



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE FÍSICA – CCEN
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA

JOÃO GUILHERME FERREIRA CAMPOS

CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA EM REDES NEURONAIIS
COM SINAPSES DINÂMICAS

Recife
2018

JOÃO GUILHERME FERREIRA CAMPOS

**CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA EM REDES NEURONAIS
COM SINAPSES DINÂMICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Física.

Orientador: Prof. Dr. Mauro Copelli Lopes da Silva

Recife
2018

Catálogo na fonte
Bibliotecária Elaine Cristina de Freitas CRB4-1790

C198c Campos, João Guilherme Ferreira
Criticalidade auto-organizada em redes neuronais com sinapses
dinâmicas / João Guilherme Ferreira Campos . – 2018
81 f.: fig.

Orientador: Mauro Copelli Lopes da Silva
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCEN.
Física. Recife, 2018.
Inclui referências

1. Biofísica. 2. Neurociência. 3. Criticalidade auto-organizada. 4. Redes
Neuronais. I. Silva, Mauro Copelli Lopes da (Orientador). II. Título.

571.4

CDD (22. ed.)

UFPE-FQ 2018-16

JOÃO GUILHERME FERREIRA CAMPOS

**CRITICALIDADE AUTO-ORGANIZADA EM REDES NEURONAIS
COM SINAPSES DINÂMICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Física.

Aprovada em: 22/02/2018.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Mauro Copelli Lopes da Silva
Orientador
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Paulo Roberto de Araujo Campos
Examinador Interno
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Ronald Dickman
Examinador Externo
Universidade Federal de Minas Gerais

*Aos meus pais, Itaciana Maria de Souza Ferreira e Hélio Araújo Cavalcanti Campos Filho e à
minha irmã Mariana Lídia Ferreira Campos.*

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao departamento de física da UFPE, por ter proporcionado o ambiente para a realização desse trabalho e ao professor Mauro Copelli Lopes da Silva, pela sua paciência nos momentos mais difíceis, e a Osame Kinouchi e Ariadne de Andrade Costa, por suas contribuições neste trabalho. Gostaria de agradecer também à CAPES, CNPq e FACEPE pelo apoio financeiro.

RESUMO

Investigamos aqui Criticalidade Auto-Organizada numa rede de neurônios excitáveis que são descritos através de um autômato celular e conectados por sinapses dinâmicas. Nesse sistema, as sinapses de cada neurônio são deprimidas rapidamente toda vez que ele dispara e carregadas lentamente na ausência de estímulos. Chamamos essa dinâmica de quenched, em oposição à dinâmica annealed, onde sinapses aleatórias são deprimidas toda vez que um neurônio dispara. Aqui estendemos resultados anteriores, obtidos para a rede com dinâmica annealed utilizando o parâmetro de ramificação σ como parâmetro de controle, para a rede com dinâmica quenched. Para isso foi necessário utilizar um novo parâmetro de controle λ , o maior autovalor da matriz sináptica, porque o parâmetro σ falhava em medir criticalidade na rede com dinâmica quenched devido às correlações geradas por essa dinâmica. Dentre os resultados estendidos, mostramos que a rede com dinâmica quenched é crítica no limite termodinâmico, mas precisa de um ajuste fino para exibir escalonamento de tamanho finito na distribuição de tamanhos de avalanches. Isso poderia levar alguém a caracterizar esse sistema como quasi-Criticamente Auto-Organizado, como esperado de um modelo não-conservativo. Porém, mostramos que, da mesma maneira que na rede com dinâmica annealed, as flutuações da rede com dinâmica quenched em torno do ponto crítico se anulam no limite termodinâmico e a transição de fase relevante é contínua e absorvente na classe de universalidade da percolação direcionada. Esses fatos nos permitem dizer que a rede com dinâmica quenched exibe Criticalidade Auto-Organizada, da mesma maneira que a rede com dinâmica annealed. Por último, introduzimos estímulo externo, medimos a curva de resposta da rede com dinâmica quenched e observamos que a faixa dinâmica não é otimizada.

Palavras-chave: Criticalidade Auto-Organizada. Autômato Celular. Redes Neurais. Sinapses Dinâmicas.

ABSTRACT

Here, we investigate Self-Organized Criticality in a network of excitable neurons that are described by cellular automata and connected by dynamical synapses. In this system, synapses from each neuron are quickly depressed everytime it fires and slowly charged in the absence of stimulus. We refer to this as quenched dynamics, in opposition to an annealed dynamics, where random synapses are depressed everytime a neuron fires. Here, we extend previous results, obtained for networks with annealed dynamics using the branching ratio σ as the control parameter, for networks with quenched dynamics. It was necessary to use a new control parameter λ , the largest eigenvalue of the synaptic matrix, because the parameter σ fails to predict criticality in the network with quenched dynamics due to correlations generated by the dynamics. Among the extended results, we show that the network with quenched dynamics is critical in the thermodynamic limit, but needs fine-tuning to exhibit finite-size scaling in the avalanche size distribution. This could lead someone to characterize this system as quasi-Critically Self-Organized, as expected for a non-conservative model. However, we show that, as for networks with annealed dynamics, the fluctuations of the network with quenched dynamics around the critical point vanish in the thermodynamic limit and the relevant phase transition is continuous absorbing in the directed percolation universality class. These facts allow us to say that the network with quenched dynamics exhibits Self-Organized Criticality, just as networks with annealed dynamics. Lastly, we introduce external stimulus, we measure the response curve of the network with quenched dynamics and we observe that the dynamic range is not optimized.

key words: Self-Organized Criticality. Cellular Automata. Neural Networks. Dynamical Synapses.

