv J_s^+$ (ou $J = -0.008 \equiv J_s^-$), o neurônio i também é excitado pela sinapse $j \rightarrow i$.

O disparo gerado pela sinapse inibitória é bem mais tardio do que o da excitatória (diferença de ≈ 70 ts), pois o causado pela inibitória é um disparo de rebote, como vimos no capítulo anterior. As curvas das sinapses inibitórias foram reescaladas por um fator 8, adimensional, apenas para caber no mesmo gráfico que as outras curvas.

4.1.1.2 Mapa de Sinapse Química Dinâmico

Conforme proposto por Levina, Herrmann e Geisel (2007), a sinapse tem sua intensidade ajustada de acordo com a atividade da rede²². Ou seja, quando a rede está muito ativa, não há neurotransmissores disponíveis no meio extracelular, tornando mais difícil a ativação

limitares $J_s > 0$ e/ou $J_s < 0$, sendo, em geral, ambos diferentes entre si, chamamos $J_s^+ \equiv J_s > 0$ e $J_s^- \equiv J_s < 0$.

²²Chamamos de atividade da rede a quantidade média de potenciais de ação por unidade de tempo.

de novas sinapses. Isso faz com que a atividade da rede decaia. Porém, quando a rede não está muito ativa, os níveis de neurotransmissores no meio extracelular voltam a quantidades suficientes para ativar, novamente, diversas sinapses, retornando a rede a um estado muito ativo. O ciclo continua indefinidamente, mantendo o sistema num equilíbrio dinâmico.

Para manter este equilíbrio, assume-se o acoplamento entre as células i e j variando da seguinte maneira:

$$\frac{dJ_{ij}}{dt} = \frac{1}{\tau_J} \left(\frac{a}{u} - J_{ij} \right) - uJ_{ij}\delta(t - t_j^{sp}), \quad (4.15)$$

onde τ_J é o tempo característico que J_{ij} demora para se reestabelecer, u e a são parâmetros arbitrários e $\delta(t - t_j^{sp})$ é a função delta (vale 1 se $t = t_j^{sp}$ e 0 caso contrário). t_j^{sp} é o instante de tempo em que o neurônio pré-sináptico efetuou seu último disparo. Assim, é descontada uma quantidade u do acoplamento sempre que há atividade em qualquer vizinho j de i , diminuindo a chance da sinapse $j \rightarrow i$ ser efetiva. Por outro lado, se não há atividade nos vizinhos, a variável J_{ij} cresce até o limite a/u num tempo característico τ_J , pois $\delta(t - t_j^{sp}) = 0$.

Seguimos um procedimento similar ao descrito na seção 4.1.1 para discretizar o tempo da equação 4.15, resultando em:

$$J_{ij}(t+1) = \frac{a}{u\tau_J} + \left[1 - \left(\frac{1}{\tau_J} + u\delta_{t,t_j^{sp}} \right) \right] J_{ij}(t), \quad (4.16)$$

onde já assumimos o intervalo de integração $\Delta t = 1$, o δ passou a ser o delta de Kronecker e reorganizamos os termos. Um esboço da equação 4.16 se encontra na figura 28 para a condição inicial $J_{ij}(0) = a/u$.

Nota-se que quando há disparo no neurônio pré-sináptico, $t = t_j^{sp}$, a intensidade do acoplamento J_{ij} cai, demorando um tempo característico τ_J para se recuperar, conforme esperado. Conforme discutido por Levina, Herrmann e Geisel (2007), τ_J deve ser da ordem de N , onde N é a quantidade de neurônios na rede. Contudo, seu modelo é de campo médio (N vizinhos). Assim, para uma quantidade menor de vizinhos (4, por exemplo), τ_J deve ser da ordem de 4 ou 4^2 (já que estudaremos redes quadradas), $\Rightarrow \tau_J \approx 16$. Escolhemos $\tau_J = 20$.

É preciso observar o balanço entre a e u , pois, para $u \gg a$, J_{ij} muda de sinal quando há disparos no neurônio j , mudando fundamentalmente a sinapse de excitatória para inibitória, ou vice-versa.

Realizamos simulações para redes de neurônios sujeitos a esta sinapse, mas nossos resultados não foram satisfatórios (para redes de

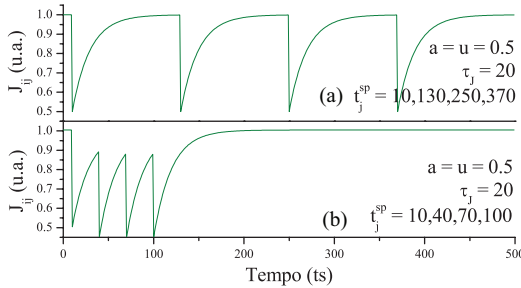


Figura 28. Acoplamento $J_{ij}(t)$ da sinapse dinâmica. Parâmetros $a = u = 0.5$ e $\tau_J = 20$; Condição inicial: $J_{ij}(0) = a/u$. (a) Resposta de J_{ij} para disparos do neurônio pré-sináptico, j , em $t_j^{sp} = 10, 130, 250, 370$; (b) Mesmo que (a), mas com $t_j^{sp} = 10, 40, 70, 100$.

campo médio). Pretendemos aprofundar este estudo.

4.1.1.3 Mapa de Sinapse Química com Ruído

Nem sempre as sinapses passam adiante os potenciais de ação originados em um dado neurônio, pois sempre há perdas no processo de liberação e captação de neurotransmissores. Portanto, as sinapses estão sujeitas a um ruído de fundo. Há vários trabalhos na literatura que exploram o ruído sináptico²³.

Neste trabalho, propomos que o ruído sináptico seja modelado através de ruído uniforme no acoplamento J_{ij} , pois é este que escala a amplitude do sinal $f_{ij}(t)$, conforme verificamos na figura 27, possibilitando que o sinal originado em um neurônio se propague, ou não, pela rede. Em outras palavras, se J_{ij} flutuar, nem sempre a sinapse $j \rightarrow i$ será efetiva. Portanto, assumimos:

$$J_{ij}(t) = J + \epsilon_{ij}(t) , \quad (4.17)$$

²³Ver, por exemplo, Burrows (1992), Rossum e Smith (1998), Manwani e Koch (2001), Simmons (2001), Branco e Staras (2009) e referências destes.

onde J é um parâmetro constante e $\epsilon_{ij}(t)$ é um ruído uniforme tal que:

$$\begin{cases} \epsilon_{ij}(t) \in [0; R] \quad \forall i, j, t \\ \text{sgn}(R) \equiv \text{sgn}(J) \\ \langle \epsilon_{ij}(t) \rangle = \frac{R}{2} \\ P(\epsilon_{ij}) = 1 \end{cases}, \quad (4.18)$$

sendo R a amplitude do ruído (parametro constante) e $P(\epsilon_{ij})$ a função distribuição normalizada da variável aleatória homogênea ϵ_{ij} . Cada sinapse $j \rightarrow i$ está sujeita a um ruído ϵ_{ij} diferente.

Também seria possível definir um ruído no intervalo simétrico $[-R; R]$. Porém, para $|R| > |J|$, a sinapse teria probabilidade não nula de mudar de inibitória para excitatória, ou vice-versa, o que não pode ocorrer. A única diferença entre assumir o intervalo simétrico ou assimétrico é, portanto, que a média de $J_{ij}(t)$ é $\langle J_{ij}(t) \rangle = J$, se $\epsilon_{ij}(t) \in [-R; R]$, enquanto que para o caso adotado ($\epsilon_{ij}(t) \in [0; R]$):

$$\langle J_{ij}(t) \rangle = \langle J + \epsilon_{ij}(t) \rangle = J + \frac{R}{2}. \quad (4.19)$$

A condição $\text{sgn}(R) \equiv \text{sgn}(J)$ é simplificadora, pois assim supomos J tal que $|J| < |J_s|$ – onde J_s é o limiar a partir do qual o neurônio vizinho se excita²⁴ – e ajustamos R de modo que²⁵ $|J + R| > |J_s|$. Assim, podemos definir a probabilidade de excitar um neurônio vizinho. A figura 29 ilustra o raciocínio a seguir.

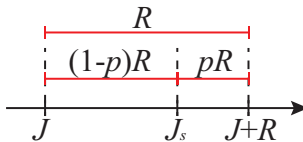


Figura 29. Representação do intervalo dos valores de J de interesse. J_s é o limiar a partir do qual os vizinhos disparam. As condições dadas por 4.18 são obedecidas. p é a fração de R tal que $|J + (1-p)R + \xi| > |J_s| \forall \xi$, i.e., é a probabilidade de excitar um vizinho.

Devido às condições 4.18, obedecendo os critérios para a escolha

²⁴Veremos como determinar J_s na seção 4.2.2.1.

²⁵É necessário tirar o módulo de J , J_s e $J + R$ pois pode haver limiares de excitação $J_s^+ > 0$ e $J_s^- < 0$. Geralmente, $J_s^+ \neq J_s^-$. Ver figura 27.

de J e R – conforme comentado no parágrafo anterior – não precisaremos nos preocupar com tirar o módulo dos valores de²⁶ J , R e J_s . Seja R o comprimento do intervalo $[J; J + R]$ e p a fração de R definida na figura 29, podemos escrever:

$$\begin{aligned} (J + R) - J_s &= pR \\ \Rightarrow p &= \frac{J + R - J_s}{R}, \end{aligned} \quad (4.20)$$

onde J_s é determinado por simulações e J e R são parâmetros ajustáveis. Por completeza, mostraremos, a seguir, que p , dado em 4.20, é a probabilidade de excitar um neurônio vizinho.

Como o ruído ϵ_{ij} é uniforme, a probabilidade, ρ , de $\epsilon_{ij}(t)$ estar em qualquer subintervalo de $[0; R]$ (ou de $J + \epsilon_{ij}(t)$ estar em qualquer subintervalo de²⁷ $[J; J + R]$) é diretamente proporcional ao comprimento, c , do subintervalo:

$$\rho = kc, \quad (4.21)$$

onde k é uma constante de proporcionalidade. Já que $\rho = 1$ para $c = R$, logo $k = 1/R$:

$$\rho = \frac{c}{R}. \quad (4.22)$$

O comprimento do subintervalo $[J_s; J + R]$ (no qual ocorre excitação do vizinho), de $[J; J + R]$, é $c = pR$ (por construção – figura 29). Então,

$$\rho = \frac{c}{R} = \frac{pR}{R} = p, \quad (4.23)$$

e a fração p de R , dada em 4.20, é a própria probabilidade de excitação de um vizinho através da sinapse com ruído.

4.2 REDES REGULARES

Essas redes são caracterizadas, principalmente, pela regularidade com que uma dada célula unitária se repete por toda a estrutura da rede. São exemplos: a rede quadrada, a rede triangular, a rede he-

²⁶Lembrando que o limiar J_s^+ para sinapses excitatórias é diferente do limiar J_s^- para sinapses inibitórias, como visto na figura 27. Portanto, deve-se observar que $J_s \equiv J_s^+ > J$ se $J > 0$ ou que $J_s \equiv J_s^- < J$ se $J < 0$.

²⁷Note que $[J; J + R]$ é $[0; R]$ deslocado de uma quantidade J , constante, assim como o ruído $J + \epsilon_{ij}(t)$ é o ruído $\epsilon_{ij}(t)$ também deslocado de J . Portanto, os intervalos têm o mesmo comprimento R e a probabilidade ρ é igual para ambos.

xagonal, a árvore de Cayley (comentada rapidamente na seção 3.2.4), etc. No caso da rede quadrada, na qual realizamos a maior parte de nossas simulações, a configuração que se repete, ou *célula fundamental* da rede, é um elemento com uma conexão para a direita e uma conexão para baixo (figura 30). Nesta representação, os círculos são os elementos da rede e as hastes são as conexões entre os elementos.



Figura 30. Padrão que se repete por toda uma rede quadrada.

Colocando várias células lado a lado e, posteriormente, várias linhas de células abaixo uma da outra, infinitamente, teremos uma rede quadrada. A figura 31 mostra uma rede quadrada com condições de contorno (CC) periódica (a)²⁸ e livre (b)²⁹. Em (b) também estão representadas as sinapses entre dois neurônios da rede. Todos os resultados que apresentaremos estão baseados em conexões de ida e volta, ou seja, se o neurônio i tem uma sinapse com j , então o neurônio j também tem uma sinapse com i . Ambas as sinapses são independentes³⁰.

O índice, i , de cada um dos elementos da rede da figura 31 pode ser obtido pela seguinte equação:

$$i = a + bL, \quad (4.24)$$

onde o elemento i se encontra na linha a e na coluna b , sendo L o comprimento linear da rede (4, neste caso)³¹.

Foram feitos dois tipos de estudo em nosso trabalho: a seção 4.2.1 mostra o que chamaremos *dinâmica fora de ponto fixo*, em que os neurônios têm seus parâmetros ajustados em uma região onde apresentam atividade intermitente (geralmente em forma de *bursts*). Posteriormente, na seção 4.2.2, os neurônios são ajustados em um regime

²⁸Os elementos pontilhados não são reais, estão ali apenas para representar os elementos da fronteira oposta da rede que estão conectados com os elementos presentes na fronteira em questão. Geometricamente, uma rede quadrada com condição de contorno periódica forma um toroide em 3 dimensões.

²⁹Estar sujeito a condição de contorno livre significa que a rede representa um sistema finito, cuja fronteira está livre de interações com qualquer outro sistema; ou seja, é um sistema isolado.

³⁰Em outras palavras, $f_{ij}(t)$ não depende de $f_{ji}(t)$ diretamente.

³¹Na prática, a e b podem ser qualquer inteiro maior ou igual a zero. Na figura 31, porém, a deve começar em 1 e b em 0 para que os elementos fiquem corretamente numerados.

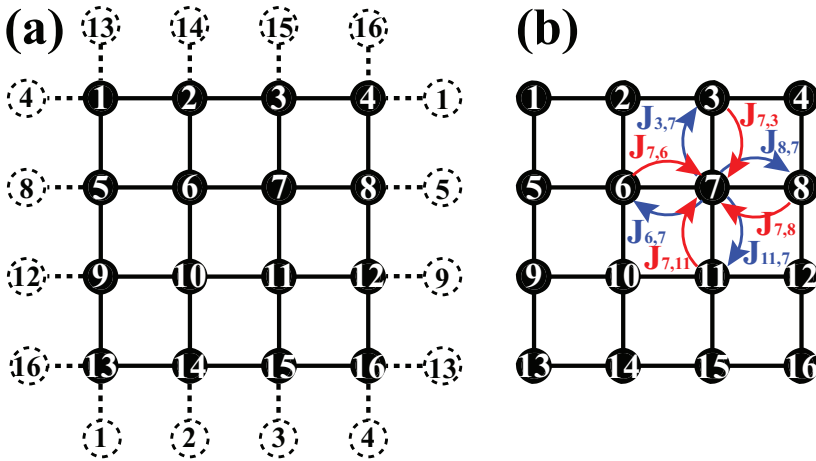


Figura 31. Rede quadrada. (a) Com condições de contorno periódicas (os elementos pontilhados não são novos elementos, são apenas cópias dos elementos de mesmo número na rede) e (b) com condições de contorno livres. Em (b) estão representadas as conexões J_{ij} , onde i e j são dois primeiros vizinhos.

excitável, caracterizando o que nomeamos como *dinâmica excitável no ponto fixo*.

4.2.1 Dinâmica Fora de Ponto Fixo

Estudamos como uma rede quadrada de neurônios KTz se comporta quando estes estão numa região de parâmetros onde há algum tipo de oscilação, seja rápida ou *bursts*, a fim de comparar com resultados de outros modelos em rede, como o de Hindmarsh-Rose³². Obtivemos o intervalo entre disparos (ISI) para a rede inteira, períodos de caos transiente e diferentes tipos de sincronização, como exploraremos nas próximas subseções.

Realizamos simulações com redes de comprimento linear L de 2 a 8, sendo a quantidade total de elementos na rede, $N = L^2$. Limitamos a redes pequenas, pois estudamos a sincronização dos neurônios

³²Para estudos da sincronização de redes de neurônios HR, ver, por exemplo, Pinto (2005), Belykh, Lange e Hasler (2005), Erichsen e Brunnet (2008), Neefs (2009), Jia e Chen (2011) e Che et al. (2011).

e, por isso, armazenamos a série temporal gerada por cada um dos neurônios da rede e, em algumas situações, chegamos a armazenar essa série por mais de 1 milhão de passos de tempo. Isso foi necessário, pois, sob algumas condições, as redes demoram para sincronizar.

Os neurônios de toda esta seção têm seus parâmetros ajustados em³³ $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = \lambda = 0.001$ e $x_R = -0.5$ (ver figura 21), conjunto de parâmetros que representa neurônios dentro da região de *bursts* (ver figura 21). As sinapses, por sua vez, são homogêneas ($J_{ij} = J_{ji} = J$) e estão ajustadas com os parâmetros $\tau_f = \tau_g = 15$. O J será o parâmetro de controle mais importante do nosso estudo. Em alguns casos, mostraremos resultados para $\tau_{f,g}$ menores com a intenção de comparar e discutir as possíveis variações no comportamento da rede causadas por essa mudança. As condições iniciais para os neurônios das redes a seguir são x e y iguais para todos e z é sorteado de uma distribuição homogênea, com valores diferentes para cada neurônio.

Como referência para os resultados que estão por vir, mostramos agora as simulações para uma rede com apenas dois neurônios, conforme esquematizado na figura 26 e formalizado nas equações 4.11. Porém, neste caso o estímulo externo é nulo, pois os neurônios já se encontram em uma região onde apresentam comportamento autônomo. A figura 32 mostra um comportamento da rede para sinapses inibitórias, com $J = -0.0001$.

Quando o neurônio 1 (preto), por exemplo, efetua um *burst* de atividade, ele gera uma corrente sináptica negativa – representada na figura 32 com a mesma cor do neurônio que a gera. Esta corrente entra, portanto, como um termo negativo nas equações 4.11 do neurônio 2 e impede a atividade deste enquanto a sinapse $1 \rightarrow 2$ está ativa. Quando o *burst* termina, a sinapse também termina, acabando com a inibição do neurônio 2 e permitindo que este comece sua atividade. O mesmo ocorre com a sinapse $2 \rightarrow 1$, fazendo com que a rede atinja esse comportamento observado de sincronização com uma diferença de fase. Chamaremos este comportamento de *sincronização em anti-fase*. Ele pode ocorrer, inclusive, em redes maiores. Quanto maior o $|J|$, mais evidente fica a inibição do neurônio vizinho³⁴, mas o comportamento da rede se mantém.

³³Todos os resultados deste trabalho foram obtidos para neurônios KTz com parâmetros $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$ e $\delta = 0.001$, sendo este um neurônio do tipo C1 na figura 15 (os outros parâmetros dependem do fenômeno que queremos estudar). Conforme explicado no capítulo anterior, estes parâmetros ajustam um regime com características biológicas importantes (ver figura 16).

³⁴O potencial de membrana do neurônio pós-sináptico chega a saturar em -1 durante a atividade do pré-sináptico.

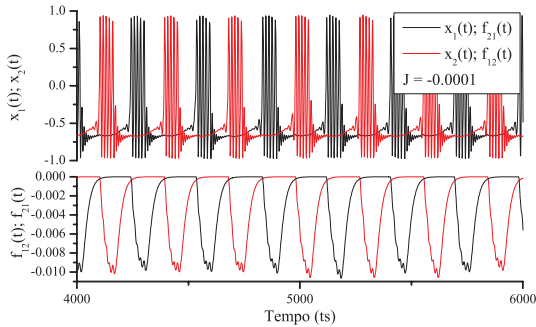


Figura 32. Potencial de membrana e corrente sináptica de dois neurônios numa rede do tipo da figura 26. Os neurônios estão sincronizados com uma diferença de fase (enquanto um dispara, o outro fica em silêncio). A corrente sináptica está representada com a mesma cor do neurônio que a gera. A sinapse é levemente inibitória ($J = -0.0001$).

Mantendo os mesmos neurônios, mas agora com sinapses excitatórias ($J = 0.0001$), obtemos a sincronização dos neurônios em fase – figura 33.

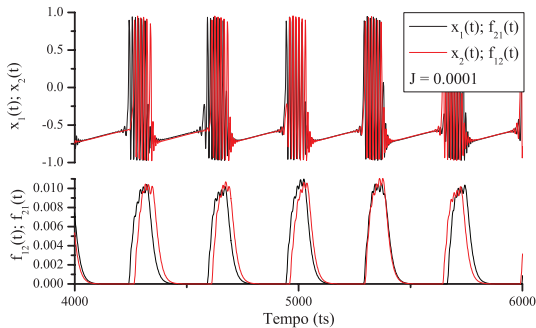


Figura 33. Potencial de membrana e corrente sináptica de dois neurônios numa rede do tipo da figura 26. Os neurônios estão sincronizados em fase (a atividade dos dois é simultânea). A corrente sináptica está representada com a mesma cor do neurônio que a gera. A sinapse é levemente excitatória ($J = 0.0001$).

De maneira contrária ao que ocorre com sinapses inibitórias, as

sinapses excitatórias entram como um termo positivo no potencial de membrana do neurônio pós-sináptico, excitando-o. Assim, a sinapse excitatória força ambos os vizinhos a manterem suas atividades simultâneas. Esse tipo de sincronização, chamamos de *sincronização em fase*, podendo ocorrer, também, em redes maiores.

As situações em que o acoplamento excitatório é muito forte ou em que o inibitório é muito fraco estão ilustradas na figura 34. Como a sinapse excitatória tende a levar o potencial de membrana do neurônios pós-sináptico para valores cada vez mais positivos e a rede é fechada (1 excita 2 e 2 excita 1), a atividade da rede acaba saturada em $x_1(t) = x_2(t) = 1$ para J relativamente grande ($J = 0.01$ na figura 34, topo). Já a sinapse fracamente inibitória faz com que a sincronização em anti-fase se dê com diferenças de fase cada vez menores, conforme menor o $|J|$ – para condição inicial tal que x e y são iguais para todos os neurônios e z é levemente diferente para cada neurônio.

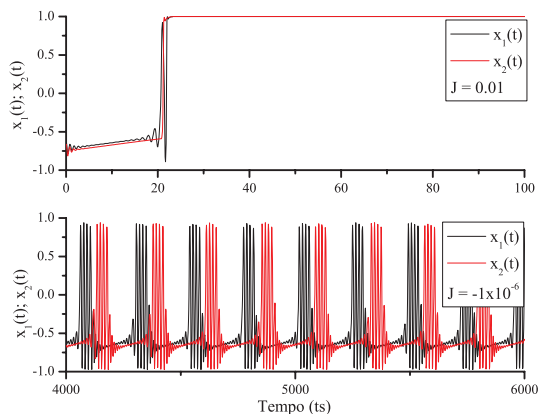


Figura 34. Potencial de membrana dos neurônios de uma rede do tipo da figura 26 para casos em que a sinapse excitatória é muito forte (topo, $J = 0.01$) e casos em que a sinapse inibitória é muito fraca (abaixo, $J = -10^{-6}$).

É interessante notar que a presença das sinapses pode alterar significativamente o comportamento dos neurônios da rede, como podemos ver na figura 35. Neste caso, os dois neurônios têm exatamente as mesmas condições iniciais – tanto no painel superior quanto no inferior da figura 35 – e o acoplamento é inibitório com $J = -0.01$. Como as duas células são idênticas, e começam no mesmo ponto, ambas se-

guem a mesma trajetória no tempo. O comportamento de ambas muda significativamente para diferentes tempos característicos das sinapses. No painel do topo, $\tau_f = \tau_g = 15$ e no painel de baixo³⁵, $\tau_f = \tau_g = 2$.

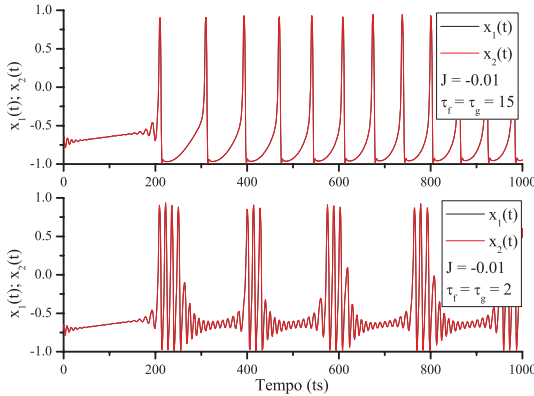


Figura 35. Potencial de membrana dos neurônios de uma rede do tipo da figura 26 para ambas as células com mesma condição inicial e com sinapses inibitórias lentas (topo, $\tau_{f,g} = 15$) e rápidas (embaixo, $\tau_{f,g} = 2$).

Enquanto a corrente sináptica, inibitória, está muito forte, ela não deixa o neurônio vizinho disparar. Quando a corrente se torna fraca, mas ainda não nula, ambos os neurônios pré e pós-sinápticos efetuam outros disparos, pois ambos são idênticos. Assim, tanto a corrente sináptica de $1 \rightarrow 2$, quanto a de $2 \rightarrow 1$ voltam a crescer, inibindo novamente os neurônios, num ciclo intermitente.

Para entender a mudança de comportamento, definimos $\tau_s = 10$ ts como a duração média de um disparo do KTz; como $\tau_{f,g} > \tau_s$, no painel do topo, os neurônios realizam apenas o primeiro disparo do *burst*, já que a corrente sináptica, inibitória, continua crescendo durante os instantes em que o *burst* deveria ocorrer, inibindo o *burst* completamente. Já no segundo caso, $\tau_{f,g} < \tau_s$, painel de baixo, portanto o *burst* não é inibido completamente, apesar de durar menos do que num neurônio KTz isolado com os mesmos parâmetros, já que a corrente sináptica aumenta muito rapidamente.

³⁵Em média, um disparo de um neurônio KTz dura 10 passos de tempo. Portanto, chamaremos de lentas aquelas sinapses cujos $\tau_{f,g} \geq 10$ e rápidas aquelas cujos $\tau_{f,g} < 10$.

Redes com três neurônios, estando cada um enviando uma sinapse aos outros dois (campo médio), se comportam de maneira qualitativamente igual ao que vimos nas quatro últimas figuras. A única diferença é que na situação da figura 32, o revezamento de atividade ocorreria entre três neurônios (cada neurônio dispara seu *burst* e permanece quiescente durante o *burst* de cada um dos seus vizinhos). Os valores de J para os quais cada um desses regimes é obtido também mudam.

Redes com apenas sinapses homogêneas excitatórias tendem a ser muito sensíveis, saturando sua atividade para valores de J relativamente pequenos, como vimos na figura 34, no painel superior. Esse limiar de saturação depende dos tempos $\tau_{f,g}$ e da quantidade média de sinapses que um neurônio qualquer da rede recebe. Assim, no estudo das avalanches, que será exposto no final deste capítulo, focamos nosso estudo em redes com sinapses inibitórias.

4.2.1.1 Dinâmica Fora de PF com CC Livres

Após um tempo suficientemente grande, redes quadradas com condições de contorno livres apresentam apenas dois comportamentos distintos³⁶ para neurônios exibindo *bursts*³⁷.

1. Sinapses excitatórias levam a rede a sincronizar, de maneira análoga à mostrada na figura 33, com todos os neurônios ou disparando, ou quiescentes. A transição entre esses estados se dá durante um intervalo de tempo não nulo, mas pequeno. O regime estacionário da rede está ilustrado na figura 36. Os tempos de transição e de permanência nesses estados dependem de $\tau_{f,g}$ e J . A rede passa por um transiente desde a condição inicial até o regime estacionário. O tempo de transiente também depende fortemente dos parâmetros das sinapses.

Quando no estado estacionário – figura 36 – e com todos os neurônios quiescentes, o potencial de membrana dos neurônios da borda aumenta espontaneamente, gerando, a partir de um limiar,

³⁶Pelo menos, para CI tal que todos os neurônios possuam os mesmos x e y , com z distribuídos aleatoriamente. Outros tipos de CI podem ser considerados, mas discutir todas as possibilidades aqui deixaria este trabalho muito extenso, pois este não é nosso objetivo final.