SUMÁRIO

1	Introdução	9
1.1	Biologia do neurônio	10
1.2	Redes neuronais e a hipótese do cérebro crítico	13
1.3	Criticalidade Auto-Organizada	17
2	Modelos neuronais de criticalidade auto-organizada	21
2.1	Modelo Levina-Herrmann-Geisel	21
2.2	Modelo Costa-Copelli-Kinouchi	23
2.2.1	<i>Precursor: modelo Kinouchi-Copelli</i>	24
2.2.2	<i>Caso annealed</i>	25
2.2.3	<i>Caso quenched</i>	29
2.2.4	<i>Oscilações estocásticas em torno do ponto fixo</i>	32
2.2.5	<i>Estímulo externo</i>	35
2.2.6	<i>Simulações</i>	37
3	Resultados	41
3.1	Evolução temporal	41
3.2	Dependência do coeficiente de recuperação sináptica	43
3.3	Dependência com outros parâmetros	49
3.3.1	<i>Dependência do parâmetro assintótico sináptico</i>	49
3.3.2	<i>Dependência do parâmetro de depressão sináptica</i>	52
3.3.3	<i>Dependência do número de vizinhos</i>	54
3.4	Correlações sinápticas	55
3.5	Flutuações de $\lambda(t)$ e $\sigma(t)$	58
3.5.1	<i>Caso $a = 1$</i>	58
3.5.2	<i>Caso $a = 2/3$</i>	59
3.5.3	<i>Caso $a = 0$</i>	62
3.6	Transição de fase	65
3.7	Avalanches Neurônais	67
3.8	Estímulo Externo	71
4	Conclusão	76
	Referências	80

1 Introdução

O cérebro é um sistema fascinante e entendê-lo é, talvez, o maior desafio do século XXI. Hoje, sabemos que o cérebro é o órgão responsável pelo comportamento, porém os mecanismos por trás dessa função não são completamente compreendidos. As primeiras descrições das células nervosas foram feitas por Golgi e Ramón y Cajal no final do século XIX. Eles conseguiram colorir os neurônios com sais de prata e observaram que o tecido nervoso é composto por células com projeções que se conectam formando uma rede. A partir daí, nasceu a doutrina do neurônio, em que se baseia a neurociência, de que o neurônio é a célula elementar na transmissão de sinais do cérebro (KANDEL et al., 2013).

Os neurônios são células excitáveis que podem propagar sinais e que se conectam através de sinapses. O mecanismo por trás do funcionamento de um neurônio é bem compreendido desde 1952 com o trabalho de Hodgkin e Huxley (HODGKIN; HUXLEY, 1952). Contudo, no cérebro, possuímos não só um, mas centenas de bilhões de neurônios. Além disso, esses neurônios estão profundamente conectados: cada um deles está ligado a dez mil outros em média. Dessa maneira é possível transmitir, armazenar e processar estímulos de maneira complexa. Entretanto ainda não se sabe exatamente qual o mecanismo pelo qual essa rede de células excitáveis consegue completar tais tarefas. O grande desafio da neurociência é, portanto, compreender tais mecanismos para, quem sabe um dia, entendermos o que está por trás, por exemplo, da consciência, da memória e do aprendizado.

Hoje em dia é possível estudar o cérebro medindo diretamente sinais de redes neuronais *in vivo* e *in vitro* com eletrodos, por exemplo, para entender fenômenos coletivos da rede. Em 2003, em um estudo feito por Beggs e Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003), foi medida a atividade de fatias do córtex de ratos e foi observado que ela se dá em avalanches, que são sequências de disparos separadas por silêncios, e que a distribuição de tamanho dessas avalanches obedece uma lei de potência. Esse tipo de atividade pode ser uma assinatura de fenômenos críticos. A partir daí, hipotetizou-se que o cérebro se encontra exatamente em uma transição de fase entre um estado absorvente e um estado ativo, ou seja, que o cérebro está em um estado crítico. Em outras palavras, a conjectura é que o cérebro possui um balanço bastante preciso das suas sinapses para que um sinal se propague sem ser atenuado, nem amplificado, em média. Além disso, a hipótese do cérebro crítico é vista com muito otimismo por muitos cientistas, pois existem fortes

evidências experimentais e teóricas de que uma rede neuronal num estado crítico otimiza diversas capacidades funcionais.

Com isso, surge outra pergunta: como é possível que o cérebro seja ajustado tão precisamente? Uma hipótese que necessita de suposições fortes é a de que existe um mecanismo no tecido nervoso responsável por manter o sistema exatamente na transição de fase. Porém não seria necessário supor tal mecanismo se fosse visto que a própria dinâmica do sistema o auto-organiza nesse estado. Quando isso acontece dizemos que o sistema é Criticamente Auto-Organizado. Será que existe algum mecanismo biofísico na dinâmica do cérebro que faz com ele exiba Criticalidade Auto-Organizada? Essa é a pergunta que tentamos responder neste trabalho.

Descrevemos, no que segue, os conceitos citados acima. A biologia do neurônio é descrita na seção 1.1. Modelos de redes neuronais são descritos na seção 1.2, assim como a hipótese do cérebro crítico. O fenômeno de Criticalidade Auto-Organizada e a sua relação com redes neuronais são descritos na seção 1.3.

1.1 Biologia do neurônio

Um neurônio é uma célula complexa com comportamento complexo. Ele é tipicamente composto do corpo celular, de dendritos, do axônio e de terminais pré-sinápticos (veja a Fig. 1). A membrana celular envolve o neurônio e separa o meio intracelular do extracelular. Ela funciona como um capacitor e, como o interior e o exterior da célula possuem concentrações diferentes de íons, existe uma diferença de potencial entre esses dois meios. Essa diferença de potencial é chamada de potencial de membrana. (KANDEL et al., 2013).

O meio extracelular possui uma alta concentração de Na^+ e Cl^- e uma concentração relativamente alta de Ca^{2+} e o intracelular possui uma alta concentração de K^+ e ânions orgânicos A^- . Essas diferenças de concentrações são tais que, no repouso, o potencial de membrana é negativo. A membrana celular possui canais iônicos que podem abrir e se fechar e que permitem a passagem dos íons, exceto A^- . Cada canal iônico é permeável a um tipo de íon e eles tendem a igualar a concentração desse íon no interior e no exterior da célula. Porém o gradiente de concentração é mantido devido ao bombeamento ativo de Na^+ e K^+ também presente na membrana, que permite que esses íons se movam contra o gradiente de concentração, e a redistribuição passiva, onde os ânions orgânicos A^- repelem Cl^- e atraem K^+ . Por isso, na

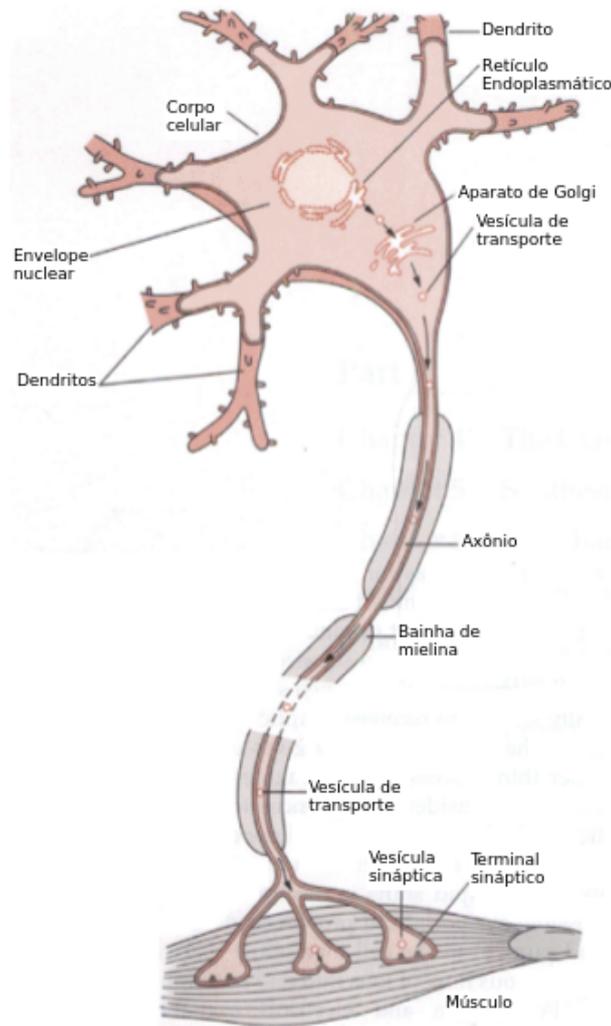


Figura 1 – Imagem de um neurônio. Observe o corpo celular, os dendritos, o axônio e os terminais pré-sinápticos. Adaptado de E. R. Kandel (KANDEL et al., 2013).

ausência de estímulo, isto é, quando o neurônio está em repouso, o potencial de membrana se mantém constante e negativo. Se o potencial de membrana aumenta em relação ao estado de repouso dizemos que ele se despolariza, enquanto se o potencial diminui, dizemos que ele se hiperpolariza. A abertura de canais iônicos gera uma corrente no neurônio que pode polarizar ou hiperpolarizar o neurônio dependendo do tipo de canal (KANDEL et al., 2013).