³⁷Para ilustrar esses comportamentos, utilizaremos fotos da rede em diferentes instantes. Nessas fotos, cada neurônio é um pequeno quadrado. A cor do quadrado muda de acordo com seu potencial de membrana, sendo preto $\rightarrow x_i(t) = +1$, branco $\rightarrow x_i(t) = -1$ e cinza \rightarrow valores intermediários.

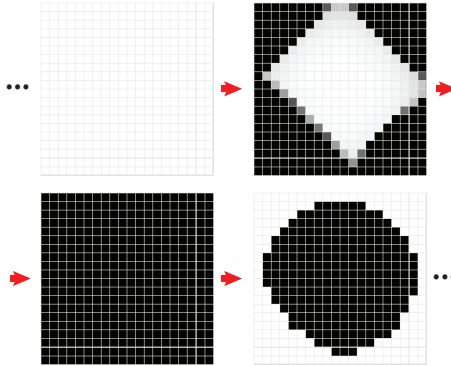


Figura 36. Dinâmica atratora de uma rede com $L = 20$ com CC livres e sinapses homogêneas excitatórias. Demais parâmetros dos neurônios: $x_R = -0.5$ e $\delta = \lambda = 0.001$. Parâmetros das sinapses: $\tau_{f,g} = 15$ e $J = 0.001$. Os neurônios se encontram sincronizados (ou todos disparam juntos, ou todos estão quiescentes juntos), sendo que a transição entre as fases quiescente e disparando se dá através de uma onda de silêncio/atividade que se propaga em direção ao centro da rede.

uma onda de atividade que se propaga em direção ao centro da rede e deixando todos os neurônios ativos (cada um efetuando um disparo bem longo). Eventualmente, alguns neurônios da borda terminam o disparo e esse relaxamento se propaga novamente até o interior da rede. O processo se repete indefinidamente. Essa leve diferença entre a duração do disparo dos neurônios na fronteira e a duração dos disparos dos neurônios no interior da rede é devida a efeitos de borda, já que os neurônios da borda recebem e enviam menos sinapses que os neurônios no interior da rede. Em outras palavras, os neurônios da borda estão menos conectados.

2. Sinapses homogêneas inibitórias dividem a rede em duas subredes³⁸. Enquanto uma subrede está disparando, a outra permanece quiescente. Ambas trocam de estado através de uma transição irregular de atividade (detalhes na figura 37). Em outras palavras, todos os neurônios de uma dada subrede estão sin-

³⁸Uma rede quadrada tem duas subredes. Elas são compostas tomando-se sempre o segundo vizinho de cada neurônio. Por exemplo, numa rede 3x3, onde o índice dos elementos é dado pela equação 4.24, uma subrede é composta pelos elementos de índice ímpar e outra pelos elementos de índice par.

cronizados, enquanto que ambas as subredes se encontram sincronizadas em antifase entre si. Chamaremos esse comportamento de *oscilações antiferromagnéticas* em analogia com o comportamento de uma rede de spins com interações antiferromagnéticas. Numa rede de spins com interação antiferromagnética, a minimização da Hamiltoniana ocorre quando spins vizinhos estão em estados opostos $+1/2$ e $-1/2$, por exemplo, para um sistema de spin $1/2$ – (STANLEY, 1971). Da mesma maneira, esse tipo de sinapse faz com que neurônios vizinhos fiquem sempre em estados opostos (disparando e quiescente).

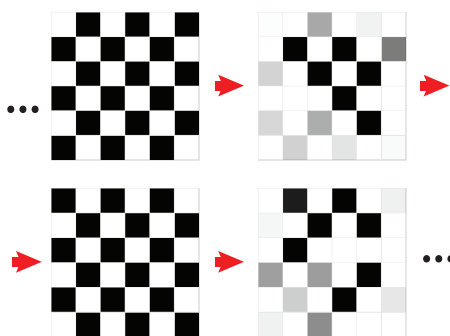


Figura 37. Dinâmica atratora de uma rede com $L = 6$ com CC livres e sinapses homogêneas inibitórias. Demais parâmetros dos neurônios: $x_R = -0.5$ e $\delta = \lambda = 0.001$. Parâmetros das sinapses: $\tau_{f,g} = 15$ e $J = -0.01$. Nota-se que quando a subrede com o neurônio 1 está ativa, a outra subrede está inativa, e vice-versa.

Essas oscilações não ficam muito evidentes em redes grandes ($L = 20$, por exemplo), porém é perceptível que a atividade ocorre ora em uma subrede, ora em outra, subsequentemente. Isso ocorre devido ao caráter inibitório das sinapses: quando um neurônio dispara, ele inibe seus 4 vizinhos. Quando ele termina seu disparo, seus 4 vizinhos disparam, inibindo o neurônio que disparou anteriormente. Como não há interação entre segundos vizinhos de um dado neurônio, eles não são inibidos e, portanto, toda a subrede fica sincronizada (já que esta é formada por segundos vizinhos).

4.2.1.2 Dinâmica Fora de PF com CC Periódicas

Sinapses excitatórias causam o mesmo efeito que em redes com CC livres (sincronização em fase), porém a transição entre os estados quiescente e disparando se dá de maneira desorganizada (figura 38) – e não através de uma onda de atividade/silêncio que se propaga em direção ao centro da rede, como na figura 36. Nessas condições, também não há efeitos de borda, pois todos os neurônios se encontram conectados à mesma quantidade de vizinhos (4, neste caso, vide figura 31). Quando o acoplamento, J , é muito grande, sinapses excitatórias saturam a atividade da rede.

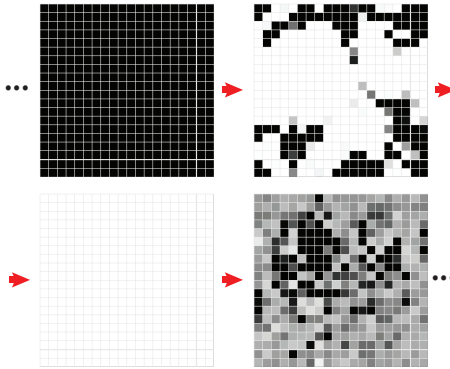


Figura 38. Dinâmica atratora de uma rede com $L = 20$ com CC periódica e sinapses homogêneas excitatórias. Os neurônios se encontram sincronizados (ou todos disparam juntos, ou todos estão quiescentes juntos), sendo a transição entre essas duas fases com atividade irregular de todos os elementos da rede.

Sinapses inibitórias apresentam dois comportamentos distintos:

1. L par: O comportamento se mantém o mesmo descrito no caso com CC livres (figura 37). A atividade se divide em duas subredes. Ora uma subrede está disparando e a outra quiescente, ora o contrário. Quanto mais forte forem as sinapses, mais rápido a rede entra nesse estado em que as subredes estão sincronizadas em antifase. As CC periódicas também contribuem para que a rede chegue nesse estado estacionário mais rapidamente.

Realizamos uma série de simulações para redes de diferentes ta-

manhos, nessas condições³⁹, a fim de verificar se o estado estacionário (em que as subredes oscilam em antifase) será sempre obtido. A figura 39 mostra o resultado, expresso como o tempo que a rede demora para alcançar o estado estacionário – tempo transiente, ΔT – em função de L . É interessante notar que o comportamento da rede durante o transiente é, aparentemente, caótico⁴⁰.

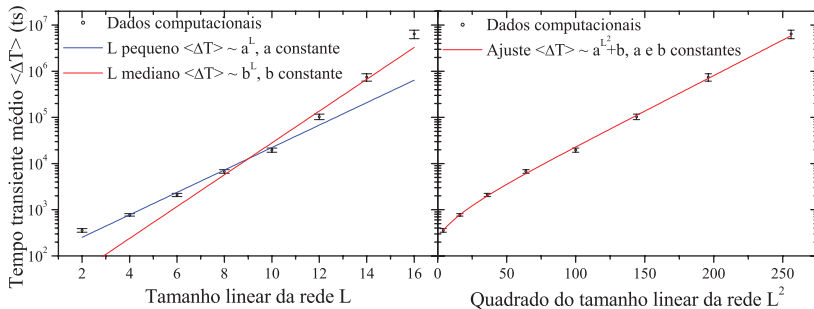


Figura 39. Tempo transiente médio, $\langle \Delta T \rangle$, em função do tamanho linear da rede, L , e do número de neurônios na rede, $N = L^2$. Após o tempo ΔT , a rede atinge o estado estacionário em que as subredes oscilam em antifase. Parâmetros conforme especificados no texto. As barras de erro foram calculadas através do erro aleatório associado a 20 realizações da simulação para cada L . Algoritmo discutido no apêndice C.3. a e b são constantes de ajuste das curvas por mínimos quadrados.

Para cada L par (de 2 a 16)⁴¹, realizamos a simulação por 20

³⁹Relembrando as condições: neurônios KTz com parâmetros $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = \lambda = 0.001$ e $x_R = -0.5$ e CI tal que $x_i(0) = y_i(0) \forall i$ e $z_i(0) \in [0, z_0]$, homogêaneamente distribuído, sendo z_0 uma constante; sinapses homogêneas lentas com parâmetros $\tau_f = \tau_g = 15$ e $J = -0.01$ em redes quadradas com condições de contorno periódicas e com L par, com interação entre cada neurônio e seus 4 primeiros vizinhos.

⁴⁰Apesar do comportamento se mostrar irregular e completamente diferente para diferentes CI, não realizamos o cálculo formal dos expoentes de Lyapunov para determinar se o estado é, de fato, caótico, de modo que o sistema finito apresente caos transiente e o sistema infinito, caos. Pretendemos estender esse estudo, notando que há várias referências na literatura que reportam o aparecimento de caos e sincronização em redes de mapas acoplados – *coupled map lattices*, do inglês – entre elas San-Roman et al. (1998), Wu (1998), Gade e Hu (1999), Liu et al. (2000), Jost e Joy (2001), Gupte, Sharma e Pradhan (2003), Anteneodo, Batista e Viana (2004) e Lin, Peng e Wang (2009).

⁴¹Limitamo-nos a $L = 16$ por motivos computacionais. Como é possível verificar

vezes a fim de calcular o tempo transiente médio, o desvio padrão e o erro aleatório⁴². O algoritmo utilizado para determinar se a rede atingiu o estado estacionário está detalhado no apêndice C.3, entretanto, em síntese, efetuamos a soma do quadrado das diferenças $[x_i(t) - x_j(t)]^2 \forall i, j$ de cada subrede separadamente e dividimos o resultado de cada soma pelo quadrado do número de neurônios de sua respectiva subrede⁴³. Se o resultado dessa conta se mantiver menor que uma dada precisão durante um dado intervalo de tempo – ambos, precisão e intervalo de tempo, ajustados manualmente no início da simulação – assumimos que ambas as subredes estão sincronizadas, estando a rede, portanto, num estado estacionário em que as subredes oscilam em antifase.

Na figura 39, plotamos o tempo transiente médio, $\langle \Delta T \rangle$, em função do tamanho linear, L , da rede (esquerda) e do número de neurônios, $N = L^2$, na rede (direita). As barras de erro representam o erro aleatório dos valores medidos para ΔT . No primeiro caso, nota-se dois regimes, um para redes com $L \leq 8$ e outro para redes com $L > 8$; ajustamos, por mínimos quadrados⁴⁴, as curvas $\langle \Delta T \rangle \sim a^L$ para o primeiro regime e $\langle \Delta T \rangle \sim b^L$ para o segundo regime, sendo a e b as constantes de ajuste. Cada um dos regimes aproxima bem os dados, mas ainda não o suficiente. Já quando analisamos os dados em função de L^2 , verificamos uma ótima concordância entre a curva ajustada, $\langle \Delta T \rangle \sim a^{L^2} + b$, com a e b as constantes do ajuste, e os dados obtidos computacionalmente, sugerindo que o estado estacionário será alcançado, independentemente da quantidade de elementos na rede (L^2), porém este processo poderá demorar muito tempo para uma rede suficientemente grande. Em outras palavras, quando $L^2 = N \rightarrow \infty$, a rede sincroniza com $\langle \Delta T \rangle \rightarrow \infty$, permanecendo o comportamento irregular por muito tempo.

2. L ímpar: também numa analogia com um antiferromagneto, L ímpar implica em um comportamento parecido com o de *frus-*

na figura 39, a rede demora $\langle \Delta T \rangle \approx 10^6$ ts para sincronizar e a tendência é exponencial. Portanto, $L = 18$ demoraria muito mais que isso e teríamos gasto muito mais recursos computacionais.

⁴²O desvio padrão, σ , de um conjunto de N medidas x_1, \dots, x_N , com média $\langle x \rangle$, é definido como $\sigma = \sqrt{\left[\sum_{i=1}^N (x_i - \langle x \rangle)^2 \right] / (N - 1)}$, enquanto que o erro aleatório, E_R , é definido como $E_R = \sigma / \sqrt{N}$ (PIACENTINI, 2005).

⁴³Somamos o quadrado das diferenças para evitar o cancelamento de termos na soma. Mais detalhes no apêndice C.3.

⁴⁴Detalhes do método de Mínimos Quadrados em Ruggiero e Lopes (1988).

*tração*⁴⁵. O fenômeno de frustração ocorre entre os neurônios da fronteira da rede, que com L ímpar pertencem à mesma subrede. Como neurônios da mesma subrede estão sincronizados (como ocorre para L par, ou para qualquer L com CC livres), os neurônios da fronteira tentarão se inibir mutuamente quando ambos dispararem. Porém, apenas um efetua o disparo e isso cria uma desordem na rede, pois haverá neurônios inibidos efetuando disparo. Como consequência, perde-se a sincronia de cada subrede e espera-se que um novo estado de ordem se desenvolva.

Esse novo estado de ordem pode ser facilmente verificado para redes pequenas – ilustrado na figura 40 para uma rede com $L = 3$ (destacada em azul nas fotografias da rede e repetida em seu lado, embaixo e na sua diagonal para representar as CC periódicas).

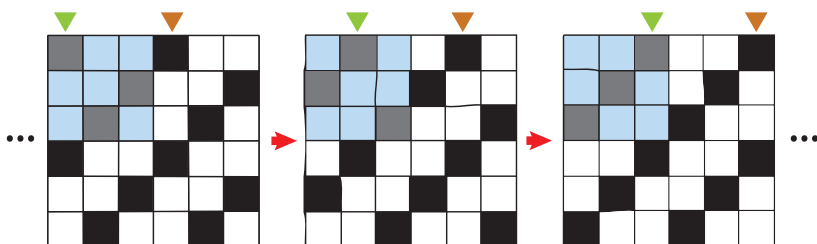


Figura 40. Dinâmica de uma rede com $L = 3$ (destacada com fundo azul e repetida a direita, embaixo e na diagonal para ilustrar CC periódicas). Cada quadradinho é um neurônio. As setas verdes e laranjas indicam as frentes de onda de atividade que se propagam pela rede conforme o tempo passa. As setas vermelhas indicam a ordem temporal dos quadros. Preto (cinza, no destaque) significa $x_i(t) = +1$ e branco (azul, no destaque) significa $x_i(t) = -1$.

Nota-se duas frentes de onda se propagando na diagonal secundária da rede, saindo do primeiro neurônio (linha 1 e coluna 1) e indo em direção ao último (linha 3 e coluna 3) – estão indicadas na figura 40 por setas verde e laranja. Apesar da CI em z ser homogeneamente distribuída pelos neurônios, todos possuem o mesmo sinal (ou todos são maiores que zero, ou são menores). No caso ilustrado, todos os z são menores que zero. Quando todos os z são maiores que zero, a onda se propaga na diagonal principal,

⁴⁵Frustração ocorre quando não é possível ter, a temperatura zero, uma configuração que minimize a energia de todas as interações (BAK, 1982).

saindo do neurônio 1 da linha 3 e indo em direção ao neurônio 3 da linha 1.

Obtivemos comportamentos semelhantes para $L = 7$ e $L = 9$. $L = 5$ não pareceu mostrar indícios de que sincronizaria em tal estado depois de 100 mil passos de tempo, para diversas simulações diferentes. Assim como no caso de L par, espera-se que esse estado seja tão mais difícil de ser atingido quanto maior for a rede. Redes com L maior apresentam mais frentes de onda. Como já destacamos anteriormente, os parâmetros das sinapses influenciam fortemente a chegada nesses estados.

A fim de complementar os estudos do neurônio KTz em rede, também realizamos simulações para medir o intervalo entre disparos⁴⁶ (ISI) dos neurônios em rede, pois este é utilizado para estudar o desenvolvimento de caos em redes de osciladores acoplados (GONG et al., 2002; XIE et al., 2003; PINTO, 2005).

O algoritmo que utilizamos para medir os ISI foi desenvolvido por nós e está descrito com cuidado no apêndice C.2. Em resumo, detecta-se um disparo após o potencial de membrana, x , do neurônio considerado cruzar o eixo horizontal ($x = 0$) duas vezes sucessivas, a primeira em t^+ e a segunda em t^- , sendo que, necessariamente, a primeira cruzada implica na mudança do sinal de x de negativo para positivo. Toma-se a média dos tempos de ambos os eventos, $(t^+ + t^-)/2 \equiv t_1$, e define-se esta média como sendo o instante em que ocorreu o disparo. De maneira similar, detecta-se o próximo disparo em t_2 e calcula-se o ISI: $t_{ISI} = t_2 - t_1$. Após realizar esse procedimento para cada dois disparos sucessivos na série temporal $x(t)$, temos o ISI do neurônio. Para calcular o ISI da rede, basta repetir esse procedimento para cada neurônio da mesma.

A figura 41 mostra o ISI de uma rede quadrada com CC periódica em função do J das sinapses homogêneas inibitórias, para $-0.01 \leq J \leq -0.001$. As CI são tais que o z é distribuído aleatoriamente entre os neurônios, enquanto x e y são os mesmos para todos. Realizamos a simulação para cada J e calculamos o ISI de cada neurônio da rede para diversos L . Destacamos $L = 5$, $L = 6$, $L = 7$ e $L = 8$. Em vermelho estão os dados do primeiro neurônio da rede (coluna 1, linha 1). Os outros pontos são dos demais neurônios da rede.

⁴⁶Se o ISI for o intervalo de tempo entre o último disparo de um *burst* e o primeiro disparo do próximo *burst*, então podemos chamá-lo, também de intervalo entre *bursts* (IBI). De maneira geral, quando nos referimos a ISI, o IBI é também referido, a menos quando este está explicitamente destacado.

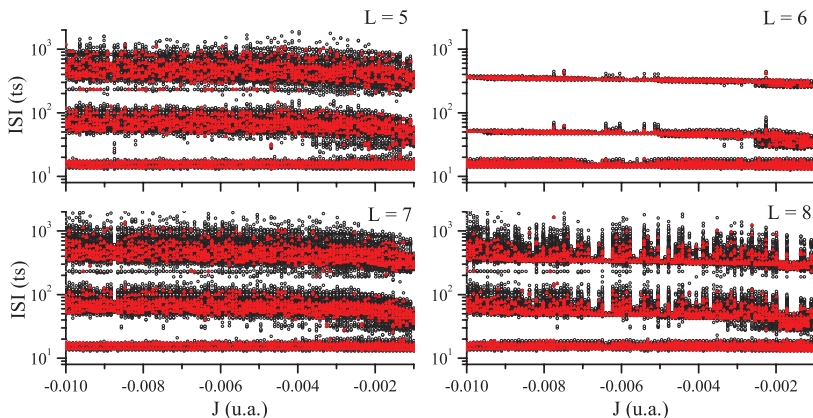


Figura 41. ISI de uma rede quadrada de neurônios KTz em função do acoplamento, J , de sinapses homogêneas para diferentes L com CI aleatórias em z . Note que, apesar de $L = 6$ parecer mais comportado (há 3 linhas bem definidas), todos os quatro casos parecem seguir o mesmo padrão. Em vermelho está destacado o ISI do neurônio da linha 1 e da coluna 1.

Espera-se que haja 2 ISI característicos: o intervalo entre disparos dentro de um *burst* e o intervalo entre o último disparo de um *burst* e o primeiro disparo do próximo *burst* – intervalo entre *bursts* (IBI). Porém, é possível perceber que todos os quatro gráficos apresentam a mesma forma: 3 linhas – sendo a linha do meio mais grossa para valores de J mais próximos de 0 – caracterizando, assim, 3 intervalos de tempo distintos. A figura 42 indica o potencial de membrana típico de um dos neurônios da rede com $L = 5$, que resulta nesses 3 intervalos distintos. Fica claro que dois desses intervalos são IBI e um é ISI.

Se fizermos a mesma análise para $L = 6$ – que, pela figura 41, é um caso mais comportado – veremos que os maiores IBI tendem a aparecer apenas no início da dinâmica temporal da rede (durante o transiente antes de atingir um regime estacionário). Assim, para verificar se o estado estacionário consiste de apenas dois intervalos de tempo característicos, um IBI e outro ISI, realizamos simulações com $L = 5$ e com $L = 6$ por 100000 ts, medindo o ISI. Posteriormente, fizemos a distribuição de ISI para $J = -0.01$. Os histogramas, normalizados pela contagem total de ISI, estão plotados (com ambos os eixos em escala logarítmica) na figura 43.

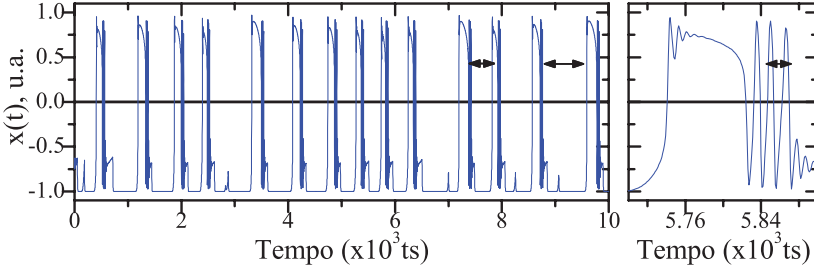


Figura 42. Potencial de membrana de um dos neurônios da rede com $L = 5$. As setas indicam dois IBI distintos e um ISI (este na direita).

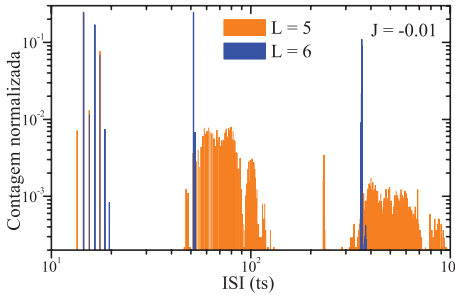


Figura 43. Distribuição dos ISI (seja IBI ou ISI) de uma rede quadrada de neurônios KTz para $L = 5$ (laranja) e $L = 6$ (azul) com $J = -0.01$ e CI tal que o z é diferente para todos os neurônios.

Como esperado, a distribuição de ISI, para ambos os casos da figura 43, mostra 3 picos: 2 são IBI e 1 é o ISI dentro do *burst*. Se o maior dos IBI contribui apenas na fase transitente, então na amostragem de 100000 ts, começando a medida em $t = 10000$ ts, deve ter poucos, ou quase nenhum IBI grande⁴⁷. Para $L = 5$, a contagem total de ISI é $C = 13899$ e a contagem de ISI no último pico é $c = 3451$; então a quantidade relativa do maior IBI é $c/C \approx 0.2483 \approx 25\%$. Para $L = 6$, $C = 29200$ e $c = 7290$, sendo a quantidade relativa do maior IBI $c/C \approx 0.2496 \approx 25\%$.

Apesar das linhas mais estreitas nos 3 valores distintos para $L = 6$, a quantidade do maior IBI é a mesma nos casos de L par ou ímpar.

⁴⁷IBI grande se refere ao terceiro pico, da esquerda para a direita, na distribuição de ISI da figura 43.

E a contribuição do maior IBI não é desprezível, não sendo, portanto, parte do comportamento transiente da rede. Estes estudos preliminares do ISI abrem uma vertente para que o caos em sistemas dinâmicos seja, também, estudado em nosso modelo futuramente.

Ao manter a mesma CI para todos os neurônios, inclusive em z , uma rede de dois neurônios teve sua atividade significativamente modificada (ver figura 35). É interessante notar que esse comportamento se mantém, inclusive, para redes quadradas de diferentes L . A figura 44 mostra essa situação para $L = 5$ e $L = 7$, onde os valores do ISI coincidem.

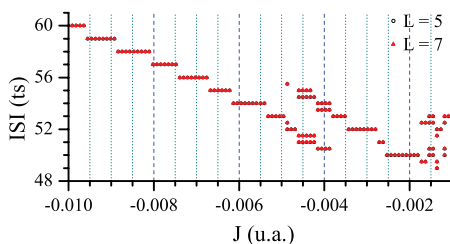


Figura 44. ISI de uma rede quadrada de neurônios KTz em função de J para $L = 5$ e $L = 7$ com CI igual para todos os neurônios. Aparece uma escadaria inofensiva (BAK, 1982), pois todos os neurônios apresentam o mesmo ISI para um dado J – comportamento análogo ao da figura 35 (topo), independentemente do tamanho da rede.

Nota-se que, para cada J , todos os neurônios da rede apresentam o mesmo ISI; portanto os neurônios não apresentam mais *bursts*, mas apresentam, sim, disparos periódicos (da mesma maneira que o comportamento mudou na figura 35). O comportamento muda descontinuamente para J diferentes, criando um aspecto de escadaria. Essa forma particular é conhecida como escadaria inofensiva. Elas são comuns em vários sistemas na natureza, conforme discute Bak (1982). Alguns J apresentam mais de um ISI, mostrando que ainda é possível haver *burst* na rede, o que também foi constatado para a rede de 2 neurônios. Este é um resultado curioso, pois não temos conhecimento de resultados semelhantes na literatura.

4.2.2 Dinâmica Excitável no Ponto Fixo

A excitabilidade é um dos fenômenos mais importantes no sistema nervoso periférico⁴⁸ e central. Células excitáveis são encontradas através de todo o sistema sensorial e entender como essas células traduzem os estímulos que recebem do mundo em informação psicológica no cérebro é um trabalho extremamente importante e ainda em aberto (KINOUCI; COPELLI, 2006; RIBEIRO; COPELLI, 2008). Nas seções 3.2.3, 3.2.4 e 3.2.5, vimos que a excitabilidade define as propriedades computacionais de cada neurônio (i.e., como uma corrente externa, I , afeta o seu potencial de membrana). Alguns neurônios podem se mostrar sensíveis à intensidade da corrente de entrada, à medida em que esta aumenta, oscilando em frequências cada vez maiores – são exemplos os neurônios corticais piramidais – enquanto outros apenas mantêm a mesma frequência, independentemente da corrente de entrada – como os neurônios inibitórios conectores corticais – (IZHIKEVICH, 2007).

Também no capítulo 3, vimos que a resposta dessas células, isoladas, para um pulso de estímulo externo é muito limitada, pois os potenciais de ação tendem a manter sempre a mesma forma e os disparos (atividade) de uma célula saturam facilmente⁴⁹. Felizmente, o cérebro consiste em redes de neurônios e não neurônios sozinhos, o que motiva o estudo de *meios excitáveis*⁵⁰, objeto desta e das próximas seções. Copelli et al. (2002) e Copelli et al. (2005) estudaram como varia a *função resposta*⁵¹ de uma rede excitável quando comparada com a resposta de um único neurônio. O intervalo de estímulos externos ao qual uma célula excitável, ou um meio excitável, responde é chamado de *intervalo de resposta dinâmico*⁵². Kinouchi e Copelli (2006) mostra-

⁴⁸O sistema nervoso periférico, ou sistema sensorial, é o responsável pela percepção através dos sentidos (visão, tato, audição, olfato e paladar) através dos quais interagimos com o mundo lá fora.

⁴⁹Ver figura 10, onde o potencial de ação do modelo FN converge para uma forma única quanto maior a intensidade da corrente aplicada. Ver, também, a saturação do neurônio KT do tipo C na figura 16(d), onde ocorre o efeito de bloqueio de nervo.

⁵⁰Um meio excitável é uma rede de elementos excitáveis conectados.

⁵¹Como função resposta de um meio excitável, assumiremos a definição dada por Ribeiro e Copelli (2008): a função resposta, F , é a quantidade total de disparos ocorridos durante um tempo Δt dividida por Δt e pelo número de elementos no meio, N .

⁵²Um exemplo prático de um intervalo de resposta é a sensibilidade dos nossos ouvidos à intensidade do som ou dos nossos olhos à intensidade da luz. No caso dos ouvidos, a intensidade audível (até o limiar da dor) varia de 1 a 120 dB, ou seja, por 12 ordens de grandeza (CHAVES, 2007, p.107), evidenciando um intervalo de resposta muito grande.

ram que o intervalo de resposta dinâmico é máximo quando o sistema se encontra num estado crítico, sendo este, portanto, um estado que otimiza a sensibilidade do cérebro a estímulos externos.

Focaremos-nos, portanto, em células KTz excitáveis, cujos parâmetros são: $\kappa = 0.6$, $T = 0.35$, $\delta = 0.001$, $\lambda = 0.008$ e $x_R = -0.7$. Alguns resultados terão λ e x_R diferentes para fins de comparação; portanto, definimos os seguintes conjuntos de parâmetros:

- *Regime 1:* $x_R = -0.7$; $\lambda = 0.008$;
 - Pode ser excitado tanto por estímulos positivos, quanto por estímulos negativos (ou seja, existe J_s^+ e J_s^-)⁵³.
- *Regime 2:* $x_R = -0.9$; $\lambda = 0.01$;
 - É excitado apenas por estímulos positivos (existe apenas J_s^+).
- *Regime 3:* $x_R = -0.9$; $\lambda = 0.1$;
 - É excitado apenas por estímulos positivos (existe apenas J_s^+).

Ao contrário do visto nas seções anteriores, utilizaremos sinapses rápidas ($\tau_{f,g} = 2$) homogêneas ou com ruído, inibitórias ou excitatórias. A maior parte dos resultados aqui apresentados será para sinapses inibitórias. Os parâmetros de controle são J e R . Por estarmos interessados na dinâmica da rede devida à excitabilidade, todos os neurônios têm suas CI ajustadas exatamente no ponto fixo.

A razão de utilizarmos $\lambda = 0.008$ e $\tau_{f,g} = 2$ é que os neurônios, nesta condição, apresentam um grande período refratário (ver figura 19), maior do que o tempo necessário para que a sinapse atue em seus vizinhos (ver figura 27). Assim, os vizinhos disparam enquanto o neurônio que gerou a atividade ainda está se recuperando do seu próprio disparo e isso evita com que ele volte a ser estimulado pela atividade do vizinho. Em outras palavras, ao estimular a rede, gera-se uma onda de atividade que se propaga do neurônio inicialmente estimulado em direção às fronteiras da rede (MURRAY, 1993); Se a sinapse for muito lenta e os neurônios estiverem num regime em que o período refratário é pequeno, a onda eventualmente retorna em direção ao neurônio inicialmente estimulado e a atividade na rede nunca terminará⁵⁴ (GOLLO;

⁵³Na subseção 4.2.2.1 discutiremos como são determinados os J_s .

⁵⁴Mesmo que a rede sofra mais de um estímulo, ambas as ondas geradas por cada um dos estímulos não se aniquilarão, como seria o esperado num meio excitável (MURRAY, 1993), pois ambas estarão, sempre, viajando para frente e para trás ao mesmo tempo.

KINOUCI; COPELLI, 2012).

As redes que estudaremos daqui em diante, quando regulares, estarão sujeitas a CC livres para, eventualmente, dissipar as ondas de atividade que se propagam em direção à borda da rede. Por motivos computacionais, nos limitaremos a redes com $L = 20$ na grande maioria dos casos. Entretanto, alguns resultados contarão com simulações para $L = 30$ até para $L = 70$. O detalhamento dos estímulos que efetuamos sobre a rede está no apêndice B.

As subseções seguintes, 4.2.2.1 e 4.2.2.2, contêm resultados gerais sobre duas transições de fase que achamos em nosso modelo. A seção 4.3 também apresentará resultados nesse sentido, porém para redes complexas. As avalanches, em particular, serão discutidas mais a frente, na seção 4.5.

4.2.2.1 Dinâmica Excitável no Ponto Fixo Para Sinapses Homogêneas

Inicialmente, todos os neurônios estão no ponto fixo. Assim, precisamos efetuar estímulos externos – através de algum dos métodos descritos no apêndice B – e medir a resposta da rede.

Conforme definimos na seção 4.2.2, a resposta, F , da rede é a quantidade de disparos durante um intervalo de tempo Δt , dividida por Δt e pela quantidade⁵⁵, N , de neurônios na rede. Algumas vezes, porém, é mais interessante medir, apenas, a quantidade de neurônios que responde a um dado estímulo – chamaremos essa quantidade de M – ao invés de medir a função resposta. A quantidade M/N mede a fração da rede atingida pelo estímulo aplicado.

Para estimular a rede, utilizamos estímulos delta⁵⁶ e um *processo de Poisson*⁵⁷. Obtivemos transições de fase distintas para cada tipo de estímulo:

⁵⁵Lembrando que $N = L^2$ em redes quadradas.

⁵⁶O estímulo delta consiste em assumir a corrente externa I_e de algum neurônio da rede dada pela equação 4.12, i.e., $I_e(t) = I_0 \delta_{t,t_0}$, onde δ_{t,t_0} é o delta de Kronecker, I_0 é a amplitude do pulso de corrente e t_0 é o instante em que o pulso é aplicado. Lembrando que as equações da rede, de forma geral, assumem a forma dada em 4.11. t_0 pode ser ajustado no início da simulação. O neurônio que receberá o pulso de corrente pode ser escolhido aleatoriamente, caso não tenha sido, também, ajustado no início da simulação. Ver mais no apêndice B.2.

⁵⁷Um processo de Poisson consiste em aplicar um estímulo delta na rede a cada intervalo de tempo Δt_i , onde os intervalos de tempo Δt_i obedecem a uma distribuição exponencial $P(\Delta t) \sim \exp(-r\Delta t)$, sendo r a taxa do processo de Poisson, ou frequência com que a rede é estimulada. O estímulo é aplicado em neurônios da rede aleatoriamente escolhidos. Ver mais no apêndice B.5.

1. Para comparar o comportamento do modelo com o de ML⁵⁸ através do trabalho de Ribeiro e Copelli (2008), realizamos simulações preliminares com condições similares: células excitáveis, em rede quadrada ($L = 20$, no nosso caso) com CC livres, sendo estimuladas através de um processo de Poisson. Porém, Ribeiro e Copelli utilizaram um modelo biológico⁵⁹, enquanto nós utilizamos o mapa KTz, pois visamos investigar o comportamento de mapas na Neurociência computacional e, também, consolidar seu uso. Cabe destacar duas diferenças cruciais entre o trabalho considerado e este: utilizamos sinapses químicas e inibitórias, enquanto eles utilizam sinapses elétricas e excitatórias. Porém, nosso modelo também é excitável para estímulos negativos com os parâmetros considerados. Essas diferenças influenciam, em primeira instância, o tempo que os neurônios demoram para efetuar o disparo após estimulados ou após receberem uma sinapse.

O comportamento dos mapas KTz em rede é similar ao do modelo ML em rede, observando-se as semelhanças e diferenças destacadas no parágrafo anterior. No nosso caso, a rede é estimulada a uma taxa r quando está sob influência de um processo de Poisson. A figura 45 mostra ondas espirais (apontadas pelas setas verdes) – tipicamente encontradas em meios excitáveis – que se desenvolvem ao estimular a rede de elementos KTz excitáveis (Regime 1) através de um processo de Poisson.

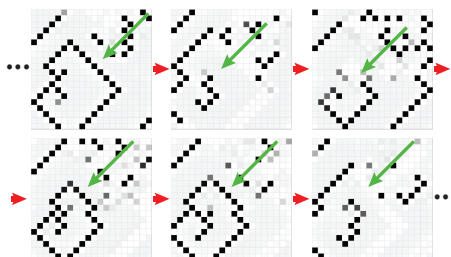


Figura 45. Comportamento típico de uma rede de elementos KTz excitáveis sob influência de um processo de Poisson a taxa $r = 0.01 \text{ ts}^{-1}$ com acoplamento inibitório homogêneo $J = -0.2$. As setas verdes indicam ondas espirais que se desenvolvem no meio.

⁵⁸Estudado na seção 3.1.2.

⁵⁹Ribeiro e Copelli (2008) fazem outras análises mais completas que não entraremos em detalhes aqui.

Estudamos como a taxa de estímulos, r , e o acoplamento, J , influenciam na função resposta de uma rede quadrada. Um diagrama de fases está esquematizado na figura 46. As cores representam a função resposta, F – vermelho representa F grande e azul representa F pequeno. Cores intermediárias representam valores intermediários, conforme a legenda da figura. F grande significa que a rede apresenta muita atividade (em decorrência de estímulos que chegam com uma taxa r), enquanto F pequeno significa que há poucos disparos em decorrência dos estímulos, i.e., geralmente só disparam os neurônios estimulados, sendo as sinapses muito fracas ($|J| < |J_s|$) para propagar o sinal. Em outras palavras, podemos chamar a fase vermelha de *ativa*, pois o sinal gerado pelos estímulos se propaga pela rede, e a azul de *inativa*, pois o sinal não é propagado.

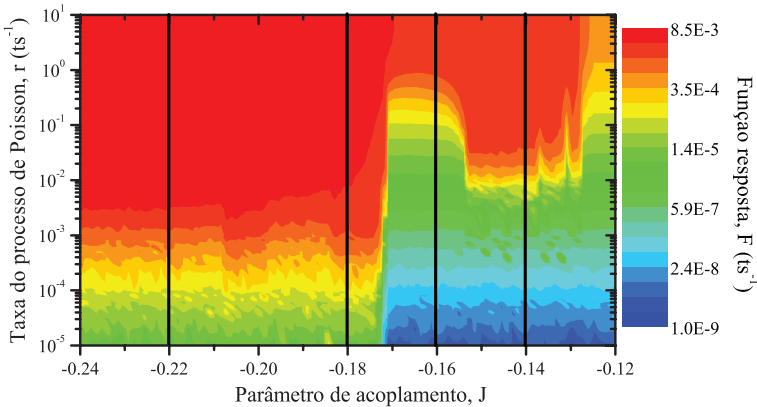


Figura 46. Diagrama de fases do modelo KTz em rede quadrada com CC livres sujeita a estímulos provenientes de um processo de Poisson. As cores representam a função resposta. Vermelho significa F grande (muita atividade) e azul significa F pequeno (pouca atividade, i.e., a sinapse não é forte o suficiente para propagar pela rede o sinal do neurônio estimulado). O valor de F é uma média aritmética de 50 realizações para cada par (J, r) , cada uma com 10000 ts. As retas pretas verticais indicam os valores de J utilizados para plotar F em função de r .

É importante destacar que o valor de F é calculado através de uma média aritmética para 50 realizações da simulação para cada

valor de (J, r) . Cada realização durou⁶⁰ 10000 ts. As retas pretas verticais na figura 46 indicam os valores de J utilizados para plotar F em função de r na figura 47. Nesta, as barras de erro representam o erro aleatório associado ao conjunto de 50 medidas da mesma grandeza para cada par (J, r) .

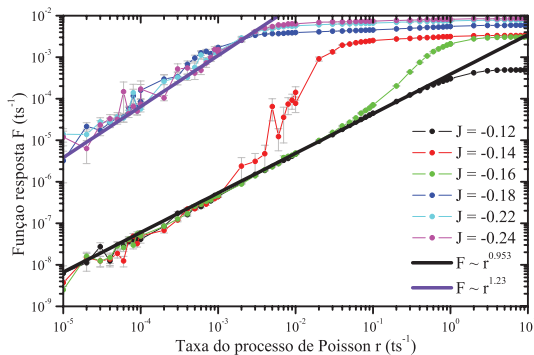


Figura 47. Detalhe da função resposta em função da taxa de Poisson, r . As curvas ajustadas são: $F \sim r^{0.953}$ (linha sólida preta) e $F \sim r^{1.23}$ (linha sólida lilás), mostrando uma mudança no intervalo dinâmico da rede. As barras de erro, em cinza, são o erro aleatório associado a 50 realizações da simulação para cada par (J, r) .

Observando as figuras 46 e 47, para $J = -0.14$ (curva vermelha), fica claro que a região avermelhada em torno de, aproximadamente, $-0.15 < J < -0.13$ (na figura 46 – região de reentrância), corresponde a uma mudança de regime, já que a função F muda seu valor de saturação e sua inclinação de forma brusca. Para J um pouco maiores, em torno de $J = -0.16$, a rede volta ao regime anterior (curva verde). Em seguida, para J ainda maiores, a partir de $J \approx -0.17$, o comportamento muda bruscamente outra vez, agora parece que definitivamente. Os dois regimes que surgem podem ser ajustados muito bem através de leis de potência:

$$F = Ar^\gamma, \quad (4.25)$$

onde A é uma constante de ajuste e γ é o expoente que caracteriza F e o intervalo dinâmico (RIBEIRO; COPELLI, 2008).

⁶⁰ Realizar a simulação por 10000 ts é razoável, pois todos os neurônios começam quiescentes, ou seja, não há um período transiente até um regime estacionário.

Em particular, para $J = -0.12$, ajustamos a equação 4.25 com $\gamma = 0.953$ (linha preta sólida), e para $J = -0.24$, ajustamos com $\gamma = 1.23$ (linha lilás sólida). Em primeira análise, nossos resultados são diferentes daqueles apresentados por Ribeiro e Copelli (2008), pois eles corroboram a hipótese de que $\gamma = 1/(1+d)$, onde d é a dimensão da rede ($d = 2$, no nosso caso), para meios determinísticos (como o nosso), além de mostrar que o intervalo de resposta dinâmico tem um máximo ao aumentar o acoplamento, J . Enquanto que nossos resultados evidenciam um estreitamento do intervalo de resposta dinâmico ao aumentar J , já que o expoente aumenta⁶¹.

Mesmo tendo verificado a mudança de regime, a diferença de tamanho do intervalo de resposta dinâmico e as ondas espirais, conforme indicado pelos autores em seu trabalho, obtivemos resultados quantitativamente diferentes. Atribuímos esses comportamentos opostos à natureza distinta das sinapses utilizadas – utilizamos sinapses químicas e Ribeiro e Copelli utilizaram sinapses elétricas – pois, como já vimos, os tempos característicos dessas sinapses são diferentes e isso pode mudar completamente o comportamento do sistema – pretendemos analisar a fundo este problema futuramente.

2. Para o estímulo delta, podemos fazer um mapeamento parecido com o da figura 46, porém com I_0 no eixo y , ao invés de r , e medindo a quantidade de neurônios que dispara em decorrência de um estímulo – que chamamos de M – ao invés de F . A figura 48 mostra o diagrama de fases para neurônios ajustados no Regime 1 para uma rede quadrada com $L = 20$. Nela, também podemos definir as fases inativa (azul) e ativa (vermelha) e verificar que a transição entre essas fases se dá de maneira brusca, sem passar por valores (cores) intermediários de M . Portanto, é uma transição descontínua, ou de primeira ordem. O valor de M foi determinado através de uma média aritmética para 20 realizações da simulação para cada par (J, I_0) , de onde resultou erro aleatório nulo, considerando que sempre seja estimulado o mesmo neurônio em cada realização (de 10000 ts) da simulação⁶².

⁶¹Ribeiro e Copelli (2008) descrevem o método para determinar o intervalo de resposta dinâmico e verificar que ao aumentar o expoente, o intervalo diminui e vice-versa. Não entraremos em detalhes desse método aqui.

⁶²Estimulamos sempre o neurônio do centro da rede (índice calculado pela equação 4.24).

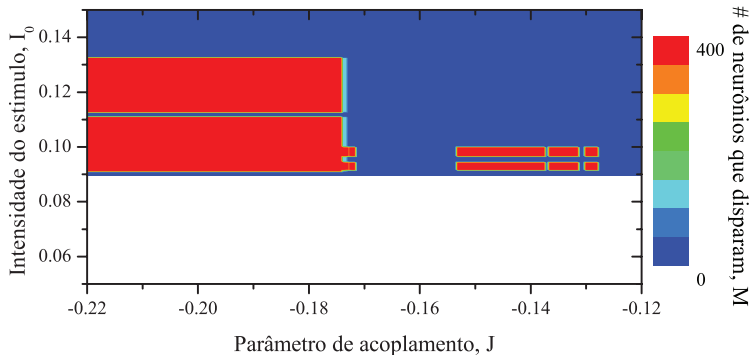


Figura 48. Diagrama de fases da rede quadrada com CC livres para sinapses homogêneas e neurônios no Regime 1 sujeitos a estímulo delta. As fases são ativa (vermelha) – toda a rede responde a um único estímulo – e inativa (azul) – apenas o neurônio estimulado responde. Em branco está a fase em que nem mesmo o neurônio estimulado dispara. Foram feitas 20 realizações para cada par (J, I_0) , resultando num erro aleatório nulo. Cada realização rodou por 10000 ts. O estímulo foi dado sempre no neurônio do centro da rede.

A figura 49 (esquerda) mostra em detalhes a transição de fase da figura 48 para $I_0 = 0.1$. O painel da direita mostra o comportamento do Regime 1 para sinapses excitatórias. A primeira coisa a qual devemos atentar é que há 3 comportamentos distintos nos dois gráficos: quando $M = 1$ (fase inativa), quando $M = N = 400$ (fase ativa) e quando M assume alguns valores intermediários de maneira discreta, formando degraus, entre esses dois valores – chamaremos esses degraus de M de *fases intermediárias*.

Definimos os valores de J_s^+ e J_s^- como sendo o valor de J para o qual a rede torna-se ativa (ou seja, o estímulo atinge todos os neurônios da rede; $M = N$). Ambos os J_s independem da quantidade de elementos na rede. A figura 49 indica os valores de J_s^+ e de J_s^- sobre o eixo dos J .

A fase inativa corresponde a um único neurônio efetuando um disparo. Certamente, é o mesmo que recebeu o estímulo, pois as sinapses não são intensas o suficiente para propagar o sinal através da rede. Portanto, podemos assumir que não há fenômeno coletivo e por isso chamamos essa fase de inativa. Conforme as-

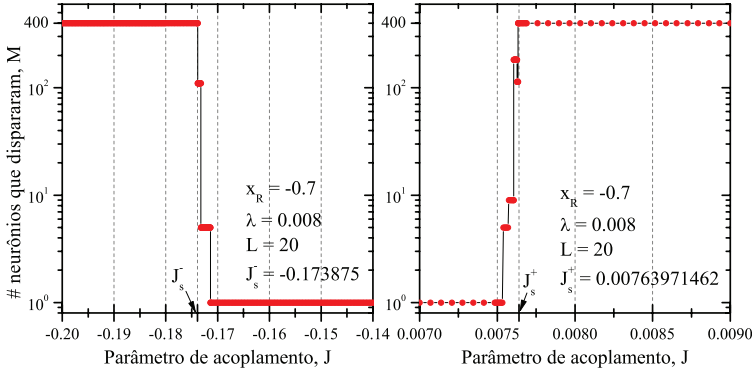


Figura 49. Detalhe do número de neurônios que disparam em decorrência de um estímulo delta ($I_0 = 0.1$) para diferentes J no Regime 1. Os limiares, J_s^+ e J_s^- são definidos como valor de J para o qual a rede passa de inativa (só há disparo do neurônio que recebeu o estímulo) para ativa (a rede inteira responde ao estímulo). Foram feitas 20 realizações para cada valor de J , resultando num erro aleatório nulo. Cada realização rodou por 10000 ts. O estímulo foi dado sempre no neurônio do centro da rede.

sumimos J maiores, a quantidade de neurônios que responde ao estímulo aumenta, passando pelas fases intermediárias até a fase ativa.

O primeiro degrau (figura 49 esquerda) está localizado em $M = 5$, o que significa que o neurônio estimulado dispara e a sinapse é forte o suficiente para estimular seus 4 primeiros vizinhos. O segundo degrau ocorre em $M = 110$ e o raciocínio se mantém o mesmo. Até que para⁶³ $J \leq J_s^- = -0.173875$, $M = 400$ e a rede inteira responde ao estímulo inicial. Podemos desconsiderar o neurônio que dispara por causa do estímulo, já que ele não será afetado pela onda de atividades que se propagará pela rede. Portanto, podemos definir M como um parâmetro de ordem do sistema. Note, também, que há uma mudança de regime para o estímulo de Poisson para um $J \approx J_s^-$.

Refinamos as simulações nas fases intermediárias para verificar que não há degraus para outros valores de M – inclusive para

⁶³Ou $J \geq J_s^+ = 0.00764$ (figura 49 direita).

$L > 20$ – mostrando que a transição é, de fato, descontínua. O que também mostra que não há uma regra que liga os valores de M assumidos nessa fase e que a correlação entre dois elementos quaisquer da rede cai rapidamente com a distância dos elementos para $|J| < |J_s|$, sendo do tamanho da rede para $|J| \geq |J_s|$.

A figura 50 mostra como M varia com J para os Regimes 2 (esq.) e 3 (dir.) definidos no início da seção 4.2.2. Há degraus em todas as simulações, porém M se mostra sempre descontínuo (com erro aleatório igual a zero) para todas as simulações deste tipo.

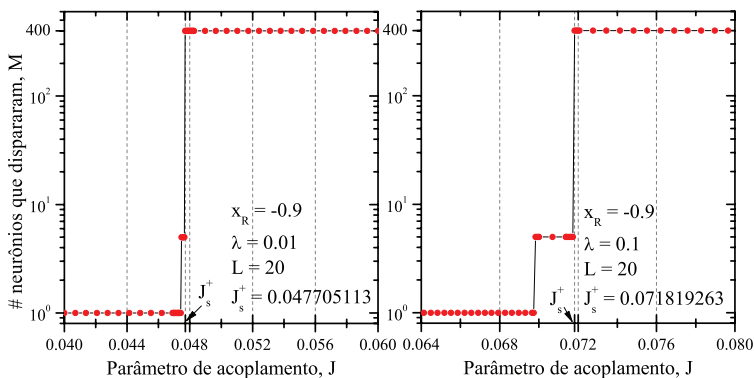


Figura 50. Detalhe do número de neurônios que dispararam em decorrência de um estímulo delta ($I_0 = 0.4$) para diferentes J nos Regimes 2 (esq.) e 3 (dir.). Os limiares, J_s^+ e J_s^- são definidos como valor de J para o qual a rede passa de inativa (só há disparo do neurônio que recebeu o estímulo) para ativa (a rede inteira responde ao estímulo). Foram feitas 20 realizações para cada valor de J , resultando num erro aleatório nulo. Cada realização rodou por 10000 ts. O estímulo foi dado sempre no neurônio do centro da rede.

É importante notar que a fase intermediária pode ocorrer num intervalo maior de J para alguns regimes parâmetros (dos neurônios). As fases intermediárias do Regime 3, por exemplo, ocorrem num intervalo $\Delta J \approx 0.002$, enquanto que as do Regime 2 ocorrem por $\Delta J \approx 0.0003$ e as do Regime 1 por $\Delta J \approx 0.0024$ (sinapse inibitória) e $\Delta J \approx 0.0001$ (sinapse excitatória).

Podemos tomar a razão $\Delta J/J_s \times 100\%$ para ter uma idéia de quão significativas são as fases intermediárias na transição de fase. O Regime 3 tem o maior transiente relativo à ordem de grandeza

de J_s , cerca de 3%, o Regime 2 tem o menor, cerca de 0.6% e o Regime 1 tem pouco mais de 1%, tanto para o caso inibitório, quanto para o excitatório. As figuras 49 e 50 têm o eixo y em escala logarítmica para enfatizar os degraus.

4.2.2.2 Dinâmica Excitável no Ponto Fixo Para Sinapses Com Ruído

Ao adicionar ruído nas sinapses, conforme discutido na seção 4.1.1.3, modificamos completamente o caráter das transições de fase discutidas na seção anterior. Podemos ver o ruído como uma forma de caminhar aleatoriamente pela transição de fase das figuras 49 e 50, i.e., ora $|J_{ij}(t)| \geq |J_s|$ – possibilitando que, no instante t , toda a rede seja atingida pelo sinal disparado por um neurônio – e ora $|J_{ij}(t)| < |J_s|$ – impedindo a propagação do sinal por toda a rede.

A presença do ruído torna interessante analisar a variável M nas transições de fase em função do J médio, $\langle J \rangle = J + R/2$, sendo que $\langle J \rangle = J$ para sinapses homogêneas. Porém, ainda é válido plotar M em função de J para saber a partir de qual valor do parâmetro J a transição de fase efetivamente ocorre. As simulações foram feitas para $L = 20$, estimulando-se sempre o mesmo neurônio, do centro da rede, para cada realização.

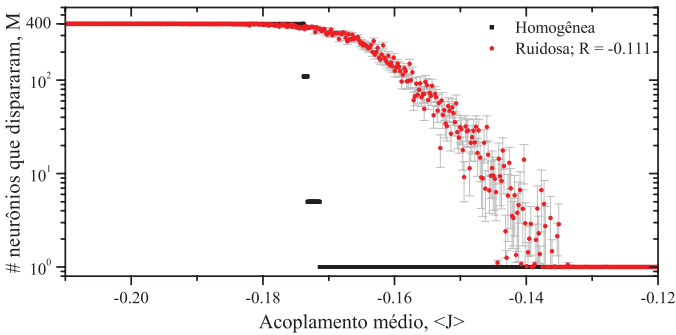


Figura 51. Comparação do parâmetro de ordem, M , para as transições de fase dos casos sem e com ruído ($R = -0.111$). As barras de erro representam o erro aleatório devido a 100 realizações da simulação para cada $J = \langle J \rangle - R/2$. Círculos vermelhos são para sinapses com ruído e quadrados pretos para sem ruído. Sinapses inibitórias e neurônios do Regime 1.

A figura 51 faz uma comparação entre os casos sem ruído (pontos pretos) e com ruído (pontos vermelhos) para sinapses inibitórias (caso da figura 49 esquerda). As barras de erro foram calculadas através do erro aleatório para 100 realizações da simulação para cada J , tendo cada uma rodado por 10000 ts. Consideramos apenas o caso em que $I_0 = 0.1$. Nesta figura, a amplitude do ruído foi ajustada em $R = -0.111$.

É fácil perceber que a presença do ruído torna a transição contínua, ou de segunda ordem, pois, apesar das grandes flutuações no valor de M , este sai de $M = 1$ (fase inativa) para $M = 400$ (fase ativa) de maneira suave. A introdução do ruído no acoplamento entre os neurônios da rede faz com que o sinal do neurônio pré-sináptico não excite sempre o neurônio pós-sináptico, modificando o tamanho da resposta da rede para diferentes valores de J .

O gráfico pode ser, também, analisado através de $M/N = M/L^2$, ao invés de M , mostrando a quantidade relativa de neurônios que dispararam em decorrência de um estímulo. No limite $N \rightarrow \infty$, $M/N \rightarrow 0$, logo, o fato de $M = 1$ na fase inativa não atrapalha a determinação de M/N como parâmetro de ordem⁶⁴.

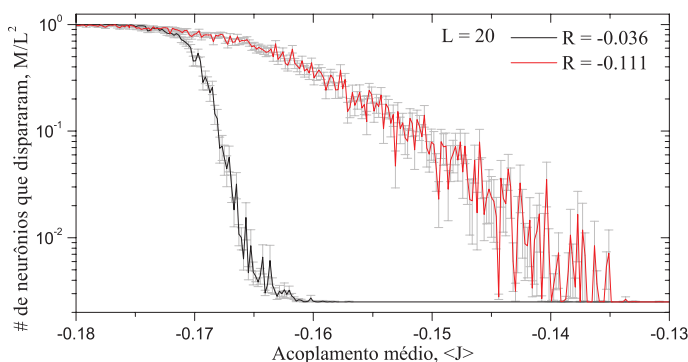


Figura 52. Comparação do parâmetro de ordem, M/L^2 , para a transição de fase do caso com ruído para $R = -0.036$ (linha preta) e para $R = -0.111$ (linha vermelha). As barras de erro representam o erro aleatório devido a 100 realizações da simulação para cada $J = \langle J \rangle - R/2$. Sinapses inibitórias e neurônios do Regime 1.