O comportamento de um neurônio é bem compreendido. Ele é uma célula excitável que, dependendo da quantidade de estímulos, pode iniciar uma grande variação no seu potencial de membrana do tipo tudo ou nada, isto é, se a quantidade de estímulo for menor que um certo limiar, a grande variação no potencial não ocorre, mas, para qualquer estímulo acima do limiar, ocorre uma mesma variação no potencial com um padrão temporal característico (veja a Fig. 2). Chamamos essa variação característica no potencial de membrana de potencial de ação e é

através dela que um neurônio emite sinais. A descrição detalhada do mecanismo do potencial de ação foi um dos principais marcos na história da neurociência. Ele foi descrito pela primeira vez pelo modelo de Hodgkin-Huxley em 1952 (HODGKIN; HUXLEY, 1952), onde eles estudaram o axônio gigante da lula. O modelo consiste em quatro equações diferenciais acopladas que descrevem a evolução temporal do potencial de membrana e da abertura de canais iônicos para uma dada corrente injetada (KOCH, 2004). Essas equações são capazes explicar o mecanismo que inicia e que termina um potencial de ação, reproduzindo precisamente o seu formato no tempo. Os autores que dão nome ao modelo receberam o prêmio Nobel de fisiologia ou medicina em 1963 por esse trabalho.

O modelo de Hodgkin-Huxley descreve o potencial de ação da seguinte maneira: se nenhuma corrente é injetada no neurônio, o potencial de membrana se mantém num valor estacionário de aproximadamente -65 mV. Por outro lado, se uma corrente positiva é injetada num neurônio, o potencial de membrana se despolariza e pode rapidamente causar a abertura de canais de Na^+ . Canais de Na^+ permitem o fluxo de íons positivos pra dentro da célula, o que despolariza a membrana ainda mais. Quando a membrana se despolariza, canais de K^+ também podem abrir, só que mais lentamente. Os canais de K^+ permitem o fluxo de íons positivos para fora da célula e hiperpolarizam a membrana. Se a despolarização atingir um limiar, o feedback positivo entre os canais de Na^+ e o potencial de membrana inicia um potencial de ação, onde cada vez mais canais de Na^+ vão abrindo e cada vez mais o potencial membrana vai se despolarizando até inverter de sinal e atingir aproximadamente 40 mV. Dizemos então que o neurônio está excitado ou que ele disparou. Após a inversão de sinal, os canais de K^+ , que são mais lentos, vão abrindo e os canais de Na^+ vão fechando, pois eles só podem ficar abertos por um curto período de tempo. Esses dois acontecimentos fazem com que o potencial de membrana se hiperpolarize e atinja aproximadamente -75 mV. Isso ocorre aproximadamente 5 ms após o início do potencial de ação. Nesse momento, não é possível iniciar novos potenciais de ação e dizemos que o neurônio está no estado refratário. Após isso, os canais de K^+ vão fechando e o potencial volta ao valor de repouso aproximadamente 15 ms após o início do potencial de ação (veja a Fig. 2) (KANDEL et al., 2013).

A duração e os valores do potencial de membrana do potencial de ação descrito acima não são exatamente os mesmos que os do potencial de ação de outros neurônios que não sejam o do axônio gigante da lula. Entretanto, para a maioria dos neurônios, temos o mesmo comportamento qualitativo e a mesma ordem de grandeza dessas quantidades.

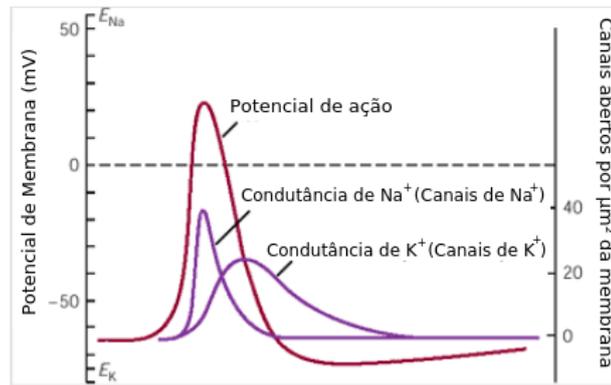


Figura 2 – Imagem do potencial de ação em vermelho. Observe que o potencial de membrana se despolariza, inverte de sinal e se hiperpolariza antes de voltar ao valor de equilíbrio. Em roxo, temos a condutância dos canais iônicos de Na^+ e K^+ . Adaptado de E. R. Kandel (KANDEL et al., 2013).

A corrente gerada pelo potencial de ação abre novos canais iônicos em pontos vizinhos do axônio permitindo a propagação do mesmo até os terminais pré-sinápticos. Os terminais pré-sinápticos tipicamente estão próximos de dendritos pós-sinápticos ou ao corpo celular de outros neurônios, formando o que chamamos de sinapses. Quando um neurônio forma uma sinapse com outro dizemos que eles são vizinhos.