A figura 52 mostra a mesma rede quadrada para dois valores de R diferentes ($R = -0.036$ e $R = -0.111$). Fica claro que quanto maior

⁶⁴Podemos definir, também, que o parâmetro de ordem é $M - 1$, já que podemos sempre ignorar o neurônio que dispara devido ao estímulo externo, por conveniência.

o R , mais longa é a transição entre as fases inativa e ativa – o que é um resultado esperado quando outros modelos são considerados⁶⁵.

O ruído para o caso com $R = -0.111$ é maior que para o caso com $R = -0.036$, pois $|R|$ maior implica em um intervalo maior no qual poderá ser sorteado o $J_{ij}(t)$, fazendo com que seja necessária uma amostra maior de dados para contemplar o intervalo em iguais proporções. A figura 52 mostra, ainda, que há atividade na rede mesmo quando $|\langle J \rangle| < J_s$, pois basta que $|J + R| > J_s$ para que a rede deixe o estado inativo, atingindo o estado ativo quando $\langle J \rangle \approx J_s$.

Simulamos redes com $L = 30, 40, 50, 60$ e 70 a fim de verificar se o comportamento do parâmetro de ordem, M , se mantém. O resultado está na figura 53. O sistema escala com a quantidade de elementos, pois ao tomar a razão M/L^2 , todas as curvas de M ficam com a mesma forma (figura 53 direita). Em outras palavras, uma rede quadrada com $N = 400$ elementos pode estar próxima ao limite termodinâmico. O expoente relacionado à esta transição de fase pode ser calculado, para cada L , através do método dos *cumulantes de Binder*⁶⁶, o qual permanece como uma perspectiva futura de nosso trabalho.

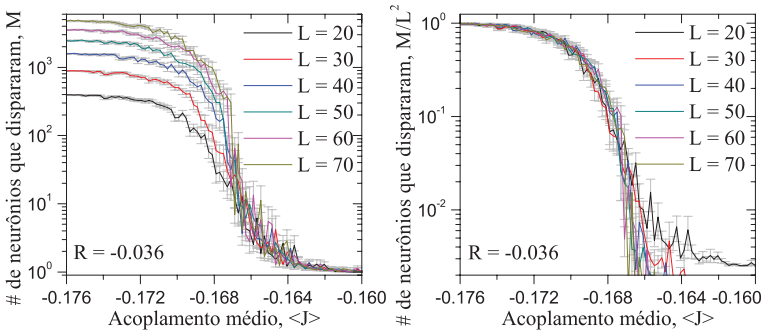


Figura 53. Parâmetro de ordem, M , e parâmetro de ordem normalizado, M/L^2 , para a transição de fase do caso com ruído para $R = -0.036$ e diferentes L . A razão M/L^2 possui a mesma forma para diferentes L , sugerindo que sistemas de tamanhos diferentes se comportam da mesma maneira. As barras de erro representam o erro aleatório devido a 100 realizações da simulação para cada $J = \langle J \rangle - R/2$.

⁶⁵Ver Branco (1999) para o modelo de Blume-Emery-Griffiths, por exemplo.

⁶⁶Ver sobre esse método em Binder (1981), Selke e Shchur (2005) e Selke (2007).

4.3 REDES COMPLEXAS

Vertes, Bassett e Duke (2011) e Bassett et al. (2008) discutem que a topologia das redes em que os neurônios se encontram pode estar correlacionada com o desenvolvimento de algumas doenças psiquiátricas, como a esquizofrenia. Sporns (2010) também discute que o cérebro se organiza de acordo com diferentes topologias; até mesmo a morte de neurônios modifica a topologia das redes do cérebro. Portanto, realizamos estudos preliminares acerca do comportamento de neurônios KTz conectados em dois tipos de rede complexa conhecidos: redes livre de escala⁶⁷ e redes de mundo pequeno⁶⁸.

Posto de maneira simplificada, redes complexas possuem uma topologia *quase-aleatória* – pois são construídas através de regras baseadas em escolhas aleatórias – mas apresentam características globais bem determinadas. Para estudos mais detalhados, recomendamos o trabalho de Albert e Barabási (2002), pois as seções seguintes tratarão apenas dos detalhes mais importantes de cada uma dessas redes e dos nossos resultados.

Utilizamos o *software NetworkX*⁶⁹ para gerar as redes complexas. Como elas são geradas com certa arbitrariedade, pode haver duas redes diferentes, aparentemente, mas que se conformam às características básicas de uma rede livre de escala, ou de uma de mundo pequeno.

Em outras palavras, se gerarmos duas redes livres de escala, por exemplo, é fácil mostrar que o elemento i de uma delas está conectado com um dado conjunto de elementos, C , enquanto que o elemento i da outra está conectado com outro conjunto de elementos, $C' \neq C$, fazendo com que ambas as redes sejam *diferentes* microscopicamente. Mesmo assim, ambas obedecem, globalmente, às características desse tipo de rede. É importante destacar este detalhe, pois redes diferentes – no sentido que conceituamos neste parágrafo – podem apresentar leves diferenças nos gráficos de transição de fase para sinapses homogêneas (justamente por causa das diferenças locais), mas mantêm, sempre, a mesma forma da transição de fase (já que as características globais são equivalentes), como veremos a seguir.

Portanto, deste ponto em diante, a expressão *mesmas redes para*

⁶⁷ *Scale-free networks*, do inglês.

⁶⁸ *Small-world networks*, do inglês.

⁶⁹ *Software* livre e código-aberto desenvolvido na linguagem *Python* pelo *Los Alamos National Laboratory*, disponível para baixar e modificar em <http://networkx.lanl.gov/>. É distribuído livremente sob os termos da licença BSD.

diferentes J significa que foi gerada apenas uma rede – seja de mundo pequeno ou livre de escala – onde foram feitas todas as realizações das simulações, para todos os J . Enquanto que a expressão *redes diferentes para cada J* significa que foi construída uma nova rede (ou livre de escala, ou de mundo pequeno) para cada realização da simulação, para cada J .

Cabe destacar que poderemos nos referir às redes livres de escala como redes de Barabási-Albert (BA) e às redes de mundo pequeno como redes de Watts-Strogatz (WS), por causa do algoritmo utilizado para criar cada uma dessas redes.

4.3.1 Redes Livres de Escala

São redes em que cada elemento i possui k_i vizinhos, tal que k_i é uma variável aleatória com distribuição $P(k_i)$ dada por:

$$P(k_i) \sim k_i^{-\theta} . \quad (4.26)$$

Em outras palavras, a topologia é organizada de acordo com uma lei de potência.

Há diversos algoritmos para construir redes livres de escala. Utilizamos o proposto por Barabási e Albert (1999). Este consiste em construir uma rede de N sítios começando com u sítios. Cada novo sítio adicionado se conecta a outros u sítios selecionados com base nas suas quantidades de vizinhos.

Elementos com mais vizinhos têm maior probabilidade de receber uma nova conexão, enquanto elementos com poucos vizinhos têm baixa probabilidade de receber uma nova conexão, daí chama-se este algoritmo de *agregamento preferencial*⁷⁰. Portanto, a probabilidade, $\pi(k_i)$, de um elemento da rede receber uma nova conexão é:

$$\pi(k_i) = \frac{k_i}{\sum_j k_j} , \quad (4.27)$$

onde a soma é sobre todos os elementos atualmente presentes na rede.

Quando a rede atinge a quantidade de elementos desejada, N , o algoritmo pára. A rede estará, portanto, com uma distribuição de k_i dada por 4.26. O expoente resultante é sempre $\theta = 3$ e é independente de u (ALBERT; BARABÁSI, 2002, p.71). Escolhemos $u = 3$, arbitrariamente, para nossas simulações.

⁷⁰ *Preferential attachment*, do inglês.

4.3.1.1 Redes Livres de Escala Com Sinapses Homogêneas

Assim como as redes quadradas, a rede de Barabási-Albert também mostrou uma transição de primeira ordem para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos, com sinapses homogêneas inibitórias. A figura 54 mostra a transição de fase de primeira ordem para essa rede.

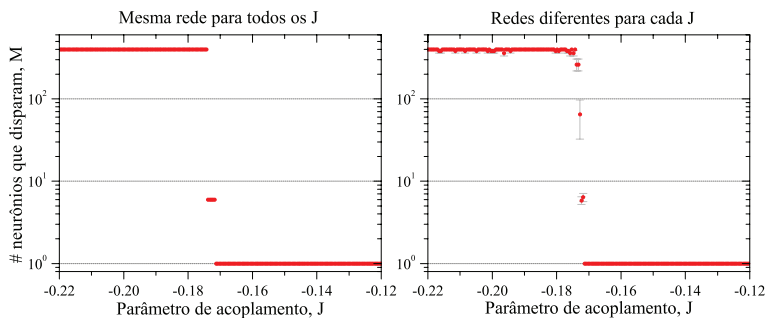


Figura 54. Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento, J , na transição de fase da rede de Barabási-Albert para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses homogêneas, considerando a mesma rede para cada realização (esquerda) e diferentes redes para cada realização (direita). Detalhes da simulação no texto.

A medida da quantidade de neurônios que disparam em decorrência de um estímulo delta, M , é calculada por uma média aritmética de 20 realizações da simulação para cada J , de onde são, também, calculadas as barras de erro (erro aleatório). No gráfico da esquerda da figura 54, mantém-se exatamente a mesma rede para todas as realizações. No da direita, é montada uma nova rede para cada realização da simulação. Desta maneira, podemos verificar que, apesar das diferenças locais nas redes geradas para cada simulação (conforme definimos no final da seção 4.3), a rede mostra um comportamento robusto, mantendo uma transição de fase descontínua – como esperado – que ocorre no mesmo valor de $J \equiv J_s$ para todas as realizações.

Ainda, encontramos um valor de⁷¹ $J_{s,BA}^- = -0.174773869$ para o limiar J_s^- dos neurônios do Regime 1, enquanto que, para redes quadradas, temos $J_{s,SQ}^- = -0.173875$, mostrando que o valor em que a

⁷¹Valores determinados computacionalmente com dupla precisão.

rede se torna ativa é independente da sua topologia⁷². Este é um resultado esperado, uma vez que tanto os neurônios, quando as sinapses, possuem o mesmo conjunto de parâmetros em ambos os casos, sendo, também, todos iguais dentro de cada rede.

4.3.1.2 Redes Livres de Escala Com Sinapses Com Ruído

O efeito do ruído nas sinapses numa rede de Barabási-Albert é o mesmo que numa rede quadrada. A figura 55 mostra o parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, para uma rede com $N = 400$ e com neurônios do Regime 1, ligados por sinapses com ruído inibitórias. Como nos outros casos, o valor de M é calculado através de uma média aritmética entre 100 realizações para cada J . Em vermelho, os resultados para a mesma rede em cada realização, e em preto, para diferentes redes em cada realização.

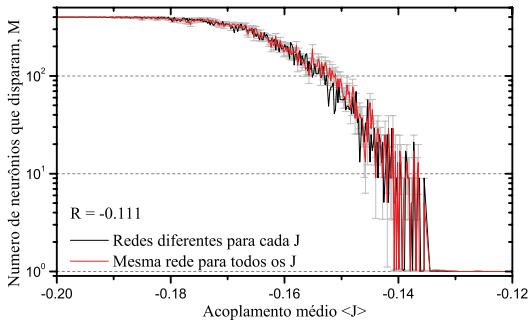


Figura 55. Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Barabási-Albert para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses ruidosas ($R = -0.111$), considerando a mesma rede para cada realização (vermelho) e diferentes redes para cada realização (preto). Detalhes da simulação no texto.

A figura 56 mostra a comparação entre as transições de fase para sinapses homogênea (preto) e ruidosa (vermelho) – ambas para redes completamente iguais. Como na rede quadrada, o ruído ($R = -0.111$, neste caso) transforma uma transição descontínua em contínua.

⁷²Os valores de J_s^- apresentam uma diferença percentual de 0.5%, o que os torna iguais, considerando que as grades de valores de J em que ambas as simulações foram feitas são diferentes entre si.

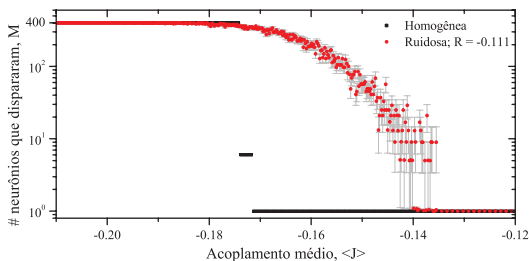


Figura 56. Comparação do parâmetro de ordem, M , para sinapses homogêneas (preto) e ruidosas (vermelho, $R = -0.111$) em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Barabási-Albert para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos. Detalhes da simulação no texto.

Aparentemente, em $\langle J \rangle = -0.14$, M dá um salto, mesmo no caso com ruído. Indicando que o ruído transformou a transição de primeira ordem em uma transição fraca de primeira ordem. Porém, as barras de erro indicam que a curva $M(J)$ pode ser suave e contínua, sendo esse salto aparente devido à sua grande inclinação.

4.3.2 Redes de Mundo Pequeno

Redes de mundo pequeno são redes cujo *menor caminho médio*⁷³ entre quaisquer dois elementos da rede é pequeno⁷⁴, por mais que a quantidade de elementos na rede seja grande.

Sendo k_i a quantidade de vizinhos do elemento i , a distribuição de k_i é parecida com uma Gaussiana, porém é mais estreita, mostrando que cada elemento da rede tem, aproximadamente, a mesma quantidade de vizinhos (ALBERT; BARABÁSI, 2002). Se cada elemento estivesse conectado a uma quantidade aleatória de outros elementos (rede aleatória), a distribuição de k_i seria Gaussiana.

Watts e Strogatz (1998) propuseram um modelo para obter redes de mundo pequeno através de redes regulares, que consta no seguinte:

1. Cria-se uma rede linear com CC periódica (um anel) de N ele-

⁷³O menor caminho médio entre dois elementos da rede é o trajeto que liga quaisquer dois elementos da rede passando pelo menor número de outros elementos.

⁷⁴Nas redes de mundo pequeno comumente encontradas, o menor caminho médio entre quaisquer dois elementos varia de 2.4 a 16 (ALBERT; BARABÁSI, 2002).

mentos, onde cada elemento se conecta com seus K primeiros vizinhos (sendo $K/2$ para cada lado). Na figura 57, esquerda, está ilustrada a situação para $K = 4$;

2. Uma por vez, cada conexão é desfeita com probabilidade s , sendo refeita com qualquer outro elemento da rede escolhido aleatoriamente (excluindo a possibilidade do elemento se conectar consigo mesmo e de fazer uma conexão com algum elemento que já seja seu vizinho).

No final, obtém-se uma rede similar à do centro da figura 57. Chamaremos de p_r a *probabilidade de reconexão*. Se $p_r = 1$, então toda conexão será sorteada aleatoriamente, acabando com uma rede completamente aleatória (figura 57 direita). Se $p_r = 0$, nenhuma conexão é refeita e a rede continua sendo regular. Valores intermediários de p_r resultam em uma rede de mundo pequeno.

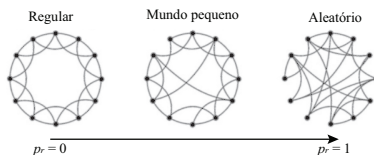


Figura 57. Ilustração do método de Watts e Strogatz para criação de redes de mundo pequeno. Pontos representam elementos e traços, conexões. A seta indica o eixo da probabilidade de reconexão, p_r . À esquerda está a condição inicial do algoritmo: um anel com conexões entre $K = 4$ primeiros vizinhos ($p_r = 0$). No meio, uma rede de mundo pequeno ($0 < p_r < 1$) e à direita uma rede completamente aleatória ($p_r = 1$).

Além de uma pequena menor distância média entre quaisquer dois elementos, redes de mundo pequeno apresentam alto grau de *clusterização*, i.e., os elementos formam grupos densos, eventualmente conectados entre si (ALBERT; BARABÁSI, 2002, p.67–69). Para nossas simulações, escolhemos $p_r = 0.02$ e $K = 4$, pois esses parâmetros representam bem essas características. É possível que o processo de criação da rede resulte em alguns grupos de elementos isolados, porém o *NetworkX* fornece um método que garante que a rede gerada seja sempre conexa (não há nenhum elemento, ou grupo de elementos, isolado do todo).

4.3.2.1 Redes de Mundo Pequeno Com Sinapses Homôgeneas

Redes de Watts-Strogatz mostraram um comportamento bem diferente das livres de escala e das quadradas. A figura 58 mostra o comportamento do parâmetro de ordem, M , da transição de fase dessa rede para $N = 400$ elementos e sinapses homogêneas inibitórias, com neurônios do Regime 1. À esquerda está uma simulação com a mesma rede para todas as realizações e à direita, com diferentes redes⁷⁵.

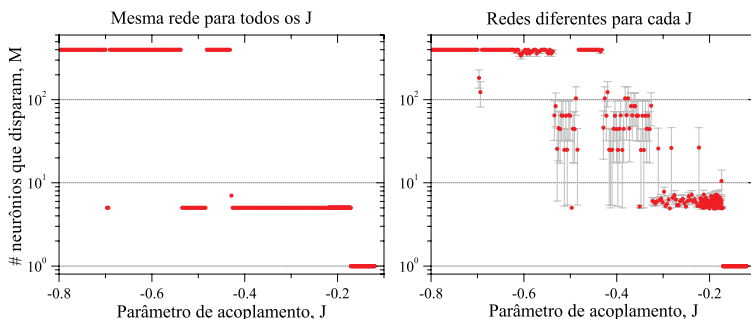


Figura 58. Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento, J , na transição de fase da rede de Watts-Strogatz para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses homogêneas, considerando a mesma rede para cada realização (esquerda) e diferentes redes para cada realização (direita). Verifica-se comportamento não monotônico. Detalhes da simulação no texto.

Embora os resultados pareçam diferentes, os gráficos estão em escala logarítmica no eixo y , ressaltando, portanto, pequenas diferenças. Assim, a região entre $-0.4 < J < -0.2$ possui, aproximadamente, os mesmos valores de M , inclusive no caso em que redes diferentes foram utilizadas (figura 58, direita) – basta conferir as barras de erro.

Mesmo sendo derivada de redes regulares (já que o algoritmo para montar uma rede de Watts-Strogatz inicia com uma rede regular) e possuindo algumas características de redes regulares (como a grande clusterização), os resultados não monotônicos na figura 58 são impressionantes. O primeiro degrau aparece em⁷⁶ $M = 5$ e $J = -0.171758794$,

⁷⁵O valor de M é uma média aritmética para 20 realizações para cada J , no caso homogêneo, e 100 realizações para cada J , no caso ruidoso, sendo as barras de erro correspondentes ao erro aleatório associado a cada média.

⁷⁶Valor de J determinado computacionalmente.

enquanto que o primeiro degrau numa rede quadrada – fase intermediária entre ativa e inativa, conforme discutido na seção 4.2.2.1, figura 49 – aparece em $M = 5$ e $J = -0.171557789$. Contudo, o intervalo de J durante o qual permanece a fase intermediária, em redes de Watts-Strogatz, é muito maior. A diferença percentual entre esses valores de J é $\approx 0.001\%$, portanto, eles podem ser considerados iguais, mostrando que, apesar das diferenças microscópicas entre as redes, a dinâmica interna dos neurônios e das sinapses é que controla os limiares das transições.

Talvez esse transiente seja muito mais longo nas redes de mundo pequeno devido ao alto grau de clusterização: os neurônios formam vizinhanças densas, sendo que cada neurônio está conectado a um número aleatório de vizinhos. Assim, o sinal gerado por um estímulo pode ficar preso nessas vizinhanças e não se espalhar pela rede, mesmo para valores de J suficientemente grandes para excitar uma rede regular, pois, nestas, ondas globais se propagam mais facilmente, já que cada neurônio recebe entrada de dois vizinhos (no caso das redes quadradas).

A flutuação causada pelas diferentes redes apenas deixa claro o caráter aleatório da topologia das mesmas. Algumas redes terão, em média, alguns vizinhos a mais do que outras, porém, globalmente, todas serão consideradas de mundo pequeno.

Para $-0.45 < J < -0.4$, aproximadamente, a rede está na fase ativa. Com $|J|$ levemente maiores, entre -0.55 e -0.45 , a rede torna a ter poucos neurônios disparando, da mesma maneira que na fase intermediária anterior. Daí para outros valores de J maiores, a rede passa para a fase ativa, exceto em $J = -0.7$, onde há outra queda de atividade.

Não fizemos estudos suficientes para entender com mais clareza o fenômeno aqui comentado, mas acreditamos que ele está diretamente ligado com a dinâmica interna dos neurônios – como o período refratário e seus limiares de excitação – e com a topologia da rede.

4.3.2.2 Redes de Mundo Pequeno Com Sinapses Com Ruído

Mantendo as mesmas características da seção anterior, mas para sinapses com ruído, a rede manteve a aparência estranha na variação do parâmetro de ordem, M , em função de $\langle J \rangle$. Simulações com a mesma rede e com redes diferentes para cada J , para cada realização, resultaram na mesma forma, apresentada na figura 59. Como vem acontecendo nas outras situações, o ruído transformou as transições

descontínuas em contínuas (figura 60).

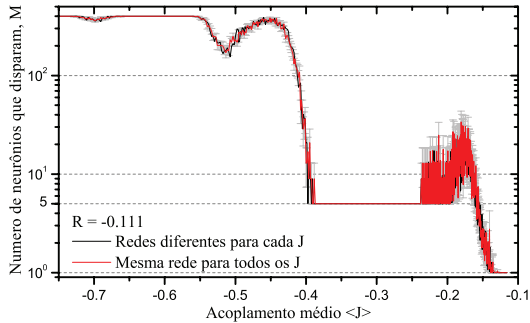


Figura 59. Parâmetro de ordem, M , em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Watts-Strogatz para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos com sinapses ruidosas ($R = -0.111$), considerando a mesma rede para cada realização (vermelho) e diferentes redes para cada realização (preto). Detalhes da simulação no texto.

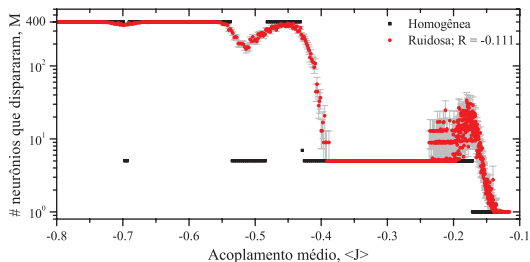


Figura 60. Comparação do parâmetro de ordem, M , para sinapses homogêneas (preto) e ruidosas (vermelho, $R = -0.111$) em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, na transição de fase da rede de Watts-Strogatz para neurônios do Regime 1 e $N = 400$ elementos. Detalhes da simulação no texto.

Estudamos apenas o caso $R = -0.111$, o que é um ruído pequeno, comparado com o tamanho do intervalo de transiente ao qual a rede está sujeita ($\Delta J \approx 0.2$). Outros estudos para diferentes valores de R devem ser feitos para verificar se a transição mantém a mesma aparência ou muda bruscamente.

4.4 SÍNTESE DOS RESULTADOS PARA SINAPSES COM RUÍDO

Nesta seção, contrastamos brevemente, na figura 61, os resultados para sinapses ruidosas para os três tipos de rede – quadrada, livre de escala e mundo pequeno – para comparar o efeito do ruído em diferentes topologias, no mesmo intervalo de J .

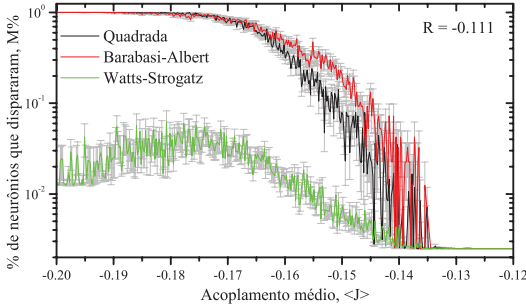


Figura 61. Comparação do parâmetro de ordem, M/N , em função do acoplamento médio, $\langle J \rangle$, para a transição de fase com sinapses ruidosas para redes quadradas (preto), redes livres de escala (vermelho) e redes de mundo pequeno (verde).

É evidente a diferença na variação de M em função de $J = \langle J \rangle - R/2$ para diferentes topologias. Esperamos que, para os casos das redes quadrada e livre de escala (caso esta apresente, mesmo, uma transição contínua), $M \sim (J - J_c)^\beta$, com diferentes β para diferentes topologias, de maneira análoga à magnetização dos ferromagnetos – em que diferentes topologias implicam em diferentes *classes de universalidade*, cada uma caracterizada por expoentes distintos para a mesma grandeza – cujos expoentes para o caso de campo médio estão calculados no apêndice A (YEOMANS, 1992). Entretanto, é difícil estimar β a partir dos dados, pois a curva varia muito rapidamente em função de J , além de não estar bem definida (devido ao grande ruído em M/N próximo à transição de fase, em J_c).

Pretendemos calcular o expoente β através dos cumulantes de Binder, conforme comentado na seção 4.2.2.2. É importante notar, também, que os degraus intermediários, no caso das sinapses homogêneas, desaparecem no limite $N \rightarrow \infty$, pois o parâmetro de ordem $M/N \rightarrow 0$, já que o $M \ll N$ nos degraus.

4.5 AVALANCHES E CRITICALIDADE COM O KTZ

Buscamos estudar o desenvolvimento de SOC numa rede de neurônios. Conforme discutimos em 2.2, a SOC é caracterizada, principalmente, por distribuições de tamanhos de eventos em forma de lei de potência, tanto temporal, quanto espacial, i.e., tanto o tamanho do evento, s , quanto sua duração, t , obedecem às equações 2.18. Dependendo do problema, s pode ser tanto uma quantidade – como no caso da Pilha de Areia, onde representa a quantidade de grãos que desmoronam – quanto outra grandeza, como energia – caso dos terremotos.

Para simular as avalanches, começamos com todos os neurônios quiescentes (em ponto fixo) e estimulamos a rede através de um estímulo delta periódico (apêndice B.3) ou de um delta quiescente⁷⁷ (apêndice B.4). Ambos geram uma rajada de atividade na rede de acordo com os parâmetros J e R previamente ajustados. Essa rajada se propaga e, eventualmente, se dissipa (ou nas bordas – CC livres – ou por causa de uma baixa na atividade do ruído sináptico – $|J_{ij}(t)| < |J_s|$ nas fronteiras da avalanche).

Já que os eventos ocorrem no tempo em forma de rajadas (ou seja, há longos períodos de inatividade, seguidos de rápidos períodos de atividade, ora intensa, ora fraca), chamamos esses eventos de avalanches, pois acontecem de maneira similar às avalanches de neve ou de areia. No caso dos neurônios, definimos uma avalanche como sendo uma rajada de disparos subsequentes na rede em decorrência de apenas um único estímulo. Por exemplo, se estimularmos uma rede quadrada de neurônios no Regime 1, na fase ativa, com sinapses homogêneas e $J = -0.2$ (figura 49), a avalanche terá tamanho $s = N$, pois todos os neurônios respondem ao estímulo com apenas um único disparo⁷⁸.

Buscamos avalanches cujos tamanhos s estejam distribuídos de acordo com uma lei de potência (o mesmo vale para a duração, t , das avalanches). Portanto, uma transição de fase de primeira ordem não é interessante, já que a rede apresenta apenas dois estados e as avalanches terão sempre o mesmo tamanho (ou $s = 1$ para $|J| < |J_s|$, ou $s = N$ para $|J| > J_s$, desconsiderando a fase intermediária que é

⁷⁷O estímulo delta periódico consiste em, periodicamente, estimular um neurônio da rede, aleatoriamente escolhido, com um estímulo delta. Já o delta quiescente, consiste em estimular a rede com um estímulo delta em um neurônio aleatoriamente escolhido, apenas quando a atividade gerada pelo estímulo anterior terminar. Mais detalhes no apêndice B.