A grande maioria das sinapses são químicas, onde neurotransmissores são liberados ao receber um potencial de ação do neurônio pré-sináptico. A sinapse química funciona liberando neurotransmissores que abrem canais iônicos no neurônio pós-sináptico, o que pode contribuir para iniciar ou bloquear potenciais de ação. Quando o neurônio emite neurotransmissores que despolarizam a membrana, dizemos que ele é excitatório. Quando seus neurotransmissores hiperpolarizam a membrana dizemos que o neurônio é inibitório. Os neurônios excitatórios também formam sinapses elétricas, onde a corrente gerada pelo potencial de ação se propaga diretamente para o neurônio vizinho. De toda maneira, um potencial de ação de um neurônio excitatório é capaz de gerar novos potenciais de ação em neurônios vizinhos (KANDEL et al., 2013).

1.2 Redes neuronais e a hipótese do cérebro crítico

O cérebro é uma rede neuronal enorme onde bilhões de neurônios estão conectados, formando milhares de sinapses cada. Dessa maneira, essa rede pode responder a estímulos externos, processar ou transmitir sinais e armazenar dados de maneira complexa e otimizada.

Para isso, supõe-se que ela tem um balanço preciso das suas propriedades.

Podemos descrever a transmissão de sinais no cérebro através de um modelo simplificado de rede neuronal. Podemos imaginar que quando um neurônio dispara ele faz com que em média σ neurônios também disparem, dependendo da força das sinapses, onde σ é chamado de parâmetro de ramificação. Se as sinapses são fracas, σ é pequeno. Se elas são fortes, σ é grande. Em outras palavras, imaginamos que o cérebro transmite sinais como em um processo de ramificação. Num processo de ramificação, uma entidade pode gerar um número de sucessores com uma certa distribuição de probabilidade caracterizada pelo parâmetro de ramificação σ , que diz quantos sucessores em média uma entidade gera. Cada um desses sucessores também pode gerar novos sucessores através da mesma distribuição de probabilidade e assim por diante (HARRIS, 1963). Nesse modelo de rede neuronal, temos, analogamente, que um neurônio excitado pode gerar outros neurônios excitados como sucessores e assim por diante. É fácil ver que, se $\sigma < 1$, um sinal não se propaga por muito tempo, enquanto, se $\sigma > 1$, o sinal é amplificado e a rede satura com o tempo. No caso crítico em que $\sigma = 1$, temos que a rede está balanceada e o estímulo se mantém ativo, sem saturar a rede. A partir desse raciocínio é possível imaginar que a propagação de sinal no cérebro deveria ser descrita como um processo de ramificação com $\sigma = 1$, o que aparenta ser um bom modelo aproximado para várias regiões do córtex.

A primeira evidência experimental desse fato foi feita por Beggs e Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003). Eles mediram a atividade neuronal de fatias do córtex do rato *in vitro* com 60 eletrodos e viram que a atividade se dá em avalanches, isto é, a atividade se dá em rajadas entre longos períodos de repouso. Nessas rajadas de atividade, foi visto que os eletrodos registravam atividades que se propagavam pra outros eletrodos assim como em um processo de ramificação. Uma das maneiras que o tamanho dessas avalanches foi definido foi o número de eletrodos que participam do evento. Beggs e Plenz constataram que a distribuição de probabilidade de tamanho dessas avalanches é uma lei de potência $P(s) \sim s^{-\alpha}$ com α positivo (veja a Fig. 3), como esperado de um processo de ramificação com $\sigma = 1$ (HARRIS, 1963; LARREMORE et al., 2012).

Hoje em dia, apesar de não ser um consenso, existem várias evidências de que o cérebro se encontra em um estado crítico, mais especificamente na região do córtex (CHIALVO, 2010; SHEW; PLENZ, 2013). Encontram-se leis de potência na distribuição de tamanho de avalanches do córtex em diversas configurações experimentais com diferentes espécies de animais (CHI-

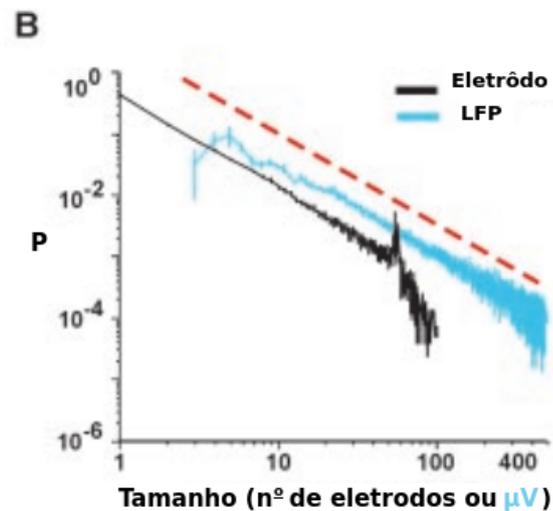


Figura 3 – Imagem da distribuição de tamanho de avalanche em preto. A reta tracejada em vermelho marca o expoente $-3/2$. Observe que o tamanho da avalanche também pode ser medido pela soma dos potenciais dos eletrodos (azul claro). Adaptado de Beggs e Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003).