⁷⁸É importante esclarecer a diferença: definimos uma avalanche como a quantidade de disparos decorrentes de um estímulo e não como a quantidade de neurônios que dispararam por causa de um estímulo, como veremos logo adiante.

irrelevante para redes quadradas). O ruído faz com que possamos observar avalanches com qualquer tamanho $s = M$ tal que $1 < s < N$ para o mesmo estímulo delta aplicado num neurônio arbitrário da rede, como fica claro na variação contínua das transições de fase vistas na seção 4.2.2.2 e nas seções imediatamente após essa. Resta saber se a distribuição $P(s)$ das avalanches que geramos obedece a forma da eq. 2.18.

Utilizar o mapa KTz traz algumas vantagens, como a melhor correspondência com a realidade⁷⁹, já que o KTz preserva as características fundamentais de sistemas dinâmicos, e do comportamento dos neurônios biológicos, e são mais fáceis de tratar computacionalmente.

Por outro lado, um disparo de um dado neurônio – descrito por um mapa ou por uma eq. diferencial – não ocorre num instante t bem definido – como é o caso dos neurônios integra-dispara – mas ocorre em um intervalo de tempo Δt , durante o qual o potencial de membrana⁸⁰ $x(t) > 0$. Diferentemente dos autômatos celulares, os disparos dos vizinhos pós-sinápticos não ocorrerão no instante imediatamente após o instante em que houve disparo no neurônio pré-sináptico, já que o tempo que os neurônios pós-sinápticos demoram para responder ao disparo do neurônio pré-sináptico muda de acordo com os parâmetros dos neurônios, das sinapses e com a intensidade do estímulo.

Ainda, o tempo de resposta do neurônio pós-sináptico pode mudar, também, de acordo com as flutuações computacionais no potencial de membrana de cada neurônio. Consequência destes fatos é que não é possível estabelecer uma relação de causalidade direta entre o disparo de um dado neurônio com o disparo subsequente de seus vizinhos. Em outras palavras, dada a sensibilidade do sistema aos parâmetros, às condições iniciais, às influências dos vizinhos e à precisão dos cálculos computacionais, é impossível determinar computacionalmente, com exatidão, o instante em que ocorrerá disparo nos neurônios pós-sinápticos dado que houve disparo no neurônio pré-sináptico. Além de que o instante em que o estímulo é efetuado sobre a rede não é previamente determinado, pois é preciso esperar uma avalanche (cuja duração é incerta) acabar para efetuar um novo estímulo (no caso do delta quiescente).

Portanto, implementamos um método semelhante ao método ex-

⁷⁹Quando comparado com os modelos de neurônio utilizados por Arcangelis, Perrone-Capano e Herrmann (2006), Levina, Herrmann e Geisel (2007), Abbott e Rohrkemper (2007) e Ribeiro et al. (2010), para citar alguns.

⁸⁰Assumimos que o disparo está ocorrendo sempre que $x(t) > 0$ como uma boa aproximação no modelo KTz. Isso nem sempre é verdade, pois nem sempre um neurônio com $x(t) > 0$ consegue excitar seus vizinhos, mesmo com sinapses intensas.

perimental utilizado por Priesemann, Munk e Wibral (2009) e Ribeiro et al. (2010) para medir o tamanho e a duração das avalanches. Tal método consiste em dividir o tempo em janelas (pequenos intervalos de tempo), cada uma com w ts, e definir uma avalanche como sendo a soma da quantidade de disparos (de todos os neurônios da rede) presentes em janelas consecutivas, até que se ache uma janela vazia. A avalanche seguinte será da próxima janela que contém disparos até a próxima vazia, e assim por diante. A duração de uma avalanche é a quantidade de janelas que ela durou, multiplicada por w . Este método é arbitrário, pois depende da duração da janela de tempo escolhida, mas se mostrou útil ao analisar dados experimentais nos trabalhos citados⁸¹. Ele está ilustrado na figura 62(topo) junto com os algoritmos de subamostragem – figura 62(meio e baixo) – discutidos a seguir.

Os resultados das simulações apresentados nas próximas seções serão ou de uma *amostragem completa* da rede ou de uma *subamostragem aleatória* da rede. Amostragem completa significa que todos os neurônios da rede têm seus disparos considerados durante a contagem do tamanho da avalanche, descrita há pouco. Já subamostragem aleatória significa que apenas uma fração f de neurônios (aleatoriamente escolhidos no início da simulação) terá os disparos considerados na contagem do tamanho e da duração das avalanches.

Quando nos referirmos à *subamostragem correlacionada* (SC), caso da figura 62(meio), significa que os disparos dos $(1-f)N$ neurônios descartados na contagem do tamanho das avalanches, são considerados para agrupar os disparos de uma dada avalanche. Assim, os disparos de uma dada avalanche ainda estão correlacionados entre si. Já no caso da *subamostragem descorrelacionada* (SD), figura 62(baixo), os $(1-f)N$ neurônios são completamente ignorados, tanto na contagem do tamanho das avalanches, quanto no agrupamento das janelas onde ocorreram disparos. A diferença entre essas duas abordagens de subamostragem de dados fica clara na última avalanche dos quadros do meio e de baixo da figura 62, em que, no caso da SC, a avalanche tem 3 janelas de tempo de duração, apesar de ter apenas fN neurônios medidos, enquanto que no caso da SD, essa avalanche é quebrada em

⁸¹Um disparo dura pouco mais de 10 ts, por isso dividimos a série temporal da rede em janelas de $w = 20$ ts. Como a memória disponível no computador é limitada, não armazenamos a série temporal de todos os neurônios da rede por todo o tempo de simulação, pois as simulações que buscam avalanches rodam por 10^8 ts. Ao invés de armazenar tudo na memória, a simulação calcula os primeiros w ts, analisa os dados, continua por mais w ts, etc. Portanto, a unidade de duração de avalanches nos gráficos que virão a seguir é janelas de tempo (1 janela de tempo = w ts = 20 ts).

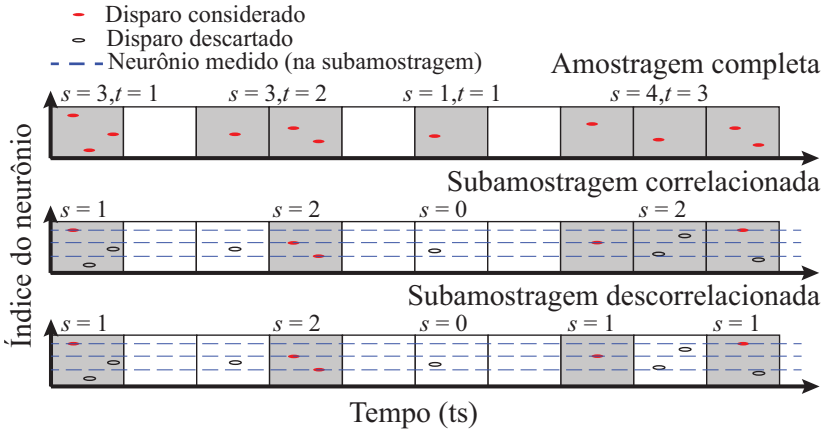


Figura 62. Ilustração do algoritmo utilizado para medir amostras e subamostras das avalanches. No eixo y estão os neurônios da rede e no eixo x , o tempo. Topo: amostragem completa; meio: subamostragem correlacionada; baixo: subamostragem descorrelacionada. Cada disparo contado é representado por um círculo vermelho. As linhas tracejadas representam os neurônios que são considerados (fração $f = 3/N$). Os círculos vazados são disparos ignorados na contagem do tamanho das avalanches em ambas as subamostragens, mas considerados para agrupar as avalanches apenas na subamostragem correlacionada (comparar última avalanche nos quadros do meio e de baixo). As avalanches estão representadas por retângulos de fundo cinza. Cada retângulo corresponde a uma janela de w ts.

duas avalanches.

No final da seção 4.1.1.3, definimos a probabilidade do neurônio pós-sináptico disparar, dado que este recebe uma sinapse com ruído. A equação 4.20 mostra que é possível ajustar dois parâmetros dos três (R , J e p), e calcular o outro. Para analisar nossos resultados, supomos que existe uma probabilidade fixa, $p = p_c$, que depende apenas das características dinâmicas dos componentes do sistema (neurônios e sinapses), para a qual o sistema é crítico (apresenta lei de potência).

Essa idéia pode ser corroborada através dos gráficos de transição de fase contínua apresentados nas seções anteriores: para um certo valor de $J = J_c$, o sistema torna-se crítico (o parâmetro de ordem deixa de ser zero). Já que R é fixo, temos um par (R, J_c) ao qual está

associado $p_c = (\tilde{J}_c + R - J_s) / R$. Como vimos na figura 52, valores fixos diferentes de R resultam em valores diferentes de J_c , tornando atrativa a idéia de p_c ser, também, fixo.

A hipótese de uma probabilidade de excitação crítica, fixa, só pode ser confirmada por resultados muito mais precisos do que os nossos, onde não há dúvida quanto ao valor de J_c . Porém, tentaremos suportar essa idéia através de alguns resultados. De qualquer maneira, torna-se mais fácil indicar os parâmetros através da probabilidade, p , como faremos algumas vezes nas seções que seguem. Ademais, utilizamos, quando não indicado, neurônios do Regime 1 conectados por sinapses rápidas inibitórias ($\tau_{f,g} = 2, J < 0$).

4.5.1 Representação do Estado Crítico

Antes de mostrar os resultados das avalanches, é importante abrir um parêntese sobre como expressar uma amostra de dados que representa uma distribuição em lei de potência, conforme discute Newman (2005).

Dados, quando representam distribuições em lei de potência, podem ser expressos de quatro maneiras distintas: através de um histograma em escala linear, através de um histograma em escala di-log, através de um histograma com intervalos exponenciais ou através da probabilidade acumulada.

Newman (2005) mostra, como veremos na figura 63, que representar os dados através de um histograma convencional, em escala di-log, não é o mais indicado, pois os dados para valores grandes do eixo x apresentam muito ruído (devido a baixa amostragem estatística). Também enfrentamos este problema e, conforme sugerido no trabalho citado, representamos as leis de potência através da probabilidade acumulada.

Tanto no histograma quanto no gráfico de probabilidade acumulada, os valores x medidos são representados no eixo x . A diferença é que em um histograma convencional, o eixo y contém os valores $y = P(x)$, sendo $P(x)$ a quantidade de vezes que uma dada medida, x , se repete. Enquanto que no gráfico de probabilidade acumulada, o eixo y contém os valores $y = P(X > x)$, tal que $P(X > x)$ é a quantidade de vezes que todos os valores, X , maiores do que uma dada medida, x , se repetem. Em outras palavras, $P(X > x)$ é a probabilidade de medir um valor X que é maior que o valor x correspondente no eixo dos x .

É possível mostrar que a probabilidade acumulada de uma lei de

potência, $P(X > x)$, é, também, uma lei de potência: seja $P(x) \sim x^{-\alpha}$ a distribuição de uma variável x , então $P(X > x) \sim X^{-\alpha'}$ é sua distribuição acumulada, sendo que $\alpha = \alpha' + 1$. Ainda, a probabilidade acumulada tem a vantagem de não necessitar que os valores de x sejam distribuídos em janelas, como é necessário para fazer o histograma convencional, sendo, portanto, independente do tamanho da janela ajustado para preencher o histograma.

4.5.2 Amostragem Completa

A figura 63, a seguir, mostra as avalanches espaciais (topo) e temporais (baixo) encontradas na transição de fase que vimos na figura 53, na seção anterior. Os expoentes dos ajustes por mínimos quadrados são⁸² $\alpha \approx 1.4$ e $\tau \approx 1.56$. Nela, destacamos a diferença entre dois dos métodos comentados na seção anterior: o histograma (esquerda) e a probabilidade acumulada (direita).

A grande dispersão dos pontos na cauda do histograma (tanto para as distribuições espaciais, quanto para as temporais) é devida à pequena quantidade de dados que é obtida nessa região (típica para qualquer medida de uma grandeza que obedece uma lei de potência em um sistema finito). Pelo mesmo motivo, a probabilidade acumulada cai muito mais rápido no final da curva. Contudo, esta fornece uma forma mais confiável à lei de potência, já que é uma função contínua que está definida para todo s (ou t) (NEWMAN, 2005). Também é interessante notar que essa queda brusca ocorre para valores de s , tal que, aproximadamente, $s > N$, onde N é o número de elementos na rede, revelando o tamanho finito do sistema. Já o valor de corte da distribuição temporal (entre 40 e 70 janelas de tempo para $L = 20$) não possui uma relação direta com N .

No gráfico da probabilidade acumulada espacial (canto superior direito da figura 63) se encontram os dados para dois tipos de simulação diferentes. Numa delas (curva vermelha tracejada), utilizamos o estímulo delta periódico (com um período $T = 1500$ ts) e noutra (curva preta sólida), o delta quiescente. Ambas as curvas coincidem apenas quando o período do estímulo delta periódico é $T \gg \langle t \rangle$, onde $\langle t \rangle$ é a duração média de uma avalanche, pois isso evita a superposição de duas avalanches⁸³.

⁸²Lembrando que $P(s) \sim s^{-\alpha}$ e $P(t) \sim t^{-\tau}$.

⁸³O algoritmo conta duas avalanches superpostas como sendo apenas uma avalanche, i.e., quando $T \approx \langle t \rangle$ aparecem muitas avalanches muito grandes, prejudicando a forma da lei de potência.

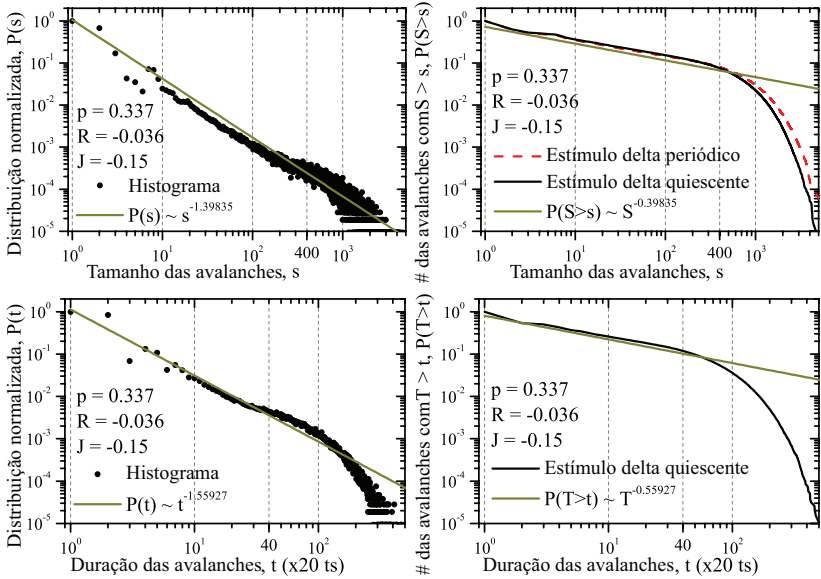


Figura 63. Histograma normalizado (painéis da esquerda) e probabilidade acumulada (painéis da direita) das avalanches espaciais (topo) e temporais (baixo) para uma rede quadrada com $L = 20$, $R = -0.036$ e $J = -0.15$. Os parâmetros são os mesmos da transição de fase da figura 53. Expoentes $\alpha \approx 1.4$ e $\tau \approx 1.56$.

Também foram observadas avalanches para redes com $L = 30$. A figura 64 (esquerda) traz a comparação entre avalanches para $L = 30$ (com $p \approx 0.319$) e para $L = 20$ (com $p \approx 0.328$) – ambas com $J = -0.15$. p levemente diferentes indicam que a amplitude do ruído, R , é levemente diferente para ambos os casos, pois todos os outros parâmetros são iguais.

Apesar dos p levemente diferentes, as avalanches, tanto temporais, quanto espaciais, apresentaram, incrivelmente, uma boa concordância entre seus expoentes, a saber $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.4$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.6$. Considerando a pouca precisão que temos para determinar o exato ponto da transição de fase, esses expoentes e a probabilidade de excitação da rede utilizada concordam muito bem com os apresentados na figura 63, logo acima.

O procedimento de colapso dos dados utilizado para obter os

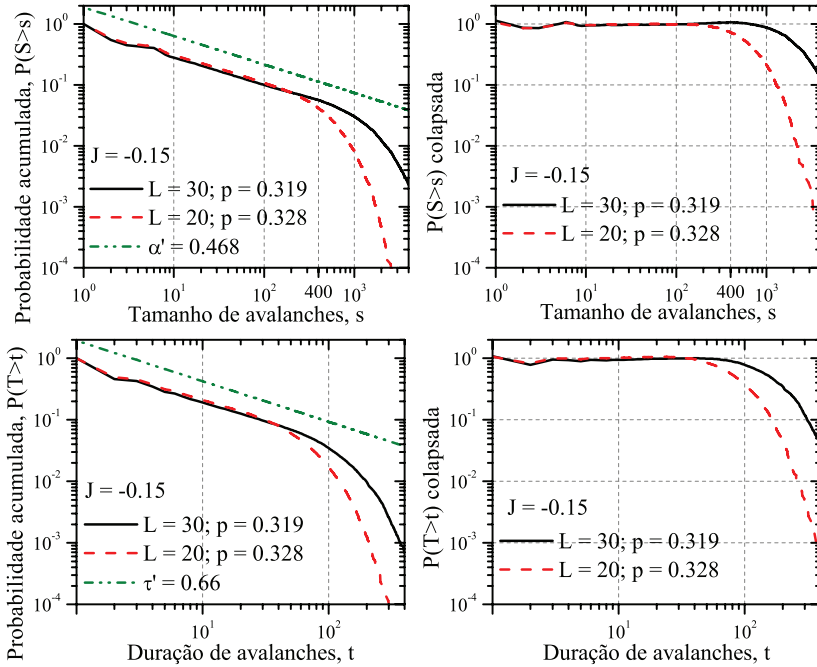


Figura 64. Esquerda: Avalanches espaciais (topo) e temporais (baixo) para redes quadradas com $L = 20$ (linha tracejada) e $L = 30$ (linha sólida). Expoentes $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.468$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.66$. Direita: colapso dos dados da esquerda (ver detalhes no texto).

o painel da direita da figura 64 é descrito a seguir. Seja $P_i(s)$ a função determinada pelos dados computacionais da curva i e seja $f(s) = s^b \neq 0$ a função que ajusta os dados de $P_0(s)$ (por mínimos quadrados, por exemplo). Definimos o colapso como o quociente $Q_i(s) = A_i P_i(s) / f(s)$, onde A_i é uma constante de normalização (utilizada apenas para garantir que $Q_i(s) = 1$). Assim, espera-se que todos os dados $P_i(s)$ que podem ser ajustados com o mesmo expoente, b , fiquem alinhados, ou colapsados, sobre a reta horizontal $Q_i(s) = 1$, enquanto que dados com expoentes diferentes ficam inclinados em relação a esta reta. Na figura 64, as curvas em verde (traço-ponto-ponto) nos painéis da esquerda foram utilizadas como base para realizar o colapso das curvas dos painéis da direita.

É importante destacar que esse procedimento não foi aplicado

com sucesso aos dados com $L = 10, 15, 20$ e 30 , ao mesmo tempo, todos com $p = 0.337$, $R = -0.036$ e $J = -0.15$. A princípio, parece que essa probabilidade é ligeiramente elevada e deixa a rede num estado supercrítico⁸⁴, além de a transição de fase para $R = -0.036$ ser extremamente rápida, apesar de contínua.

Para analisar a hipótese da existência de uma região crítica (com leis de potência) no plano $R \times J$ – levantada no final da seção 4.5 – observemos a figura 65, em que há comportamento crítico para $J = -0.10$ e para $J = -0.15$ (com $R = -0.036$ e $p \approx 0.337$ fixos).

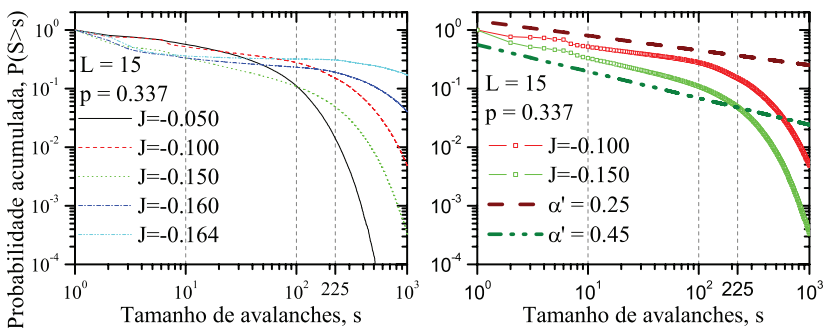


Figura 65. Esquerda: Avalanches numa rede quadrada com $L = 15$ para $p = 0.337$, $R = -0.036$ e J conforme na legenda. Direita: detalhe dos dois regimes críticos, $J = -0.15$ (quadrados, curva tracejada) e $J = -0.10$ (círculos, curva traço-ponto), com seus respectivos ajustes. Expoentes $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.45$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.63$ para $J = -0.15$ e $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.25$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.39$ para $J = -0.10$ (τ não está exposto na figura).

O resultado na figura 65 se repetiu para $L = 10$ e para $L = 20$ (com expoentes diferentes, mas relativamente próximos para $L = 20$). No painel da esquerda, aparecem diferentes distribuições de avalanches, mas apenas as duas em destaque na direita têm a forma de lei de potência (ajustadas por mínimos quadrados em detalhe no painel da direita), cujos expoentes são $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.45$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.63$ para $J = -0.15$ e $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.25$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 1.39$ para $J = -0.10$. O caso para $J = -0.05$ se mostra subcrítico, pois apresenta uma maior

⁸⁴Por supercrítico entendemos o comportamento de uma rede onde há avalanches grandes mais frequentemente do que quando ocorre comportamento de lei de potência (por avalanches grandes, entenda-se aquelas capazes de cobrir a maior parte da rede).

concentração de avalanches pequenas, enquanto que os casos $J = -0.16$ e $J = -0.164$ se mostram supercríticos.

Note que estamos analisando a possibilidade de haver uma região onde há um p_c , ou seja, supomos que existe uma probabilidade fixa tal que o sistema seja crítico. Assim, para manter o vínculo dado pela equação 4.20, R deve variar de acordo com J . Portanto, espera-se que exista uma região no plano $R \times J$ (com $-0.15 < J < -0.10$, aproximadamente) tal que o modelo apresente comportamento crítico (mesmo que os expoentes característicos mudem de acordo com J). Este aspecto será fruto de investigações futuras.

Para manter p fixo, valores de J muito próximos de J_s acabam levando a média, $\langle J \rangle = J + R/2$ para a região intermediária das transições de primeira ordem⁸⁵. Sendo assim, o tamanho mínimo da avalanche aumenta (já que cada neurônio pode excitar, pelo menos, outros 4, ao invés de disparar sozinho), explicando o comportamento supercrítico para $J = -0.164$ e $J = -0.16$ na figura 65. Por outro lado, valores de J muito próximos de zero, com p fixo, requerem ruídos com amplitude, R , muito grande. Ruídos muito grandes precisam um tempo maior para percorrer homogeneamente o intervalo $[J; J + R]$, fazendo com que a rede apresente poucas avalanches grandes – já que a maior parte dos valores sorteados para o ruído, $\epsilon_{ij}(t)$, cai no subintervalo $[J, J_s)$ – explicando o comportamento observado para $J = -0.05$ na figura 65.

Obtivemos resultados preliminares para neurônios do Regime 1, 2 e 3 com sinapses excitatórias a fim de comparar com os resultados para sinapses inibitórias apresentados até agora. As figuras 66 e 67 mostram as avalanches para cada um desses regimes.

O Regime 2 parece mostrar criticalidade na distribuição espacial (para $10 < s < 400$, onde $N = 400$) e na distribuição temporal (para $1 < t < 10$) – figura 67. Esses resultados mostram que o estado crítico pode não ser tão incomum em redes de neurônios excitáveis, uma vez que diferentes células (caracterizadas por parâmetros diferentes, tais como x_R e λ) podem exibir comportamento crítico. Além de que uma rede com apenas sinapses excitatórias pode exibir comportamentos dinâmicos extremamente variados – diferentes de apenas saturação e sincronização em fase, discutidos na seção 4.2 – conforme a lei de potência evidencia.

Outra característica que podemos observar é que a duração das avalanches é muito menor com sinapses excitatórias (figura 67) do que

⁸⁵Lembrando que o propósito do ruído é fazer com que a rede fique oscilando entre as fases ativa e inativa dessa transição.

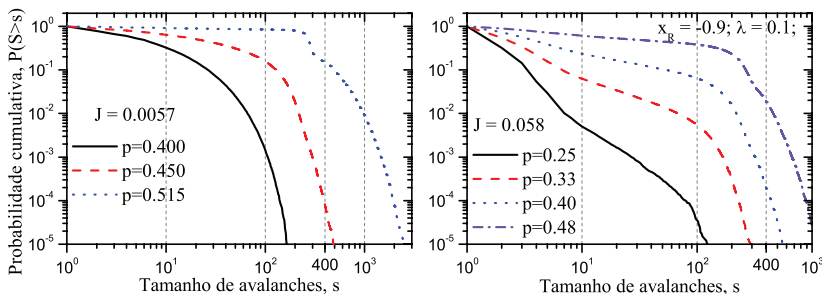


Figura 66. Avalanches em rede quadrada ($L = 20$) para neurônios do Regime 1 (esquerda, com $J = 0.0057$) e do Regime 3 (direita, com $J = 0.058$) para diferentes p (conforme legenda). Aparentemente, não há comportamento crítico, pois há poucas avalanches que atingem a rede inteira.

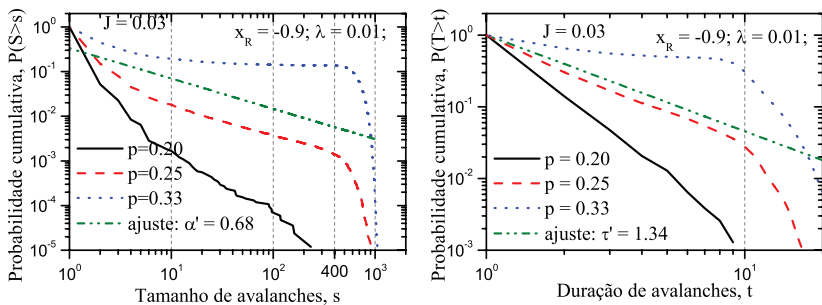


Figura 67. Avalanches para neurônios do Regime 2 em rede quadrada com $L = 20$ para diferentes p (conforme legenda), com $J = 0.03$. Há regime crítico para $p = 0.25$ e tamanhos de avalanche entre 10 e 400 com expoentes: $\alpha = \alpha' + 1 \approx 1.68$ e $\tau = \tau' + 1 \approx 2.34$.

com sinapses inibitórias (ver figuras 63 e 64). Este resultado é esperado, pois sinapses inibitórias demoram mais para agir, e causam disparos de rebote (lembrando que estes disparos demoram mais para ocorrer após a excitação da célula, como mostra a figura 27).

Simulamos redes de Watts-Strogatz e de Barabási-Albert também, porém não obtivemos sucesso na busca por avalanches, apesar de terem sido poucas tentativas. A rede de Watts-Strogatz deve ser examinada com ruídos mais fortes (devido à sua longa fase intermediária).

Já a de Barabási-Albert se mostra extremamente sensível para J em torno de J_c , por causa de sua alta conectividade (distribuída em forma de lei de potência). Até agora, só conseguimos amostras supercríticas de avalanches em redes de Barabási-Albert, apesar da sua transição de fase ser, aparentemente, contínua.

Beggs e Plenz (2003) calculam um expoente $\alpha_{BP} = 1.5$. Levina, Herrmann e Geisel (2007), através de um modelo de campo médio, obtêm um expoente crítico com o mesmo valor. Considerando que estamos lidando com uma rede quadrada – que é bem diferente de campo médio, pois admite apenas conexões locais – nossos resultados são promissores e mostram que é possível uma rede de neurônios formais se apresentar no estado crítico.

4.5.3 Subamostragem Aleatória

Priesemann, Munk e Wibral (2009) e Ribeiro et al. (2010) discutem que medidas da atividade neural são sempre subamostradas, pois é impossível implantar um eletrodo em cada neurônio do cérebro para medir sua atividade, já que lá há bilhões de neurônios. Por isso, as distribuições obtidas com dados experimentais podem não refletir o comportamento da rede de neurônios como um todo. Em outras palavras, um conjunto de medidas que não considera toda a rede (que definimos como uma subamostra da rede) contém disparos em apenas parte dos instantes em que a rede realmente disparou. Portanto, fazer uma distribuição com essas dados limitados, ou subamostrados, pode levar a erros estatísticos e previsões errôneas do verdadeiro comportamento coletivo da rede.

Nos termos da estatística, uma amostra são dados de uma pequena quantidade de elementos de um grupo que podem representar o comportamento do grupo inteiro. Neste sentido, amostra e subamostra são exatamente iguais. Porém, o emprego da palavra subamostra indica que a amostra é realizada sobre um conjunto muito pequeno de elementos da rede. Por exemplo, numa rede de N elementos, uma subamostra é realizada sobre uma fração f de elementos da ordem de \sqrt{N} , $\ln(N)$ ou N^σ , com $0 < \sigma < 1$.

A figura 68 compara os dados de uma rede quadrada com $L = 20$ completamente amostrada ($f = 1.0$) com subamostras correlacionadas da mesma⁸⁶ ($f = 0.04$, $f = 0.10$ e $f = 0.12$), enquanto que a figura 69

⁸⁶Note que é preciso realizar uma simulação diferente para cada conjunto de medidas, portanto as subamostras são coletadas independentemente da simulação

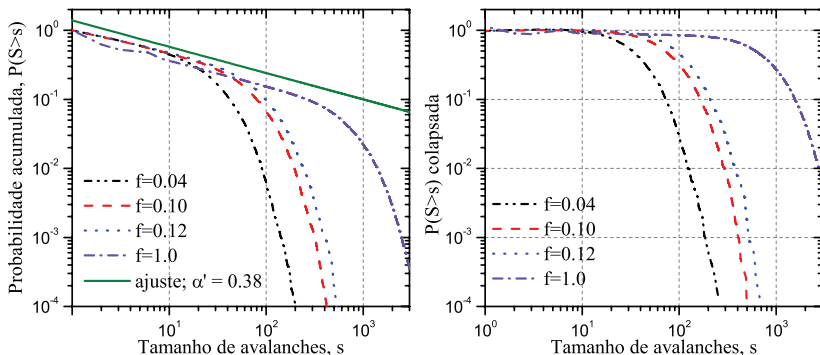


Figura 68. Subamostragem correlacionada de uma rede com $L = 20$ neurônios. As frações estão especificadas na legenda. O painel da esquerda mostra as avalanches e o painel da direita mostra o colapso das curvas. Os expoentes são $\alpha_{4\%} = 1.34\bar{3}1$, $\alpha_{10\%} = 1.35\bar{4}8$, $\alpha_{12\%} = 1.34\bar{3}3$ e $\alpha = 1.380\bar{8}$. As subamostras seguem uma lei de potência muito próxima à da amostra (detalhes no colapso).

esboça as distribuições de tamanhos de avalanches para subamostras descorrelacionadas sob as mesmas condições ($f = 0.10$ e $f = 0.30$).

Realizamos o processo de colapso dos dados com a intenção de mostrar que as subamostras possuem, realmente, a forma de lei de potência, assim como a rede completamente amostrada. O expoente das avalanches subamostradas é ligeiramente menor do que o expoente da rede completa ($\alpha_{4\%} = 1.34\bar{3}1$, $\alpha_{10\%} = 1.35\bar{4}8$, $\alpha_{12\%} = 1.34\bar{3}3$ e $\alpha = 1.380\bar{8}$). O erro dos ajustes por mínimos quadrados associado aos expoentes das subamostras é $\approx Err = 0.008$, portanto as três subamostras têm expoentes iguais. Mesmo assim, este erro não é suficiente para igualá-los ao valor do expoente da amostra completa, cujo erro é ≈ 0.0007 .

Nota-se que a SD reproduz o obtido por Ribeiro et al. (2010) – a saber, uma lei de potência, quando subamostrada, torna-se uma curva log-normal⁸⁷ (LN). Ainda, verificamos que quanto menor a fração, f , maior é a concordância dos dados com o ajuste da curva LN (feito por

original e, também, umas das outras.

⁸⁷Uma curva log-normal é dada pela equação

$$y(x) = y_0 + \frac{A}{\sqrt{2\pi} wx} \exp \left\{ \frac{-[\ln(x/x_c)]^2}{2w^2} \right\}, \text{ onde } y_0, A, w \text{ e } x_c \text{ são parâmetros ajustados por mínimos quadrados.}$$

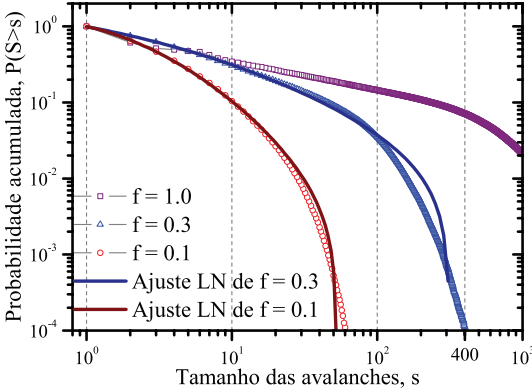


Figura 69. Subamostragem descorrelacionada de uma rede com $L = 20$ neurônios. As frações estão especificadas na legenda. As subamostras foram ajustadas com uma curva log-normal. Note que quanto menor a fração, melhor é o ajuste.

mínimos quadrados) – figura 69.

Como os dados da SC mantiveram as mesmas características globais que os dados da rede completa (figura 68), mostramos que subamostrar uma rede com N neurônios através do primeiro método (correlacionado), medindo apenas uma fração fN deles, é equivalente a uma amostragem completa de uma rede com fN neurônios – basta verificar que o corte nas leis de potência da figura 68 ocorrem exatamente para avalanches de tamanho em torno de $s = fN$, enquanto que o corte na amostra completa ocorre em torno de $s = N$. Mais formalmente, é como se as avalanches fossem reescaladas para uma rede com fN neurônios.

4.6 QUANDO ESPERAR CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA?

Na seção 2.2 discutimos as principais características de sistemas criticamente auto-organizados através da descrição dos principais modelos onde esse fenômeno foi provado ocorrer. Em especial, dedicamos a seção 2.2.4 aos aspectos empíricos que tornam atrativa a hipótese de um cérebro criticamente auto-organizado; entre esses aspectos: a separação de escalas temporais (períodos longos sem atividade, em que

se acumula tensão, e curtos intervalos de tempo em que a tensão é descarregada), a caracterização de eventos em formas de avalanches, as distribuições de duração e tamanho das avalanches em forma de lei de potência, a presença de interações locais, limiares locais, etc.

Foram reportados dados de eletroencefalograma (LINKENKAER-HANSEN, 2002), de culturas de neurônios (BEGGS; PLENZ, 2003, 2004) e até de *local field potentials* (PRIESEMANN; MUNK; WIBRAL, 2009; RIBEIRO et al., 2010) contendo traços marcantes da SOC, a saber ruído $1/f$ e leis de potência, respectivamente. Por outro lado, alguns modelos simplificados de redes de neurônios também apresentam criticalidade (KINOCHI; COPELLI, 2006; LEVINA; HERRMANN; GEISEL, 2007; PRIESEMANN; MUNK; WIBRAL, 2009; RIBEIRO et al., 2010).

Ao longo deste trabalho, salientamos características dinâmicas importantes (para a ocorrência de criticalidade, ou leis de potência) nos modelos de neurônio e de sinapse estudados (excitabilidade, potenciais de ação, período refratário, tempo de ação das sinapses, intensidade do acoplamento, ruído, etc). Ainda, mostramos que nosso modelo (redes de neurônios KTz com sinapses químicas CSM com ruído) apresenta transições de fase contínuas e distribuições críticas de avalanches temporais e espaciais.

As maneiras empregadas para estimular a rede, no nosso modelo, implicam na separação de escalas de tempo. Em especial, o estímulo delta quiescente imita o modelo Pilha de Areia, em que a rede sofre um novo estímulo apenas após o relaxamento de uma avalanche. O estímulo delta periódico, quando sujeito a períodos maiores que a duração média de uma avalanche, também implica na separação de escalas temporais.

O período refratário dos neurônios se mostrou ser uma característica dinâmica importantíssima. Primeiro, porque evita que uma onda de atividade torne a se propagar em direção ao neurônio que gerou a onda (considerando que todas as sinapses são de ida e volta) e, segundo, porque ele influencia na medida de avalanches: ao realizar simulações com o estímulo delta quiescente, se o estímulo fosse feito na janela de tempo imediatamente posterior à primeira janela de silêncio⁸⁸ após uma avalanche (em algum dos neurônios que participou da avalanche), o estímulo não desencadearia nenhuma atividade na rede. Isto, pois logo após uma avalanche, os neurônios que dispararam reestabelecem seus potenciais de membrana durante o período refratário que, no conjunto de parâmetros ajustado, dura muito mais que o tempo de disparo. Portanto, a rede, como um todo, permanece num estado de latência até que os neurônios retornem ao ponto fixo. Na prática, espe-

⁸⁸Janela sem disparos.

ramos cerca de 50 janelas de tempo entre dois estímulos consecutivos (equivalente a $1000 t_s$, ou 100 vezes a duração média de um disparo do KTz).

De modo geral, nosso sistema se encaixa em quase todos os pré-requisitos listados na seção 2.2.1. Fazendo uma correspondência:

- limiares locais: células excitáveis disparam apenas para um estímulo $I > I_s$, ou são estimuladas pelas vizinhas apenas se $J_{ij} > J_s$;
- forçamento externo lento e separação de escalas temporais: os estímulos delta periódico e delta quiescente realizam o papel do forçamento externo lento, que acumula tensão sobre o sistema, fazendo com que, eventualmente, um dos neurônios, que é excitável, dispare. Essa mesma dinâmica faz com que as escalas temporais de avalanches (dinâmica rápida) e tensionamento (dinâmica lenta) permaneçam, naturalmente, separadas.
- independência das condições iniciais: por construção, nosso modelo possui um parâmetro de acoplamento, J , sempre sublimiar. Portanto, é o ruído que faz com que o sinal se propague pela rede e, eventualmente, se dissipe. Caso o sistema comece num estado desordenado (com nenhum neurônio quiescente, ao contrário do que fizemos em nossas simulações), seja qual for a condição inicial do sistema, o ruído eventualmente fará o sistema atingir um estado em que todos os neurônios estão em silêncio (certamente, R e J devem ser tais que garantam que a probabilidade de excitação de um vizinho $p < 1$); Assim, por conveniência, assumimos o estado quiescente como CI para nossas simulações;
- dissipação e não-linearidade: o sistema é altamente não-linear e a dissipação da atividade se dá nas bordas da rede e através do ruído, como explicado anteriormente.
- regras simples e dinâmica complexa, caracterizada por leis de potência nas distribuições de tamanho e duração de eventos: cada neurônio evolui de acordo com o mapa KTz. Cada um, também, está acoplado aos seus primeiros vizinhos através do mapa CSM com ruído. Assim, basta deixar o sistema evoluir naturalmente no tempo, estimulando-o raramente, e veremos emergir uma dinâmica complexa, representada por leis de potência.
- o sistema deve ser extenso e estar num estado estacionário: nosso sistema é mesoscópico ou microscópico, mas não pode ser considerado infinito (limite termodinâmico).

Apesar de todas essas características, nosso sistema não está livre de ajuste externo. Como vimos na figura 65, há uma região onde o modelo é crítico, portanto é preciso ajustar os parâmetros J e R , principalmente, de modo a obter uma transição de fases adequada para observar avalanches críticas.

Podemos comparar nosso modelo ao de Fogo na Floresta, pois a dinâmica imposta pelas sinapses com ruído faz com que se formem *clusters* de neurônios na rede, da mesma maneira que se formam *clusters* de árvores no modelo de Fogo na Floresta. Em outras palavras, o ruído faz com que cada sinapse da rede, em um dado passo de tempo, esteja ativa ou inativa, formando aglomerados de neurônios ligados por sinapses ativas; estes aglomerados estão separados por sinapses inativas. Eventualmente, surgem aglomerados suficientemente grandes para atravessar a rede (percolação por ligação). A probabilidade de conexão com o vizinho para que a percolação por ligação seja crítica é $p = 0.5$ (rede quadrada (ALBERT; BARABÁSI, 2002)). Nossas avalanches ocorreram para $p \approx 0.3$, nos levando a descartar a hipótese de que as avalanches são causadas pela criticalidade da estrutura da rede⁸⁹.

De modo geral, todos os modelos computacionais que exibem SOC estão sujeitos a algum tipo de ajuste: seja na topologia da rede, por exemplo, para o Pilhas de Areia, seja nas probabilidades para o Fogo na Floresta, seja na dinâmica do acoplamento para o modelo de Levina, Herrmann e Geisel (2007) – descrito na seção 4.1.1.2 de maneira adaptada a sinapses químicas – etc. É fato que os ajustes realizados em alguns modelos são em nível mais fundamental do que em outros. E que, por mais que seja preciso ajustar parâmetros, alguns modelos apresentam uma região crítica ampla. Por isso, sugerimos que é possível, sim, um estado SOC numa rede de neurônios do tipo da que estudamos, desde que observadas as condições impostas sobre a dinâmica dos neurônios que fazem parte da rede – a saber, o período refratário grande comparado ao tempo de transmissão das sinapses – e sobre as sinapses que ligam essas células – a saber, o ruído que torna as sinapses ora ativas, ora inativas. E lançamos a pergunta:

– Será possível existir um modelo físico computacional completamente livre de ajustes externos, i.e., completamente auto-organizado?

Particularmente, até hoje, a resposta é não. Portanto, sugerimos uma abordagem diferente na busca de SOC: devemos investigar quais as condições necessárias e/ou suficientes e as características do sistema

⁸⁹ Chamamos de estrutura crítica aquela em que há *clusters* de todos os tamanhos, como no caso da probabilidade $p = 0.5$ na percolação por ligações em redes quadradas.

para o desenvolvimento de um estado SOC em modelos simplificados – computacionais ou analíticos – e verificar se os sistemas reais ou experimentais estão sujeitos a essas condições e se apresentam essas características.

5 CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

A utilização de mapas nos permitiu investigar quais propriedades dinâmicas, dentre aquelas presentes nos neurônios, são responsáveis por possibilitar o comportamento em forma de avalanches críticas, conforme discutimos na seção 4.6, além das condições gerais, sobre a rede e sobre as sinapses, às quais o modelo deve estar sujeito para que esse tipo de dinâmica apareça, a saber, o período refratário dos neurônios deve ser maior do que o tempo que seus vizinhos levam para disparar, evitando, assim, atividade auto-sustentada.

Por outro lado, a dinâmica contínua dos mapas é extremamente sensível às influências de correntes externas e de correntes sinápticas de entrada, impossibilitando medir as avalanches com a mesma precisão que se tem num autômato celular, por exemplo. Em outras palavras, não é possível seguir o rastro de uma avalanche – partindo do disparo do neurônio estimulado até os últimos disparos da avalanche – pois não há uma regra bem definida que relacione os disparos dos neurônios pós-sinápticos com os do pré-sináptico. Portanto, foi preciso desenvolver um algoritmo capaz de medir avalanches em séries temporais de disparos. Felizmente, Priesemann, Munk e Wibral (2009) e Ribeiro et al. (2010) nos dão a receita de tal algoritmo – utilizado pelos autores para caracterizar avalanches em dados experimentais semelhantes – discutido por nós em 4.5. Apesar de diminuir a precisão da medida de avalanches, esse método aumenta a correspondência do nosso com trabalhos experimentais.

Ao estudar o comportamento de uma rede de neurônios excitáveis perante estímulos externos, definimos um parâmetro de ordem: a quantidade, M , de neurônios da rede que disparam devido ao estímulo aplicado. Para sinapses homogêneas, M representa uma transição de fase de primeira ordem, caracterizada pela sua descontinuidade ao variar o parâmetro de acoplamento das sinapses, J . Adicionamos ruído no acoplamento e a transição de fase tornou-se contínua. O comportamento passou de *tudo ou nada*¹ para avalanches cujos tamanhos, s , apresentam grande variabilidade e estão distribuídos de acordo com $P(s) \sim s^{-\alpha}$, com $\alpha \approx 1.4$. A duração, t , das avalanches também passou de um único valor, na transição de primeira ordem, para uma distribuição $P(t) \sim t^{-\tau}$, com² $\tau \approx 1.6$. Esses expoentes estão em bom

¹Ou nenhum neurônio, além do estimulado, dispara, ou a rede inteira dispara. Seção 4.2.2.1.

²Os valores de α e τ variam de acordo com o regime de parâmetros, mas a

acordo com valores experimentais (BEGGS; PLENZ, 2003), com valores computacionais (ARCANGELIS; PERRONE-CAPANO; HERRMANN, 2006; LEVINA; HERRMANN; GEISEL, 2007)³ e com valores teóricos (BUICE; COWAN, 2007).

O ruído como gerador de avalanches críticas ainda não foi proposto na literatura, sendo um dos principais resultados deste trabalho. Mostramos, assim, que há diferentes formas de se obter avalanches em redes neurais – ruído no acoplamento, sinapses dinâmicas (LEVINA; HERRMANN; GEISEL, 2007), plasticidade (ARCANGELIS; PERRONE-CAPANO; HERRMANN, 2006), mistura entre sinapses inibitórias e excitatórias (VERTES; BASSETT; DUKE, 2011), etc – e, também, que redes de neurônios KTz podem evoluir para um estado crítico. Pela semelhança dos comportamentos do mapa KTz com neurônios biológicos e reais, reforçamos a hipótese de que, conseqüentemente, tal comportamento também pode ser encontrado no cérebro. E mais, conforme discutimos na seção 4.6, nosso modelo possui grande similaridade com modelos que apresentam SOC, levando-nos a admitir que a criticalidade auto-organizada pode ser responsável pelo estado crítico de redes de neurônios reais, caso este estado realmente ocorra no cérebro. Afinal, nosso modelo precisa ser ajustado na criticalidade, mas permanece a questão de que não há nem modelos computacionais, nem cálculos *ab-initio*, livres de ajustes externos.

Ainda, estudamos a representatividade dos dados subamostrados perante a distribuição da rede inteira e, ao contrário de Ribeiro et al. (2010), os dados subamostrados por SC apresentaram, também, uma distribuição de lei de potência, porém com um expoente um pouco menor: $P_{\text{sub}}(s) \sim s^{-\alpha_{\text{sub}}}$, com $\alpha_{\text{sub}} \approx 1.35$ (comparar com $\alpha \approx 1.4$). A subamostragem descorrelacionada – que acreditamos ser o que de fato ocorre em experimentos – seguiu o que Ribeiro et al. (2010) prescrevem: uma distribuição log-normal. Conclui-se que, dependendo de como os dados da subamostra foram escolhidos, a estatística desta pode representar a da rede inteira, pelo menos qualitativamente, quando a rede apresenta uma distribuição de lei de potência.

Através do nosso estudo da dinâmica temporal de redes de elementos KTz fora de ponto fixo, alcançamos resultados esperados, como a sincronização em fase e em antifase e algumas distribuições dos inter-

tendência é se manterem constantes para redes de diferentes tamanhos e, aproximadamente, mesmos parâmetros. Seção 4.5.2.

³Mesmo sendo as simulações citadas fundamentalmente diferentes das nossas, pois utilizamos neurônios mais realistas e ruído como mecanismo gerador de avalanches críticas, enquanto que geralmente são utilizados autômatos celulares sujeitos a sinapses dinâmicas ou plásticas.

valos entre disparos (ISI) – quando a rede parte de condições iniciais diferentes para cada neurônio. Alcançamos, também, resultados que desconhecíamos – como o período de comportamento irregular antes da sincronização, evidente através do tempo de sincronização da rede ($\langle \Delta T \rangle \sim aL^2$) – e resultados impressionantes, como o desaparecimento da dinâmica de *bursts* para sinapses lentas e neurônios com mesmas condições iniciais, dando lugar a disparos rápidos, cujo ISI muda descontinuamente com J no estilo de uma *escadaria inofensiva*⁴.

Qualitativamente, a mudança no intervalo dinâmico de redes de neurônios KTz se mostrou parecida com a reportada por Ribeiro e Copelli (2008), evidenciando semelhanças entre o KTz e o modelo ML.

Pretendemos otimizar nossos algoritmos e aprimorar nosso modelo e nossos resultados – estudando redes heterogêneas, outras topologias, sinapses elétricas, etc⁵ – de modo que a realidade no cérebro possa ser melhor aproximada pelas nossas simulações. Assim, futuras investigações incluem:

- Determinar o expoente crítico do parâmetro de ordem, M/N , e realizar um processo de *escala de tamanho finito*;
 - Conforme discutimos na seção 4.4, esperamos que o parâmetro de ordem obedeça à relação $M \sim (J - J_c)^\beta$; não conseguimos determinar β devido a grande dispersão dos dados próximos a $J = J_c$. Pretendemos refinar nossas simulações para calcular este expoente através do método dos cumulantes de Binder, conforme citado na seção 4.2.2.2.
- A determinação da região crítica no plano $R \times J$;
 - Este é um resultado importante que deve ser obtido imediatamente, já que dará uma visão geral do nosso modelo.
- Cálculo de funções de correlação e espectro de potência;
 - A hipótese de SOC tem origem no ruído $1/f$ presente no espectro de potência de sistemas dinâmicos (JENSEN, 1998). Calcular estas quantidades ajudará, certamente, na caracterização do nosso sistema como criticamente auto-organizado.

⁴Ver mais sobre *escadaria do diabo*, *escadaria incompleta* e *escadaria inofensiva* em Bak (1982).

⁵Como sabemos, as redes de neurônios do cérebro não são quadradas, e não envolvem, sempre, conexões de ida e volta entre dois neurônios vizinhos (SPORNS, 2010). Lembramos que nosso modelo é uma primeira aproximação na tentativa de isolar o fenômeno de avalanches críticas, visando estudar as condições necessárias e/ou suficientes para que ele ocorra.

- Percolação dinâmica por ligações (dinâmica das sinapses com ruído);
 - Conforme comentamos no final da seção 4.6, a percolação por ligações pode eventualmente ocorrer quando as sinapses apresentam ruído. Como as ligações ora estão presentes, ora estão ausentes, devido à dinâmica das sinapses, este é um caso de percolação dinâmica. Porém, a conexão entre este e o nosso modelo ainda precisa de melhores resultados.
- Ruído dinâmico;
 - Podemos supor a existência de um ruído dinâmico que se auto-organiza (da mesma maneira que o J da sinapse dinâmica) em torno de um R_c .
- Sinapses dinâmicas;
 - Explorar melhor o modelo de sinapses dinâmicas proposto por Levina, Herrmann e Geisel (2007) e descrito na seção 4.1.1.2.
- Sinapses elétricas;
 - Silva et al. (2010) discutem que elas são importantes no estudo da epilepsia; Por sua natureza diferente das sinapses químicas, todos os estudos realizados aqui podem, também, ser realizados com sinapses elétricas, dos quais esperamos resultados diferentes, como no caso do intervalo de resposta dinâmico, mencionado na seção 4.2.2.1.
- Redes heterogêneas (mistura de sinapses inibitórias e excitatórias);
 - Vertes, Bassett e Duke (2011) mostram que este é um mecanismo gerador de avalanches críticas. Além do que, a ausência de sinapses inibitórias pode estar relacionada com esquizofrenia (VIERLING-CLAASSEN et al., 2008).
- Plasticidade sináptica;
 - A plasticidade é, por si só, uma forma do cérebro se auto-organizar e modificar seus padrões de processamento de acordo com estímulos externos que excitam uns ou outros conjuntos de neurônios. Arcangelis, Perrone-Capano e Herrmann (2006) estudam, através de um autômato celular, um modelo em que a plasticidade sináptica leva a um estado criticamente auto-organizado, caracterizado por avalanches críticas.

- Transição de fase e avalanches nas redes complexas;
 - Redes de Watts-Strogatz mostraram uma transição estranha (para ruído relativamente pequeno) e redes de Barabási-Albert, apesar de sua transição de fase ter se tornado contínua (ou fraca de primeira ordem), não apresentaram avalanches⁶. Pretendemos verificar a natureza dessas transições, pois Vertes, Bassett e Duke (2011) sugerem que a topologia também é um mecanismo gerador de avalanches críticas, além de estar relacionada com o desenvolvimento de esquizofrenia (BASSETT et al., 2008).
- Intervalo dinâmico de mapas;
 - Na mesma linha de Ribeiro e Copelli (2008), o intervalo dinâmico de mapas é pouco explorado na literatura e merece maiores estudos, pois nossos resultados preliminares se mostram promissores.
- Redes hipercúbicas.
 - Conforme destaca Branco (1999), a adição de desordem em modelos magnéticos transforma uma transição de primeira ordem numa transição contínua para redes de duas dimensões. Redes de três dimensões podem não sofrer essa mudança para todas as amplitudes de ruído. Cabe investigar se o comportamento crítico do nosso modelo se mantém para redes hipercúbicas de dimensão maior que 2, se a probabilidade crítica é proporcional a $1/n$, onde n é o número de vizinhos de um sítio i e verificar se a transição de fase permanece se tornando contínua para todo R em todas as dimensões.

Mais investigações também são necessárias para caracterizar o que suspeitamos ser um período de caos transiente na rede finita (e caos na infinita) e para caracterizar melhor o aparecimento da escadaria inofensiva no ISI para diferentes J . Apesar de termos simulado redes de campo médio com sinapses com ruído e com sinapses dinâmicas, não conseguimos nenhum resultado satisfatório devido ao tempo de simulação. Portanto, seria interessante, também, otimizar essas simulações para poder comparar resultados com Levina, Herrmann e Geisel (2007) sob as mesmas condições.

⁶Apesar de não termos observado avalanches na rede de Barabási-Albert, ela mostrou uma mudança na transição de fase semelhante à ocorrida na rede quadrada. Assim, acreditamos que é possível medir avalanches nela, porém é uma rede muito mais sensível a pequenas variações no J e no ruído, R , devido a grande conectividade de alguns elementos da rede.

Terminamos com uma conjectura sobre a necessidade e a importância de ruído nas conexões sinápticas, o qual, segundo o autor, possibilita que nós, humanos e outros animais, possamos criar novas informações, ou seja, pensar:

É preciso ter bem claro, antes de tudo, em que consiste a transmissão sináptica. Intuitivamente, poderíamos pensar que os potenciais de ação gerados em um neurônio e conduzidos ao longo do seu axônio são todos transmitidos sem alterações para o segundo neurônio. Assim, a transmissão sináptica seria simplesmente a passagem incondicional de informações entre os neurônios. No entanto, se esse fosse sempre o caso, não haveria necessidade da sinapse! Bastaria que as células nervosas formassem um sincício, como se pensava antes que o histologista espanhol Santiago Ramón y Cajal individualizasse o neurônio ao microscópio óptico. Desse modo, haveria continuidade entre as membranas dos neurônios e estaria garantida a passagem dos potenciais de ação por todos eles. A consequência dessa construção, entretanto, seria um sistema nervoso incapaz de "tomar decisões", isto é, de interpretar e modificar as informações que recebe. O homem não seria homem, pois seu sistema nervoso seria incapaz de criar informações, isto é, de pensar.