ALVO, 2010). Também observa-se teoricamente e experimentalmente que um cérebro crítico otimiza uma série de propriedades do cérebro (SHEW; PLENZ, 2013). Dentre elas o alargamento da faixa dinâmica (KINOUCI; COPELLI, 2006; SHEW et al., 2009), que mede a capacidade da rede de diferenciar estímulos, e a capacidade de transmitir e armazenar informação (BEGGS; PLENZ, 2003; SHEW et al., 2011).

Em particular o modelo Kinouchi-Copelli (KC) (KINOUCI; COPELLI, 2006) é um dos exemplos mais claros dos benefícios da criticalidade no cérebro. Esse estudo utilizou uma rede de autômatos celulares com sinapses probabilísticas (ver o capítulo 2) e com um estímulo externo r . A atividade da rede F é definida como a taxa de disparo da rede por neurônio. A curva de F em função de r é chamada de curva de resposta do modelo e é mostrada nas Figs. 4a e b para diversos valores do parâmetro de ramificação da rede. Observe o comportamento das curvas de resposta para r pequeno: quando $\sigma > 1$, a rede tem atividade autossustentada; quando $\sigma < 1$, a atividade cresce linearmente com o estímulo; quando $\sigma = 1$, a atividade cresce não linearmente com uma lei de potência de expoente $1/2$.

A partir dessas curvas podemos calcular a faixa dinâmica, que mede o intervalo de estímulos que são diferenciados pela rede. Como mostrado na Fig. 4c, a atividade mínima da rede é F_0 e a atividade máxima da rede é F_{max} e a partir delas computamos $F_x = F_0 + x(F_{max} - F_0)$. A faixa dinâmica Δ é dada pelo intervalo de valores de estímulo r medido em decibéis

correspondente ao intervalo de resposta de $F_{0,1}$ a $F_{0,9}$. Ou seja, a faixa dinâmica mede o intervalo de estímulos que podem ser robustamente codificados pela rede. Podemos ver na Fig. 4d como a faixa dinâmica depende do parâmetro de ramificação σ e como ela é ótima para o valor crítico $\sigma = 1$. Isso ocorre porque, exatamente quando $\sigma = 1$, a rede tem uma resposta não linear que permite que estímulos pequenos sejam melhor diferenciados pela rede. Esse comportamento não linear é conhecido como Lei de Stevens e é observado em curvas de respostas psicofísicas.

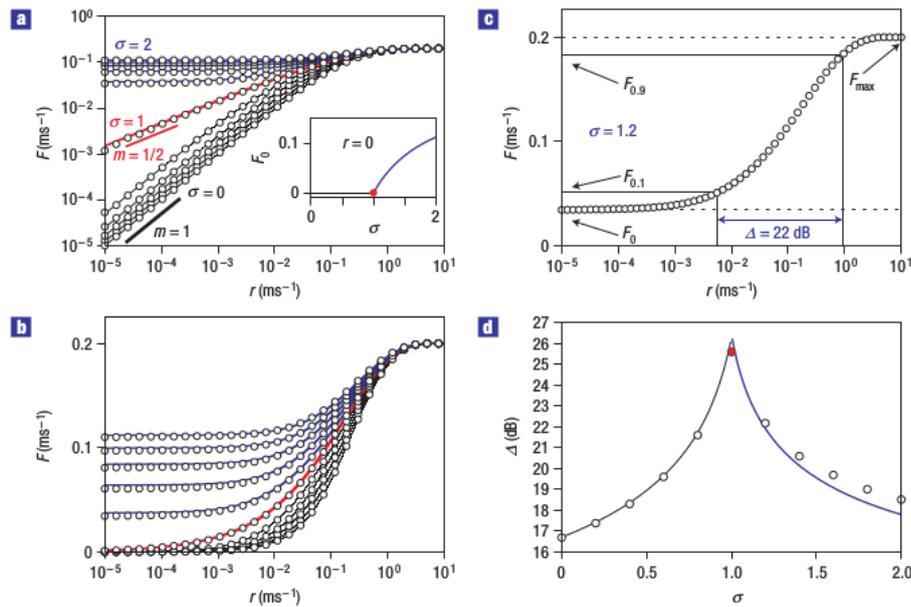


Figura 4 – (a) Curvas de resposta para o modelo KC em escala log-log. Observe que, para $\sigma > 1$, a rede tem atividade autossustentada, para $\sigma < 1$, $F \sim r$ para r pequeno e, para $\sigma = 1$, $F \sim r^{1/2}$ para r pequeno. (b) O mesmo que (a) em escala semi-log. (c) Descrição do cálculo da Faixa dinâmica. F_{max} e F_0 são mostrados na figura a partir dos quais se calcula $F_{0,9}$ e $F_{0,1}$. A faixa dinâmica Δ é o intervalo de valores de estímulo medido em decibéis que corresponde ao intervalo de $F_{0,1}$ a $F_{0,9}$. (d) A faixa dinâmica Δ em função de σ . Observe que ela tem um máximo exatamente quando $\sigma = 1$. Extraído de Kinouchi e Copelli (KINOUCI; COPELLI, 2006).

Quando se fala em capacidade de informação, gostaríamos de saber quão informativa a dinâmica do cérebro pode ser. Ou seja, acreditamos que quanto maior o número de padrões que uma rede pode gerar, maior a informação que ela consegue codificar. Em particular, especula-se que a capacidade de gerar diversos padrões a partir de um dado estímulo esteja relacionada com a criatividade (SHEW; PLENZ, 2013).

Um estudo interessante sobre capacidade de armazenar informação em um cérebro crítico foi feito por Shew *et al.* (SHEW *et al.*, 2011). Nesse trabalho eles definiram a capacidade de

informação H em termos da entropia:

$$H = - \sum_{i=1}^M p_i \log_2(p_i), \quad (1.1)$$

onde p_i é a probabilidade se observar um padrão i e M é o número de padrões únicos observados na rede. Nesse estudo, eles mediram a atividade neuronal em fatias do córtex do rato, em ratos anestesiados e em macacos acordados utilizando uma matriz de 8x8 eletrodos. Os padrões dos sinais medidos foram definidos a partir de uma rede de 8x8 bits, onde cada bit correspondia a um dos eletrodos da matriz. Cada evento populacional definia um padrão, onde cada bit era igual a 1 se o eletrodo correspondente participou do evento e 0 caso contrário e eles observaram que, quando as redes medidas estavam em um estado crítico (exibiam leis de potência), elas maximizavam sua entropia.

A explicação para esse fenômeno dada por Shew *et al.* é que quando as redes tem inibição reduzida (farmacologicamente) e, portanto, são supercríticas, a taxa de disparo é alta e o disparo dos neurônios são bastante correlacionados e, por isso, a entropia da rede é baixa. Num caso extremo, podemos entender que isso ocorre porque uma rede onde todos os neurônios estão disparando só tem um padrão binário (todos os bins iguais a 1). Por outro lado, se a excitação é reduzida (farmacologicamente) e, portanto, a rede é subcrítica, o disparo dos neurônios são pouco correlacionados, mas a taxa de disparo é muito baixa, fazendo com que a entropia da rede seja baixa. Novamente, em um caso extremo, isso pode ser entendido já que, quando a taxa de disparo é nula, a rede também só tem um padrão binário (todos os bins iguais a 0). Em redes balanceadas e críticas teremos taxas de disparo moderadas e correlações moderadas e, portanto, um pico na entropia.

1.3 Criticalidade Auto-Organizada

Leis de potência e avalanches são encontradas em diversos outros sistemas. Os modelos mais conhecidos são os de pilhas de areia, incêndios florestais e terremotos (BONACHELA; MUÑOZ, 2009). Esses modelos apresentam distribuições de tamanho de avalanches que aparentam ser leis de potência, e, por isso, acredita-se que eles sejam críticos. Porém é preciso entender como eles se encontram exatamente em uma transição de fase. Em outras palavras, gostaríamos de saber qual o mecanismo responsável por organizar o sistema em um estado crítico.

A noção de Criticalidade Auto-Organizada, do inglês Self-Organized Criticality (SOC) foi criado por Bak *et al.* (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987). O modelo utilizado para descrever

esse fenômeno foi o de pilhas de areia. O modelo de pilhas de areia é formado por uma rede quadrada com sítios que são carregados com grãos. Quando o número de grãos em um sítio ultrapassa um certo limiar, os sítios relaxam e seus grãos se espalham para seus vizinhos. Os vizinhos podem, por consequência, atingir o limiar de grãos e espalhar grãos para seus próprios vizinhos. Nas fronteiras os grãos de areias são dissipados. A rede de sítios que podem atingir o limiar se modifica à medida que o sistema é carregado e relaxado. Bak *et al.* argumentaram que a dinâmica do sistema organiza essa rede em estruturas fractais, o que explicaria as leis de potências nas distribuições de tamanho de eventos populacionais. Em outras palavras, a rede se auto-organiza em um estado crítico (JENSEN, 1998).

Hoje em dia, SOC é bastante compreendida e pode-se encontrar SOC em vários sistemas da natureza (JENSEN, 1998). Porém ainda resta dúvida se esses modelos são exatamente críticos e se as distribuições de tamanho de avalanches são leis de potência realmente. Dentre os modelos ditos criticamente auto-organizados, Bonachela e Muñoz (BONACHELA; MUÑOZ, 2009) mostraram que apenas os modelos conservativos, como o de pilhas de areia, se auto-organizam em um estado crítico e mostram escalonamento de tamanho finito. Escalonamento de tamanho finito é quando medidas em vários tamanhos de sistema estão relacionadas umas com as outras reescalando variáveis num modo invariante com escala e é um fenômeno imprescindível para caracterizar um sistema como criticamente auto-organizado. Além disso, nos sistemas conservativos, as flutuações do sistema em torno do ponto crítico somem no limite termodinâmico (ver a Fig. 5).