(LENT, 2001)

REFERÊNCIAS

- ABBOTT, L. F. A network of oscillators. *Journal of Physics A*, v. 23, p. 3835–3859, 1990.
- ABBOTT, L. F.; ROHRKEMPER, R. A simple growth model constructs critical avalanche networks. *Progress in Brain Research*, v. 165, p. 13–19, 2007.
- ALBERT, R.; BARABÁSI, A.-L. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, v. 74, p. 47–97, 2002.
- ANTENEODO, C.; BATISTA, A. M.; VIANA, R. L. Chaos synchronization in long-range coupled map lattices. *Physics Letters A*, v. 326, p. 227–233, 2004.
- ARCANGELIS, L. de; PERRONE-CAPANO, C.; HERRMANN, H. J. Self-organized criticality model for brain plasticity. *Physical Review Letters*, v. 96, p. 028107, 2006.
- ARENAS, A.; PÉREZ-VICENTE, C. J. Phase locking in a network of neural oscillators. *Europhysics Letters*, v. 26, p. 79–83, 1994.
- ARIELI, A. et al. Dynamics of ongoing activity: explanation of the large variability in evoked cortical responses. *Science*, v. 273(5283), p. 1868–1871, 1996.
- AUYANG, S. Y. *Foundations of Complex-system Theories in Economics, Evolutionary Biology and Statistical Physics*. [S.l.]: Cambridge University Press, 1998.
- BAK, P. Commensurate phases, incommensurate phases and the devil's staircase. *Reports on Progress in Physics*, v. 45, p. 587–629, 1982.
- BAK, P. *How Nature Works: The Science of Self-Organized Criticality*. [S.l.]: Copernicus, 1996.
- BAK, P. et al. Unified scaling law for earthquakes. *Physical Review Letters*, v. 88(17), p. 178501, 2002.
- BAK, P.; SNEPPEN, K. Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution. *Physical Review Letters*, v. 71, p. 4083–4086, 1993.

BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality: An explanation of $1/f$ noise. *Physical Review Letters*, v. 59(4), p. 381–384, 1987.

BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality. *Physical Review A*, v. 38(1), p. 364–374, 1988.

BAKER, G. L.; GOLLUB, J. P. *Chaotic Dynamics: An Introduction*. [S.l.]: Cambridge University Press, 1996.

BAL, T.; MCCORMICK, D. A. What stops synchronized thalamocortical oscillations? *Neuron*, v. 17, p. 297–308, 1996.

BARABÁSI, A. L.; ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. *Science*, v. 286, p. 509–512, 1999.

BASSETT, D. S. et al. Hierarchical organization of human cortical networks in health and schizophrenia. *The Journal of Neuroscience*, v. 28(37), p. 9239–9248, 2008.

BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *The Journal of Neuroscience*, v. 23(35), p. 11167–11177, 2003.

BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches are diverse and precise activity patterns that are stable for many hours in cortical slice cultures. *The Journal of Neuroscience*, v. 24(22), p. 5216–5229, 2004.

BELYKH, I.; LANGE, E. de; HASLER, M. Synchronization of bursting neurons: What matters in the network topology. *Physical Review Letters*, v. 94, p. 188101, 2005.

BENGRINE, M. et al. Numerical study of rice-pile model. *M. J. Condensed Matter*, v. 2(1), p. 15–19, 1999.

BINDER, K. Finite size scaling analysis of ising model block distribution functions. *ZEITSCHRIFT FÜR PHYSIK B CONDENSED MATTER*, v. 43(2), p. 119–140, 1981.

BONACHELA, J. A. et al. Self-organization without conservation: are neuronal avalanches generically critical? *Journal of Statistical Mechanics*, v. 2010, p. P02015, 2010.

BONACHELA, J. A.; MUÑOZ, M. A. Self-organization without conservation: true or just apparent scale-invariance? *Journal of Statistical Mechanics*, v. 2009, p. P09009, 2009.

BRANCO, N. S. Blume-emery-griffiths model in a random crystal field. *Physical Review B*, v. 60(2), p. 1033–1037, 1999.

BRANCO, T.; STARAS, K. The probability of neurotransmitter release: variability and feedback control at single synapses. *Nature Reviews Neuroscience*, v. 10, p. 373–383, 2009.

BUICE, M. A.; COWAN, J. D. Field-theoretic approach to fluctuation effects in neural networks. *Physical Review E*, v. 75, p. 051919, 2007.

BURROWS, M. Reliability and effectiveness of transmission from exteroceptive sensory neurons to spiking local interneurons in the locust. *The Journal of Neuroscience*, v. 12(4), p. 1477–1489, 1992.

BUTTS, D. A. et al. Retinal waves are governed by collective network properties. *Journal of Neuroscience*, v. 19, p. 3580–3593, 1999.

CALLEN, H. B. *Thermodynamics and and Introduction to Thermostatistics*. [S.l.]: John Wiley & Sons, 1985.

CARANDINI, M. Amplification of trial-to-trial response variability by neurons in visual cortex. *PLoS Biology*, v. 2(9), p. E264, 2004.

CHATÉ, H.; MANNEVILLE, P. Collective behaviors in coupled map lattices with local and non local connections. *Chaos*, v. 2, p. 307–313, 1992.

CHAVES, A. *Física Básica: Gravitação, Flúidos, Ondas, Termodinâmica*. [S.l.]: LTC Editora, 2007.

CHE, Y. et al. Synchronization of inhibitory coupled hindmarsh-rose neurons via adaptive sliding mode control. *The 2nd International Conference on Itelligence Control and Information Processing*, v. 1, p. 1134–1139, 2011.

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

CHIALVO, D. R.; CECCHI, G. A.; MAGNASCO, M. O. Noise-induced memory in extended excitable systems. *Physical Review E*, v. 61, p. 5654–5657, 2000.

CHRISTENSEN, K. *Self-Organization in Models of Sandpiles, Earthquakes, and Flashing Fireflies*. Tese (Doutorado) — Institute of Physics and Astronomy, University of Aarhus, Dinamarca, 1992.

- CHRISTENSEN, K.; FLYVBJERG, H.; OLAMI, Z. Self-organized critical forest-fire model: Mean-field theory and simulation results in 1 to 6 dimensions. *Physical Review Letters*, v. 71(17), p. 2737–2740, 1993.
- CONNORS, B. W.; LONG, M. A. Electrical synapses in the mammalian brain. *Annual Review of Neuroscience*, v. 27, p. 393–418, 2004.
- COPELLI, M. et al. Signal compression in the sensory periphery. *Neurocomputing*, v. 65–66, p. 691–696, 2005.
- COPELLI, M. et al. Physics of psychophysics: Stevens and weber-fechner laws are transfer functions of excitable media. *Physical Review E*, v. 65, p. 060901, 2002.
- COPELLI, M.; TRAGTENBERG, M. H. R.; KINOUCI, O. Stability diagrams for bursting neurons modeled by three-variable maps. *Physica A*, v. 342, p. 263–269, 2004.
- CYMBALYUK, G.; CALABRESE, R. L. Oscillatory behaviors in pharmacologically isolated heart interneurons from the medicinal leech. *Neurocomputing*, v. 32–33, p. 97–104, 2000.
- DAYAN, P.; ABBOTT, L. F. *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*. [S.l.]: The MIT Press, 2001.
- DE-LOS-RIOS, P.; ZHANG, Y. C. Universal 1/f noise from dissipative self-organized criticality models. *Physical Review Letters*, v. 82(3), p. 472–475, 1999.
- DHAR, D. Theoretical studies of self-organized criticality. *Physica A*, v. 369, p. 29–70, 2006.
- DROSSEL, B.; SCHWABL, F. Self-organized critical forest-fire model. *Physical Review Letters*, v. 69(11), p. 1629–1632, 1992.
- ERICHSEN, R.; BRUNET, L. G. Multistability in networks of hindmarsh-rose neurons. *Physical Review E*, v. 78, p. 061917, 2008.
- FITZHUGH, R. Mathematical models of threshold phenomena in the nerve membrane. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, v. 17, p. 257–278, 1955.

- FITZHUGH, R. Thresholds and plateaus in the hodgkin-huxley nerve equations. *The Journal of General Physiology*, v. 43, p. 867–896, 1960.
- FONTANINI, A.; KATZ, D. B. Behavioral states, network states, and sensory response variability. *Journal of Neurophysiology*, v. 100, p. 1160–1168, 2008.
- FRETTE, V. et al. Avalanche dynamics in a pile of rice. *Nature*, v. 379, p. 49–52, 1996.
- GADE, P. M.; HU, C.-K. Synchronization and coherence in thermodynamic coupled map lattices with intermediate-range coupling. *Physical Review E*, v. 60(4), p. 4966–4969, 1999.
- GEORGELIN, Y. et al. Experimental evidence for a power law in electroencephalographic α -wave dynamics. *European Physical Journal B*, v. 12, p. 303–307, 1999.
- GOLLO, L. L.; KINOUCI, O.; COPELLI, M. Statistical physics approach to dendritic computation: The excitable-wave mean-field approximation. *Physical Review E*, v. 85, p. 011911, 2012.
- GOLOMB, D.; RINZEL, J. Dynamics of globally inhibitory neurons with heterogeneity. *Physical Review E*, v. 48, p. 4810–4814, 1993.
- GONG, P. et al. Chaotic interspike intervals with multi-peaked histogram in neurons. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 12(2), p. 319–328, 2002.
- GUPTE, N.; SHARMA, A.; PRADHAN, G. R. Dynamical and statistical behaviour of coupled map lattices. *Physica A*, v. 318, p. 85–91, 2003.
- HAKEN, H. Self-organization. *Scholarpedia*, v. 3(8), p. 1401, 2008. <<http://www.scholarpedia.org/article/Self-organization>>.
- HANSEL, D.; SOMPOLINSKY, H. Synchronization and computation in a chaotic neural network. *Physical Review Letters*, v. 68, p. 718–721, 1992.
- HEMMEN, J. L. van; WRESZINSKI, W. F. Lyapunov function for the kuramoto model of nonlinearly coupled oscillators. *Journal of Statistical Physics*, v. 72, p. 145–166, 1993.

HERTZ, J.; KROGH, A.; PALMER, R. G. *Introduction to the Theory of Neural Computation*. [S.l.]: Addison-Wesley Publishing Company, 1991.

HERZ, A. V. M.; HOPFIELD, J. J. Earthquake cycles and neural reverberations: Collective oscillations in systems with pulse-coupled threshold elements. *Physical Review Letters*, v. 75, p. 1222–1225, 1995.

HILLE, B. Ion channels. *Scholarpedia*, v. 3(10), p. 6051, 2008.
<http://www.scholarpedia.org/article/Ion_channels>.

HINDMARSH, J. L.; ROSE, R. M. A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations. *Proceedings of Royal Society of London B Biological Sciences*, v. 221, p. 87–102, 1984.

HODGKIN, A. L. The local electric changes associated with repetitive action in a non-medulated axon. *Journal of Physiology*, v. 107, p. 165–181, 1948.

HODGKIN, A. L.; HUXLEY, A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation nerve. *Journal of Physiology*, v. 117(4), p. 500–544, 1952.

IBARZ, B.; CASADO, J. M.; SANJUÁN, M. A. F. Map-based models in neuronal dynamics. *Physics Reports*, v. 501, p. 1–74, 2011.

IZHIKEVICH, E. M. Bursting mappings. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 14, p. 3847–3854, 2004.

IZHIKEVICH, E. M. *Dynamical Systems in Neuroscience*. [S.l.]: The MIT Press, 2007.

IZHIKEVICH, E. M.; FITZHUGH, R. Fitzhugh-nagumo model. *Scholarpedia*, v. 1(9), p. 1349, 2006.

IZHIKEVICH, E. M.; HOPPENSTEADT, F. Classification of bursting mappings. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 14(11), p. 3847–3854, 2004.

JENSEN, H. J. *Self-Organized Criticality: Emergent Complex Behavior in Physical and Biological Systems*. [S.l.]: Cambridge University Press, 1998.

JENSEN, H. J.; CHRISTENSEN, K.; FOGEDBY, H. C. $1/f$ noise, distribution of lifetimes and a pile of sand. *Physical Review B*, v. 40(10), p. 7425–7427, 1989.

- JIA, Q.; CHEN, Z. Coupled network synchronization of non-identical hindmarsh-rose model. *Proceedings of 2011 International Conference on Modelling, Identification and Control*, v. 1, p. 246–251, 2011.
- JOST, J.; JOY, M. P. Spectral properties and synchronization in coupled map lattices. *Physical Review E*, v. 65, p. 016201, 2001.
- JUNG, P. Thermal waves, criticality and self-organization in excitable media. *Physical Review Letters*, v. 78, p. 1723–1726, 1997.
- JUNG, P. et al. Noise-induced spiral waves in astrocyte syncytia show evidence of self-organized criticality. *Journal of Neurophysiology*, v. 79, p. 1098–1101, 1998.
- KANEKO, K. Relevance of dynamic clustering to biological networks. *Physica D*, v. 75, p. 55–73, 1994.
- KEENER, J.; SNEYD, J. *Mathematical Physiology*. [S.l.]: Springer, 1998.
- KINOUCI, O. *Self-Organized (Quasi-)Criticality: the Extremal Feder and Feder Model*. Fevereiro 1998. ArXiv:cond-mat/9802311v1.
- KINOUCI, O.; COPELLI, M. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. *Nature Physics*, v. 2, p. 348–351, 2006.
- KINOUCI, O.; PINHO, S. T. R.; PRADO, C. P. C. Random-neighbor olami-feder-christensen slip-stick model. *Physical Review E*, v. 58(3), p. 3997–4000, 1998.
- KINOUCI, O.; TRAGTENBERG, M. H. R. Modeling neurons by simple maps. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 6, p. 2343–2360, 1996.
- KOCH, C.; LAURENT, G. Complexity and the nervous system. *Science*, v. 284, p. 96–98, 1999.
- KOSTOVA, T.; RAVINDRAN, R.; SCHONBEK, M. Fitzhugh-nagumo revisited: types of bifurcations, periodical forcing and stability regions by a lyapunov functional. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 14(3), p. 913–925, 2004.
- KOTANI, T.; YOSHINO, H.; KAWAMURA, H. Periodicity and criticality in the olami-feder-christensen model of earthquakes. *Physical Review E*, v. 77, p. 010102, 2008.

- KURRER, C.; NIESWAND, B.; SCHULTEN, K. A model for synchronous activity in the visual cortex. In: BABLOYANTZ, A. (Ed.). *Self-Organization, Emergin Properties and Learning*. [S.l.]: Plenum Press, New York, 1991. p. 81–95.
- KUVA, S. M. et al. A minimal model for excitable and bursting elements. *Neurocomputing*, v. 38–40, p. 255–261, 2001.
- KUZNETSOV, Y. A. Andronov-hopf bifurcation. *Scholarpedia*, v. 1(10), p. 1858, 2006.
- LECAR, H. Morris-lecar model. *Scholarpedia*, v. 2(10), p. 1333, 2007.
- LENT, R. *100 Bilhões de Neurônios*. [S.l.]: Ed. Atheneu e FAPERJ, 2001.
- LEVINA, A.; HERRMANN, J. M.; GEISEL, T. Dynamical synapses causing self-organized criticality in neural networks. *Nature Physics*, v. 3, p. 857–860, 2007.
- LIN, W.-W.; PENG, C.-C.; WANG, Y.-Q. Chaoticsynchronization in lattices of two-variable maps coupled with one variable. *IMA Journal of Applied Mathematics*, v. 74, p. 827–850, 2009.
- LINKENKAER-HANSEN, K. *Self-Organized Criticality and Stochastic Resonance in the Human Brain*. Tese (Doutorado) — Helsinki University of Technology, 2002. Acesso em 21/11/11. ISBN 951-22-6217-7. <<http://lib.tkk.fi/Diss/2002/isbn9512262177/isbn9512262177.pdf>>.
- LINKENKAER-HANSEN, K. et al. Breakdown of long-range temporal correlations in theta oscillations in patients with major depressive disorder. *The Journal of Neuroscience*, v. 25(44), p. 10131–10137, 2005.
- LINKENKAER-HANSEN, K. et al. Long-range temporal correlations and scaling behavior in human brain oscillations. *The Journal of Neuroscience*, v. 21(4), p. 1370–1377, 2001.
- LISE, S.; PACZUSKI, M. Scaling in a nonconservative earthquake model of self-organized criticality. *Physical Review E*, v. 64, p. 046111, 2001.
- LISE, S.; PACZUSKI, M. Self-organized criticality and universality in a nonconservative earthquake model. *Physical Review E*, v. 63, p. 036111, 2001.

LIU, J. bo et al. Anti-phase synchronization in coupled map lattices. *Physics Letters A*, v. 274, p. 27–29, 2000.

LLINAS, R. R. The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: insights into central nervous system function. *Science*, v. 242, p. 1654–1664, 1988.

LONGTIN, A. Stochastic resonance in neuron models. *Journal of Statistical Physics*, v. 70(1/2), p. 309–327, 1993.

MALAMUD, B. D.; MOREIN, G.; TURCOTTE, D. L. Forest fires: an example of self-organized critical behavior. *Science*, v. 281, p. 1840–1842, 1998.

MANWANI, A.; KOCH, C. Detecting and estimating signals over noisy and unreliable synapses: Information-theoretic analysis. *Neural Computation*, v. 13(1), p. 1–33, 2001.

MASLOV, S.; PACZUSKI, M.; BAK, P. Avalanches and $1/f$ noise in evolution and growth models. *Physical Review Letters*, v. 73(16), p. 2162–2165, 1994.

MASLOV, S.; TANG, C.; ZHANG, Y. C. $1/f$ noise in bak-tang-wiesenfeld models on narrow stripes. *Physical Review Letters*, v. 83(12), p. 2449–2452, 1999.

MONTEIRO, L. H. A. *Sistemas Dinâmicos*. [S.l.]: Livraria da Física, 2006.

MORRIS, C.; LECAR, H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophysics Journal*, v. 35, p. 193–213, 1981.

MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*. [S.l.]: Springer, 1993.

NAGUMO, J.; ARIMOTO, S.; YOSHIZAWA, S. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proceedings of the IRE*, v. 50, p. 2061–2070, 1962.

NEEFS, P. J. *Experimental synchronisation of Hindmarsh-Rose neurons in complex networks*. Tese (Doutorado) — Eindhoven University of Technology, Holanda, 2009.

NEWMAN, M. E. J. Power laws, pareto distributions and zipf's law. *Contemporary Physics*, v. 46(5), p. 323–351, 2005.

NICOLIS, G.; PRIGOGINE, I. *Self-Organization in Nonequilibrium systems: from dissipative structures to order through fluctuations*. [S.l.]: John Wiley & Sons, 1977.

NICOLIS, G.; ROUVAS-NICOLIS, C. Complex systems. *Scholarpedia*, v. 2(11), p. 1473, 2007. <http://www.scholarpedia.org/article/Complex_systems>.

NUNEZ, P. L. *Neocortical dynamics and human EEG rhythms*. [S.l.]: Oxford University Press, 1995.

OLAMI, Z.; FEDER, H. J. S.; CHRISTENSEN, K. Self-organized criticality in a continuous, nonconservative cellular automaton modeling earthquakes. *Physical Review Letters*, v. 68(8), p. 1244–1247, 1992.

OMORI, F. On the aftershocks of earthquakes. *J. College Sci. Imper. Univ. Tokyo*, v. 7, p. 111–200, 1895.

PACZUSKI, M.; MASLOV, S.; BAK, P. Avalanche dynamics in evolution, growth and depinning models. *Physical Review E*, v. 53, p. 414–443, 1996.

PAIVA, A. et al. *PRISMA: à luz da Física*. 2011. Online. Acesso em 04/12/2011. Organizado pelo Centro de Física Teórica e Computacional, Universidade de Lisboa, Portugal. <<http://cftc.cii.fc.ul.pt/PRISMA/capitulos/capitulo5/modulo5/topico5.php>>.

PERETTO, P. *An Introduction to the Modeling of Neural Networks*. [S.l.]: Cambridge University Press, 1994.

PETERS, O.; CHRISTENSEN, K. Rain: Relaxations in the sky. *Physical Review E*, v. 66, p. 036120, 2002.

PETERS, O.; HERTLEIN, C.; CHRISTENSEN, K. A complexity view of rainfall. *Physical Review Letters*, v. 88(1), p. 018701, 2002.

PIACENTINI, J. J. *Introdução ao Laboratório de Física*. [S.l.]: Editora da UFSC, 2005.

PIKOVSKY, A.; ROSENBLUM, M. Synchronization. *Scholarpedia*, v. 2(12), p. 1459, 2007. <<http://www.scholarpedia.org/article/Synchronization>>.

- PINTO, R. D. *Do caos à dinâmica não-linear de redes neurais biológicas: a implantação de uma nova linha de pesquisa no LFNL-IFUSP*. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, 2005.
- POIL, S. S.; OUYEN, A. van; LINKENKAER-HANSEN, K. Avalanche dynamics of human brain oscillations: relation to critical branching processes and temporal correlations. *Human Brain Mapping*, v. 29, p. 770–777, 2008.
- PRIESEMANN, V.; MUNK, M. H. J.; WIBRAL, M. Subsampling effects in neuronal avalanche distributions recorded in vivo. *BMC Neuroscience*, v. 10, p. 40, 2009.
- PRUESSNER, G. Oslo rice pile model is a quenched edwards-wilkinson equation. *Physical Review E*, v. 67, p. 030301, 2003.
- RHODES, C. J.; ANDERSON, R. M. Power laws governing epidemics in isolated populations. *Nature*, v. 381, p. 600–602, 1996.
- RIBEIRO, T. L.; COPELLI, M. Deterministic excitable media under poisson drive: Power law responses, spiral waves and dynamic range. *Physical Review E*, v. 77, p. 051911, 2008.
- RIBEIRO, T. L. et al. Spike avalanches exhibit universal dynamics across the sleep-wake cycle. *PLoS One*, v. 5(11), p. e14129, 2010.
- ROSSUM, M. C. van; SMITH, R. G. Noise removal at the rod synapse of mammalian retina. *Visual Neuroscience*, v. 15(5), p. 809–821, 1998.
- RUGGIERO, M. A. G.; LOPES, V. L. R. *Cálculo numérico: aspectos teóricos e computacionais*. [S.l.]: McGraw-Hill, 1988.
- RULKOV, N. F. Regularization of synchronized chaotic bursts. *Physical Review Letters*, v. 86, p. 183–186, 2001.
- RULKOV, N. F. Modeling of spiking-bursting neural behavior using two-dimensional map. *Physical Review E*, v. 65, p. 041922, 2002.
- RUNDLE, J. B. et al. The statistical mechanics of earthquakes. *Tectonophysics*, v. 277, p. 147–164, 1997.
- RUSSELL, J. B. *General Chemistry*. [S.l.]: McGraw-Hill, 1992.
- SALINAS, S. R. A. *Introdução à Física Estatística*. [S.l.]: Editora da Universidade de São Paulo, 1999.

- SAN-ROMAN, F. S. de et al. Weak synchronization of chaotic coupled map lattices. *PHYSICAL REVIEW LETTERS*, v. 81(17), p. 3639–3642, 1998.
- SELKE, W. The critical binder cumulant for isotropic ising models on square and triangular lattices. *Journal of Statistical Mechanics*, v. 04, p. P04008, 2007.
- SELKE, W.; SHCHUR, L. N. Critical binder cumulant in two-dimensional anisotropic ising models. *Journal of Physics A*, v. 38(44), p. L739–L744, 2005.
- SHILNIKOV, A.; CALABRESE, R. L.; CYMBALYUK, G. Mechanism of bistability: Tonic spiking and bursting in a neuron model. *Physical Review E*, v. 71, p. 056214, 2005.
- SHILNIKOV, A.; CYMBALYUK, G. Transition between tonic spiking and bursting in a neuron model via the blue-sky catastrophe. *Physical Review Letters*, v. 94, p. 048101, 2005.
- SHILNIKOV, A. L.; RULKOV, N. F. Subthreshold oscillations in a map-based neuron model. *Physics Letters A*, v. 328, p. 177–184, 2004.
- SHIMONO, M. et al. Funcional modulation of power-law distribution in visual perception. *Physical Review E*, v. 75, p. 051902, 2007.
- SILVA, R. A. do Val-da et al. Papel das sinapses elétricas em crises epilépticas. *Journal of Epilepsy and Clinical Neurophysiology*, v. 16(4), p. 149–154, 2010.
- SIMMONS, P. J. Intrinsic noise at synapses between a wing hinge stretch receptor and flight motor neurons in the locust. *The Journal of Experimental Biology*, v. 204, p. 127–138, 2001.
- SOMPOLISNKY, H.; GOLOMB, D.; KLEINFELD, D. Cooperative dynamics in visual processing. *Physical Review A*, v. 43, p. 6990–7011, 1991.
- SPORNS, O. Complexity. *Scholarpedia*, v. 2(10), p. 1623, 2007. <<http://www.scholarpedia.org/article/Complexity>>.
- SPORNS, O. *Networks of the Brain*. [S.l.]: The MIT Press, 2010.
- STANLEY, H. E. *Introduction to Phase Transitions and Critical Phenomena*. [S.l.]: Oxford University Press, 1971.

STASSINOPOULOS, D.; BAK, P. Democratic reinforcement: A principle for brain function. *Physical Review E*, v. 51(5), p. 5033–5039, 1995.

TASAKI, I.; HAGIWARA, S. Demonstration of two stable potential states in the squid giant axon under tetraethylammonium chloride. *The Journal of General Physiology*, v. 40, p. 859–862, 1957.

TOURETZKY, D. S. et al. *HHsim: Graphical Hodgkin-Huxley Simulator*. 2012. Online. Acesso em: 05/05/2012. <<http://www.cs.cmu.edu/~dst/HHsim/>>.

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

TRAGTENBERG, M. H. R.; YOKOI, C. S. O. Field behavior of an ising model with competing interactions on the bethe lattice. *Physical Review E*, v. 52(3), p. 2187–2197, 1995.

TROY, W. C. Bifurcation phenomena in fitzhugh’s nerve conduction equations. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, v. 54, p. 678–690, 1976.

TROY, W. C. The bifurcation of periodic solutions in the hodgkin-huxley equations. *Quarterly of Applied Mathematics*, v. 36, p. 73–83, 1978.

TUCKELL, H. C. *Introduction to Theoretical Neurobiology: Volume 2*. [S.l.]: Cambridge University Press, 1988.

USHER, M.; STEMMLER, M.; OLAMI, Z. Dynamic pattern formation leads to $1/f$ noise in neural populations. *Physical Review Letters*, v. 74, p. 326–329, 1995.

VEIGA, F. L. S.; TRAGTENBERG, M. H. R. A very stochastic resonant neuron model. *Neurocomputing*, v. 38–40, p. 423–431, 2001.

VERTES, P. E.; BASSETT, D. S.; DUKE, T. Scale-free statistics of neuronal assemblies predict learning performance. *BMC Neuroscience*, v. 12(Suppl 1), p. O4, 2011.

VESPIGNANI, A.; ZAPPERI, S. How self-organized criticality works: A unified mean-field picture. *Physical Review E*, v. 57(6), p. 6345–6362, 1998.

VIERLING-CLAASSEN, D. et al. Modeling gaba alterations in schizophrenia: A link between impaired inhibition and altered gamma and beta range auditory entrainment. *Journal of Neurophysiology*, v. 99, p. 2656–2671, 2008.

WALLENSTEIN, G. V. Spatial, temporal and global mode entropy in a thalamo-cortical network. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 3, p. 1487–1501, 1993.

WARD, L. M.; GREENWOOD, P. E. 1/f noise. *Scholarpedia*, v. 2(12), p. 1537, 2007. Acesso em 21/11/2011. <http://www.scholarpedia.org/article/1/f_noise>.

WATTS, D. J.; STROGATZ, S. H. Collective dynamics of small-world networks. *Nature*, v. 393, p. 440–442, 1998.

WERNER, G. Fractals in the nervous system: conceptual implications for theoretical neuroscience. *Frontiers in Physiology*, v. 1, p. 15, 2010.

WIKIPEDIA. *Local field potential*. Dezembro 2011. Online. Acesso em 30/12/2011. <http://en.wikipedia.org/wiki/Local_field_potential>.

WU, C. W. Global synchronization in coupled map lattices. *Proceedings of the 1998 IEEE International Symposium on Circuits and Systems*, v. 3, p. 302–305, 1998.

XIE, Y. et al. The interspike interval increases gradually: Why? *Acta Biophysica Sinica*, v. 19(4), p. 401–408, 2003.

YEOMANS, J. M. *Statistical Mechanics of Phase Transitions*. [S.l.]: Oxford University Press, 1992.

**APÊNDICE A – Cálculo dos Expoentes Críticos para
Sistemas Magnéticos**

Calcularemos, neste apêndice, os expoentes críticos para o modelo Fenomenológico de Landau. Dedicamos um apêndice, não o corpo do texto, para poder lá focar na criticalidade auto-organizada.

Como o parâmetro de ordem, \mathbf{m} , se anula em $\mathbf{t} = \mathbf{0}$, é natural assumir que a energia livre pode ser expandida em uma série de potências de¹ \mathbf{m} :

$$g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m}) = g_0 + g_1\mathbf{m} + g_2\mathbf{m}^2 + g_3\mathbf{m}^3 + g_4\mathbf{m}^4 + \dots, \quad (\text{A.1})$$

com $g_i \equiv g_i(\mathbf{T}, \mathbf{H})$. Sobre a curva de coexistência, segundo a eq. 2.10, $\mathbf{H} \equiv \mathbf{H}(\mathbf{T})$, portanto a expansão dada em A.1 é, na verdade, equivalente à energia livre de Helmholtz:

$$f(\mathbf{T}, \mathbf{m}) = f_0(\mathbf{T}) + f_2(\mathbf{T})\mathbf{m}^2 + f_4(\mathbf{T})\mathbf{m}^4 + \dots, \quad (\text{A.2})$$

onde mantivemos apenas os termos de simetria par devido à simetria do modelo magnético em questão, já discutida na seção anterior, e tomamos $f_i(\mathbf{T}) = g_i(\mathbf{T}, \mathbf{H}(\mathbf{T}))$. Podemos reobter a energia livre de Gibbs através da transformada de Legendre $g(\mathbf{T}, \mathbf{H}) = \min_{\mathbf{m}} [f(\mathbf{T}, \mathbf{m}) - \mathbf{H}\mathbf{m}]$, com $f(\mathbf{T}, \mathbf{m})$ dada por A.2, ficando com:

$$g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m}) = f_0(\mathbf{T}) - \mathbf{H}\mathbf{m} + f_2(\mathbf{T})\mathbf{m}^2 + f_4(\mathbf{T})\mathbf{m}^4, \quad (\text{A.3})$$

já que a minimização será naturalmente levada em conta no cálculo dos expoentes críticos. Assumimos $f_4 > 0$ e ignoramos termos de ordem $O(\mathbf{m}^5)$ em diante, a menos que $f_4 < 0$ – pois isto acabaria com o mínimo global em $\mathbf{m} = \mathbf{0}$ para $\mathbf{T} > \mathbf{T}_c$, como veremos – ou que a simetria do sistema estudado exija.

Para que seja possível a expansão A.3, ela deve obedecer às condições de equilíbrio e estabilidade, conforme discutido na seção anterior. Lembrando, $g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m})$ deve ser mínimo com relação a \mathbf{m} , seu parâmetro livre, na fase estável (eq. A.4) e um potencial termodinâmico deve ser uma função convexa de suas variáveis extensivas (eq. A.5), o que é expresso como, respectivamente:

$$\frac{\partial g}{\partial \mathbf{m}} = -\mathbf{H} + 2f_2(\mathbf{T})\mathbf{m} + 4f_4(\mathbf{T})\mathbf{m}^3 = 0 \quad (\text{A.4})$$

¹De fato, partindo dos *ensembles* da mecânica estatística, pode-se mostrar que essa expansão se justifica em alguns casos como é feito por Salinas (1999), apesar de ela não estar garantida de modo geral.

e

$$\frac{\partial^2 g}{\partial m^2} = 2f_2(T) + 12f_4(T)m^2 > 0. \quad (\text{A.5})$$

Lembrando que estamos interessados em estudar essa expansão na vizinhança de $(T = T_c, H = 0)$ sobre a curva de coexistência, a equação A.4 terá raízes reais dadas por:

$$m [f_2(T) + 4f_4(T)m^2] = 0$$

$$\Leftrightarrow \begin{cases} m = 0 \\ m^2 = -\frac{f_2(T)}{2f_4(T)} \end{cases}. \quad (\text{A.6})$$

Com essas raízes de A.6, a condição A.5 só será satisfeita se:

$$\text{para } m = 0 \Leftrightarrow f_2(T) > 0 \quad (\text{A.7})$$

e

$$\text{para } m^2 = -\frac{f_2(T)}{2f_4(T)} \Leftrightarrow f_2(T) < 0. \quad (\text{A.8})$$

Agora, estamos aptos a traçar um esboço do gráfico de $g(m)$ (eq. A.3) para $H = 0$, conforme mostra a figura 70, para diferentes temperaturas.

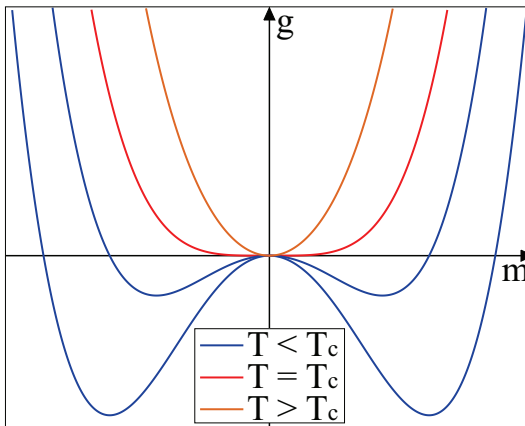


Figura 70. Esboço da expansão de Landau da energia livre em função da magnetização transladada de $f_0(T)$ para $T < T_c$ (azul), $T = T_c$ (vermelho) e $T > T_c$ (laranja).

Conforme a condição A.7, $\mathbf{m} = \mathbf{0}$ só é estável (um mínimo de $g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m})$) para $f_2(\mathbf{T}) > \mathbf{0}$. Como vemos no gráfico, isso ocorre para $\mathbf{T} > \mathbf{T}_c$. Por outro lado, as raízes dadas por A.8, $\mathbf{m}^2 = -f_2(\mathbf{T})/(2f_4(\mathbf{T}))$, são estáveis para $f_2(\mathbf{T}) < \mathbf{0}$, o que ocorre para $\mathbf{T} < \mathbf{T}_c$. Já que ao variar \mathbf{T} em torno de \mathbf{T}_c faz $f_2(\mathbf{T})$ trocar de sinal, espera-se que $f_2(\mathbf{T})$ seja zero exatamente em $\mathbf{T} = \mathbf{T}_c$, o que nos leva a concluir que:

$$f_2(\mathbf{T}) \propto (\mathbf{T} - \mathbf{T}_c) \Rightarrow f_2(\mathbf{T}) = a \frac{\mathbf{T} - \mathbf{T}_c}{\mathbf{T}_c} = a t, \quad (\text{A.9})$$

onde a é um parâmetro arbitrário.

Ainda analisando a figura 70, podemos ver a simetria de $g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m})$ sobre a curva de coexistência ($\mathbf{T} < \mathbf{T}_c, \mathbf{H} = \mathbf{0}$), caracterizada por dois mínimos, cada um correspondendo a um dos valores possíveis da magnetização dada por A.8. Conforme nos aproximamos de \mathbf{T}_c , os mínimos da energia livre se aproximam tornando as duas fases cada vez mais indistinguíveis. Até que, exatamente em $\mathbf{T} = \mathbf{T}_c$, eles se juntam, tornando a simetria completamente diferente e as duas fases totalmente iguais. Em outras palavras, ao se aproximar do ponto crítico, a magnetização, dada pelos mínimos de $g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m})$, muda continuamente enquanto a temperatura muda de $\mathbf{T} < \mathbf{T}_c$ até $\mathbf{T} > \mathbf{T}_c$, justamente por isso chamamos este tipo de transição de contínua. Além disso, a derivada de segunda ordem de $g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m})$, a susceptibilidade magnética, possui uma singularidade dada por 2.13, como veremos logo a seguir, sendo por isso esta transição também chamada de segunda ordem.

Para completar nossa descrição desse fenômeno, falta verificar que as funções termodinâmicas assumem formas assintóticas, conforme definido em 2.11–2.16, calculando os expoentes críticos. Dada uma função $F(t) \sim |t|^\lambda$, o expoente λ é definido como (YEOMANS, 1992, p.25):

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow 0} \frac{\ln |F(t)|}{\ln |t|}. \quad (\text{A.10})$$

Na prática, precisamos expandir as equações de estado e/ou relações fundamentais em torno do parâmetro de ordem e tentar escrevê-las em função da temperatura reduzida 2.17.

Da análise feita na equação A.3, de onde obtivemos as condições de equilíbrio e estabilidade dadas em A.4 e A.5, respectivamente, já podemos tirar dois expoentes críticos. Com exceção do expoente da isoterma 2.14, estaremos interessados em $\mathbf{H} = \mathbf{0}$. Por simplicidade, assumiremos $f_4(\mathbf{T}) = b = \text{constante}$.

Começando pelo expoente definido por 2.12, o da magnetização em função de t , tomamos A.9 e substituímos em A.4, de onde sai:

$$2atm + 4bm^3 = 0. \quad (\text{A.11})$$

Como para $t > 0$ a solução é apenas $m = 0$, nos preocuparemos com $t < 0$:

$$m^2 = \frac{a}{2b}(-t) \quad (\text{A.12})$$

que comparada à 2.12, ajusta os valores:

$$m = \sqrt{\frac{a}{2b}}(-t)^{\frac{1}{2}} \quad (\text{A.13})$$

$$\Rightarrow \beta = \frac{1}{2}, \quad (\text{A.14})$$

que está definida para qualquer $T > 0$, comprovando que esta é uma transição contínua, e se anulando para $T = T_c$, comprovando que m é um parâmetro de ordem.

Da condição A.5, lembrando que a susceptibilidade isotérmica é $\chi_T = \partial m / \partial H = \partial^2 f / \partial m^2$, então:

$$\frac{1}{\chi_T} = 2at + 12bm^2 \quad (\text{A.15})$$

que pode ser resolvido para $t > 0$ e $t < 0$, cuidando com o valor da magnetização nesses dois intervalos, resultando em, respectivamente:

$$\chi_T = \frac{1}{2a}|t|^{-1} \text{ para } t > 0 \quad (\text{A.16})$$

e

$$\chi_T = \frac{1}{4a}|t|^{-1} \text{ para } t < 0 \quad (\text{A.17})$$

$$\Rightarrow \gamma = 1 \quad (\text{A.18})$$

Para achar o expoente do calor específico a campo constante igual a zero, dado por 2.11, lembramos que este é calculado por $c_H = -T\partial^2 g / \partial T^2$. Podemos, então, derivar A.3 duas vezes com relação ao tempo para $t < 0$, resultando em c_H^- , e para $t > 0$, dando c_H^+ , tomando cuidado de utilizar a magnetização adequada para cada um desses intervalos, com auxílio de A.9. Verificamos, assim, que o calor específico é uma função descontínua em $t = 0$ com um degrau de

tamanho Δc_H dado por:

$$\Delta c_H = c_H^+ - c_H^- = -\frac{a^2}{T_c b} \quad (\text{A.19})$$

$$\Rightarrow \alpha = 0, \quad (\text{A.20})$$

já que não há dependência em t , mostrando também que o calor específico diminui após a transição de fase.

Por último, analisaremos a função de correlação de pares definida em A.21 abaixo, para uma rede discreta de spins $\mathbf{s}_i = +\mathbf{1}$ ou $\mathbf{s}_i = -\mathbf{1}$, devidamente normalizados pelo momento magnético, cuja forma assintótica é dada em 2.16, sendo o comprimento de correlação dado por 2.15. Este é um resultado importante na discussão que segue sobre Criticalidade Auto-Organizada.

$$\Gamma(\vec{r}_i - \vec{r}_j) \equiv \Gamma_{ij} = \langle \mathbf{s}_i \mathbf{s}_j \rangle - \langle \mathbf{s}_i \rangle^2. \quad (\text{A.21})$$

A forma assintótica dada em 2.16 pode ser encontrada através da teoria de Ornstein-Zernike, uma extensão da teoria de Landau onde se permite que a magnetização varie com a posição \vec{r} definindo uma densidade de magnetização $\mathbf{m}(\vec{r})$. Dessa maneira, podemos reescrever A.3 como:

$$g(\mathbf{T}, \mathbf{H}; \mathbf{m}) - f_0(\mathbf{T}) = at \int [\mathbf{m}(\vec{r})]^2 d^d \vec{r} + \sigma \int [\nabla \mathbf{m}(\vec{r})]^2 d^d \vec{r}, \quad (\text{A.22})$$

onde a integral da esquerda é equivalente à \mathbf{m}^2 em A.3 e a da direita é um termo de troca que corrige a energia livre de acordo com os spins estarem paralelos ou anti-paralelos, sendo σ a constante de troca e o super-índice d a dimensão de \vec{r} . E A.21 fica:

$$\Gamma(\vec{r}) = \langle \mathbf{m}(\vec{r}) \mathbf{m}(\mathbf{0}) \rangle - \langle \mathbf{m}(\mathbf{0}) \rangle^2. \quad (\text{A.23})$$

Assumindo que $\mathbf{m}(\vec{r})$ pode ser escrita como uma transformada de Fourier de uma função cujos modos correspondentes a diferentes vetores de onda \vec{q} sejam independentes, pode-se achar a transformada de Fourier de A.23:

$$\bar{\Gamma}(\vec{q}) = \frac{kT}{at + \sigma q^2}, \quad (\text{A.24})$$

sendo k a constante de Boltzmann. Tomando a inversa de A.24, fica:

$$\Gamma(\vec{r}) \sim \frac{\exp\left(-r\sqrt{\frac{at}{\sigma}}\right)}{r^{(d-3)/2}} \quad \text{para } t \neq 0; \quad (\text{A.25})$$

de onde definimos o comprimento de correlação:

$$\xi = \sqrt{\frac{\sigma}{a}} |t|^{-\frac{1}{2}} \quad (\text{A.26})$$

$$\Rightarrow \nu = \frac{1}{2}, \quad (\text{A.27})$$

e a função de correlação para $t = 0$:

$$\Gamma(\vec{r}) \sim \frac{1}{r^{d-2}} \quad (\text{A.28})$$

$$\Rightarrow \eta = 0. \quad (\text{A.29})$$

Uma relação interessante sai diretamente da definição A.21, verificando que a flutuação na magnetização é dada pela susceptibilidade:

$$kT\chi_T = \langle (m - \langle m \rangle)^2 \rangle = \sum_i (s_i - \langle s_i \rangle) \sum_j (s_j - \langle s_j \rangle) = \sum_{ij} \Gamma_{ij}, \quad (\text{A.30})$$

onde, novamente, $m_i = \mu_0 s_i = \pm \mu_0 \mathbf{1}$, sendo μ_0 o momento magnético. Desta maneira, é fácil enxergar que quando as correlações divergem, a susceptibilidade também diverge, deixando o sistema susceptível, por assim dizer, para qualquer intensidade de estímulo, uma vez que as correlações passam a influenciar o sistema inteiro com a forma 2.16 e a não ter mais um comprimento característico, sendo este dado por 2.15, características essenciais do ponto crítico e exaustivamente referidas no estudo de SOC.

APÊNDICE B - Estimulando Redes Excitáveis

Ao longo do trabalho, foram apresentados diversos resultados para redes excitáveis. Nessas simulações, as condições iniciais eram iguais para todos os neurônios da rede: estado quiescente (ponto fixo). Portanto, precisamos estimular a rede de modo a observar atividade (disparos). A seguir, encontram-se os diferentes estímulos utilizados e seus detalhes, onde explicitamos em quais resultados eles foram utilizados.

B.1 RAMPA DE CORRENTE

Este tipo de estímulo é útil apenas para identificar se o neurônio é excitável de classe 1 ou de classe 2 (IZHIKEVICH, 2007, p.14–16), conforme definimos no capítulo 3.

Consiste em aplicar uma corrente externa linear, monotonicamente crescente sobre o neurônio:

$$\mathbf{I}(t) = \begin{cases} \mathbf{0} & \text{se } t < t_0 \\ \mathbf{a}(t - t_0) + \mathbf{I}_0 & \text{se } t \geq t_0 \end{cases}, \quad (\text{B.1})$$

onde \mathbf{a} é a rapidez com que $\mathbf{I}(t)$ varia e \mathbf{I}_0 é a corrente inicial.

Geralmente, assumimos $\mathbf{I}_0 = \mathbf{0}$ e $\mathbf{a} \sim 10^{-3}$, para estimular o neurônio lentamente. Se o neurônio responder disparando de maneira periódica (o ISI se mantém o mesmo, independentemente do valor de $\mathbf{I}(t)$), ele é excitável de classe 2. Senão, se ele responder com ISI variável (quanto maior $\mathbf{I}(t)$, menor é o ISI), então ele é excitável de classe 1.

B.2 PULSO DELTA

O pulso delta é a base para todos os estímulos a seguir e tem esse nome porque é dado pelo delta de Krönercker. Definimos o pulso delta por:

$$\mathbf{I}(t) = \mathbf{I}_0 \delta_{t, t_0}, \quad (\text{B.2})$$

onde \mathbf{I}_0 é a intensidade do estímulo e δ_{t, t_0} é o delta de Krönercker (portanto, t_0 é o instante em que o estímulo é realizado).

Foi utilizado no estudo da excitabilidade dos neurônios individualmente, capítulo 3, e nas simulações para obter os gráficos do parâmetro de ordem, \mathbf{M} , em função de \mathbf{J} ou $\langle \mathbf{J} \rangle$.

B.3 SÉRIE DE PULSOS DELTA

Utilizado como uma primeira abordagem na tentativa de observar avalanches. Consiste em aplicar, periodicamente, um pulso delta em algum neurônio selecionado aleatoriamente da rede. Portanto, é definido por:

$$I(\mathbf{t}) = I_0 \sum_l \delta_{\mathbf{t}, \mathbf{t}_0 + lT} , \quad (\text{B.3})$$

onde I_0 é a intensidade do estímulo, \mathbf{t}_0 é o instante do primeiro estímulo, T é o período associado aos pulsos e l é um número inteiro $l \geq 0$. A quantidade de termos na soma sobre l é a quantidade de estímulos efetuados sobre a rede durante todo o tempo de simulação.

Um resultado utilizando este estímulo se encontra na figura 63, painel superior direito. A série de pulsos delta não se mostrou muito eficiente para a geração de avalanches críticas, pois, como discutimos no texto, o período, T , deve ser muito maior que a duração média das avalanches, de modo a evitar superposição de avalanches (já que a superposição atrapalha as medidas de tamanho de avalanche).

B.4 DELTA QUIESCENTE

O estímulo delta quiescente pode ser considerado igual ao delta periódico, no caso em que o período é $T \gg \langle \mathbf{t} \rangle$, onde $\langle \mathbf{t} \rangle$ é a duração média de uma avalanche.

Na prática, efetua-se um pulso delta em um neurônio da rede, aleatoriamente escolhido, sempre que todos os neurônios desta estão no (ou próximos do) ponto fixo. Em outras palavras, estimula-se a rede, mede-se a avalanche e, quando esta termina, espera-se uma quantidade determinada de janelas de tempo (suficiente para que todos os neurônios da rede já tenham passado pelo período refratário) para estimular a rede novamente. Esse estímulo se mostrou o mais eficiente para observar as avalanches, pois implica imediatamente na separação de escalas temporais (atividade rápida sucedida por longos períodos de inatividade).

Todos os gráficos em que aparece a distribuição da duração e do tamanho de avalanches mostram resultados de redes sujeitas a este tipo de estímulo.

B.5 PROCESSO DE POISSON

Um processo de Poisson consiste em uma série temporal de eventos independentes uns dos outros, cujo intervalo entre dois eventos sucessivos obedece a uma distribuição exponencial. O evento, no nosso caso, é um pulso delta num neurônio da rede selecionado aleatoriamente. A taxa, r , de um processo de Poisson é a quantidade esperada de eventos por unidade de tempo, dada, neste trabalho, em quantidade de estímulos por passo de tempo. Seja T_k o intervalo entre dois eventos, então a distribuição $P(T_k)$ é:

$$P(T_k) = \exp(-rT_k) . \quad (\text{B.4})$$

Na prática, precisamos sortear T_k de acordo com a probabilidade dada na equação anterior. Portanto assumimos um número aleatório homogêneo $q_k \equiv P(T_k)$ e calculamos T_k invertendo a eq. B.4:

$$T_k = 1 - \frac{\log(q_k)}{r} , \quad (\text{B.5})$$

onde somamos 1 em T_k para que $1 \leq T_k < \infty$, i.e., o intervalo entre dois eventos é, no mínimo, 1 passo de tempo.

O estímulo é, portanto

$$I(t) = I_0 \sum_l \delta_{t, t_0 + \sum_k^l T_k} , \quad (\text{B.6})$$

onde I_0 é a intensidade do estímulo, t_0 é o instante do primeiro estímulo e T_k é o k -ésimo intervalo entre eventos, dado pela equação B.5; portanto $\sum_k^l T_k$ é o tempo, a partir do primeiro evento em t_0 , até o estímulo l . A quantidade de termos na soma sobre l é a quantidade de estímulos efetuados sobre a rede em todo o tempo de simulação.

Este estímulo foi utilizado para comparar nosso modelo com aquele apresentado por Ribeiro e Copelli (2008). Tentamos medir avalanches utilizando este estímulo, mas a taxa, r , deve ser muito pequena para que as avalanches não se sobreponham. Da equação B.6 podemos ver que o estímulo série de pulsos delta pode ser considerado um caso particular do processo de Poisson em que $0 < r \ll 1$, assim $T_{k+1} = T_k = T$ e $\sum_k^l T_k = lT$.

APÊNDICE C - Algoritmos e Métodos Computacionais

A fim de esclarecer ainda mais algumas simulações, explicitamos a seguir os detalhes dos algoritmos que utilizamos para identificar e calcular grandezas importantes, tais como disparos, intervalo entre disparos e a sincronização. Os métodos para medir avalanches já foram discutidos em detalhes no início da seção 4.5.

C.1 CONTAGEM DE NEURÔNIOS E DISPAROS

Desenvolvemos dois algoritmos para identificar um disparo. Um deles é utilizado apenas para calcular o intervalo entre disparos e, portanto, será exposto na próxima seção. O outro, exposto nesta seção, é utilizado na contagem do tamanho das avalanches. Ainda, a contagem de neurônios descrita aqui foi a utilizada para identificar o parâmetro de ordem, M/L^2 .

O método mais óbvio para contar disparos é achar o pico dos potenciais de membrana dos neurônios. Nossa abordagem é a mais objetiva possível, apesar de, talvez, não ser a mais otimizada.

Seja $\{\mathbf{x}(t)\}$ o conjunto de todos os valores assumidos pelo potencial de membrana de um neurônio KTz qualquer, definimos o pico de $\{\mathbf{x}(t)\}$ como ocorrendo em t_p se, e somente se, $\mathbf{x}(t_p) > \mathbf{x}(t_p - 1)$ e $\mathbf{x}(t_p) > \mathbf{x}(t_p + 1)$ e $\mathbf{x}(t_p) > \mathbf{x}_{lim}$ com¹ $\mathbf{x}_{lim} = \mathbf{0}$ (esta condição é necessária para descontar oscilações sublímicas). Se o potencial de membrana tiver a forma de um platô, parecido com o apresentado logo a pós o disparo na figura 16(d), as pequenas oscilações na ponta esquerda do platô são ignoradas e todos aqueles pequenos picos são contados como apenas um pico, ocorrendo no instante t_p do primeiro pico encontrado, logo após a primeira subida do platô.

A contagem dos neurônios da rede que disparam para um dado estímulo pulso delta é mais simples. Varremos o conjunto $\{\mathbf{x}_i(t)\}$, para $1 < i < N$, de todos os neurônios da rede (que tem N elementos) e se $\mathbf{x}_i(t_i) > \mathbf{0}$, então o neurônio i disparou em t_i e incrementa-se M . Lembrando que só estamos interessados em saber se houve, ou não, disparo dos neurônios, portanto o instante t_i em que o neurônio dispara não é importante.

¹Assumimos $\mathbf{x}_{lim} = \mathbf{0}$, pois verificamos que, numa rede de neurônios, um potencial de membrana $\mathbf{x} > \mathbf{0}$ de qualquer neurônio é capaz de excitar a rede quando $J > J_s$.

C.2 MEDINDO O INTERVALO ENTRE DISPAROS (ISI)

Para medir o intervalo entre disparos, recorreremos a um método menos custoso, computacionalmente, para identificar os disparos (com menos estruturas condicionais).

Definimos um disparo quando o potencial de membrana, $\mathbf{x}(t)$, cruza duas vezes consecutivas o eixo $\mathbf{x}(t) = \mathbf{0}$, a primeira em direção a valores positivos de \mathbf{x} e a segunda em direção a valores negativos de \mathbf{x} . Este método é válido, pois $\mathbf{x}(t)$ é uma variável contínua e $-1 \leq \mathbf{x}(t) \leq 1$.

Matematicamente, seja t_{2l} o instante em que $\mathbf{x}(t_{2l})\mathbf{x}(t_{2l}+1) < \mathbf{0}$, com $\mathbf{x}(t_{2l}) < \mathbf{0}$, e t_{2l+1} o primeiro instante, após t_{2l} , em que $\mathbf{x}(t_{2l+1})\mathbf{x}(t_{2l+1}+1) < \mathbf{0}$, com $\mathbf{x}(t_{2l+1}) > \mathbf{0}$. Então o instante do disparo l é:

$$t_l^p = \frac{t_{2l} + t_{2l+1}}{2}, \quad (\text{C.1})$$

com $l \geq \mathbf{0}$ inteiro. Portanto, os intervalos entre disparos formam uma sequência $\{t_k^{ISI}\}$, tal que

$$t_k^{ISI} = t_l^p - t_{l-1}^p. \quad (\text{C.2})$$

Estamos interessados apenas na diferença entre os instantes dos disparos. Portanto, não interessa saber exatamente o instante em que cada potencial de membrana tem um pico, conforme no método anterior, pois os disparos são todos iguais. Então, se a média C.1 estiver deslocada, ou para a direita, ou para a esquerda, do instante de pico, ela vai estar deslocada para todos os disparos, logo, será cancelada pela diferença C.2.

C.3 IDENTIFICANDO A SINCRONIZAÇÃO

O tempo transiente, \mathbf{T} , da figura 39, para redes quadradas com condições de contorno periódicas e \mathbf{L} par, com sinapses inibitórias, foi calculado através do método a seguir.

Dois, ou mais, neurônios estão sincronizados em fase a partir de um instante \mathbf{T} se $\mathbf{x}_i(t) \approx \mathbf{x}_j(t)$ para $t \geq \mathbf{T}$. Em se tratando do caso estudado no texto – a saber, neurônios de uma mesma subrede sincronizados em fase e as subredes sincronizadas em antifase entre si; figura 39 – definimos que a sincronização é atingida quando, em cada uma das subredes, todos os neurônios estão sincronizados em fase.

Em outras palavras, precisamos identificar se todos os neurônios de uma dada subrede possuem seus potenciais de membrana parecidos para todos os instantes $t \geq T$. Nosso método é baseado em dois parâmetros arbitrários: a precisão de sincronização, ξ , e o intervalo de checagem, τ .

Para cada subrede \mathbf{k} , em cada instante t , calculamos a diferença quadrática média, $\langle \Delta \rangle_{\mathbf{k}}(t)$, entre o potencial de membrana de quaisquer dois neurônios da subrede:

$$\langle \Delta \rangle_{\mathbf{k}}(t) = \frac{\sum_{i \neq j} (x_{i,\mathbf{k}}(t) - x_{j,\mathbf{k}}(t))^2}{[N_{\mathbf{k}}(N_{\mathbf{k}} - 1)]^2}, \quad (\text{C.3})$$

onde \mathbf{k} é o índice que denota a subrede e $N_{\mathbf{k}}$ é a quantidade de elementos na subrede \mathbf{k} . Portanto, a quantidade de elementos na soma é $N_{\mathbf{k}}(N_{\mathbf{k}} - 1)$. A razão de tomarmos a diferença quadrática é evitar o cancelamento de termos. Por isso, para manter a média coerente, a quantidade de termos também foi elevada ao quadrado.

Se $\langle \Delta \rangle_{\mathbf{k}}(t') < \xi$ durante o intervalo $t < t' < t + \tau$, consideramos que a subrede \mathbf{k} está sincronizada. Se essa desigualdade vale para todas as subredes, \mathbf{k} , então a rede está sincronizada e $T = t$.