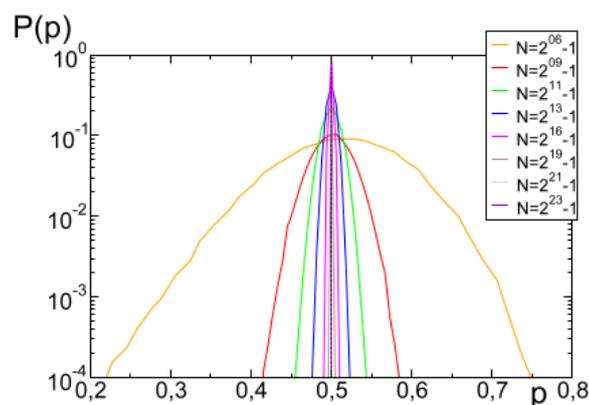


Figura 5 – Distribuição de probabilidade do parâmetro p que mede a criticalidade de um sistema de pilhas de areia. O sistema crítico possui $p = 1/2$. Observe que a distribuição tende a uma delta de Dirac à medida que o tamanho do sistema aumenta. Extraído de Bonachela e Muñoz (BONACHELA; MUÑOZ, 2009).

Por outro lado, essas propriedades não são encontradas em modelos não-conservativos.

Bonachela e Muñoz mostraram que os modelos não-conservativos, como os modelos de incêndios florestais e os modelos de terremoto, se organizam, em geral, em estados subcríticos e supercríticos e se tornam críticos somente no limite de N infinito. Os sistemas são críticos com N finito somente se os parâmetros tiverem um ajuste fino. Ainda, eles também precisam que parâmetros tenham um ajuste fino para se aproximarem do limite termodinâmico num modo invariante com escala. Além disso, os modelos não-conservativos, flutuam em torno do ponto crítico com grandes excursões em ambas as fases supercrítica e subcrítica, que não desaparecem no limite de N grande.

Também foi mostrado que a transição de fase dos modelos não-conservativos é uma transição de percolação dinâmica, enquanto a dos modelos conservativos é contínua e absorvente em uma classe de universalidade relacionada com a da percolação direcionada (BONACHELA; MUÑOZ, 2009; DICKMAN et al., 2000). Portanto, foi dito que os modelos não-conservativos exibem *quasi-Criticalidade Auto-Organizada*, do inglês *Self-Organized quasi-Criticality (SOqC)* (BONACHELA; MUÑOZ, 2009). Ou seja, existem três critérios necessários para que um sistema exiba SOqC:

- A) O sistema flutua em torno do ponto crítico com grandes excursões nas fases subcríticas e supercríticas que não se anulam no limite termodinâmico.
- B) A transição de fase relevante é uma transição de percolação dinâmica, que não é a mesma que a de modelos de SOC conservativos.
- C) Para obter *criticalidade* para N finito e para que o sistema exiba *escalamento de tamanho finito* é necessário um ajuste fino dos parâmetros.

A partir da conjectura de que o cérebro possa estar em um estado crítico, queremos saber qual o mecanismo para que ele se auto-organize nesse estado. Em especial, investigamos se algum mecanismo sináptico pode levar um modelo de rede neuronal à *criticalidade*. Dessa maneira, estudamos modelos de redes neuronais com sinapses dinâmicas que se auto-organizam em um estado estacionário. As perguntas a serem respondidas são: Os modelos se auto-organizam em um estado crítico? Essa *criticalidade* é aparente como nos modelos de SOqC ou verdadeira como nos modelos de SOC? Os modelos são biologicamente plausíveis? Além disso, como redes neuronais não obedecem a nenhuma lei de conservação, queremos saber se é possível obter SOC em um modelo não-conservativo.

O que segue é organizado da seguinte maneira: no capítulo 2 os modelos de SOC em redes neuronais são apresentados, no capítulo 3 os resultados das simulações do modelo são mostrados e finalmente no capítulo 4 as considerações finais são discutidas.

2 Modelos neuronais de criticalidade auto-organizada

Será que é possível obter SOC com um modelo de rede neuronal biologicamente plausível? Para responder essa pergunta Levina *et al.* propuseram o modelo Levina-Herrmann-Geisel (LHG). Esse modelo consiste de neurônios integra-dispara com sinapses dinâmicas que simulam a perda e reposição de neurotransmissores nos terminais pré-sinápticos. Inspirado nesse modelo, foi criado o modelo discreto Costa-Copelli-Kinouchi (CCK): o autômato celular com sinapses dinâmicas. Esse modelo consiste numa simplificação do modelo LHG e foi o modelo estudado e simulado neste trabalho. Na seção 2.1 o modelo LHG é descrito e na seção 2.2 o modelo CCK é explicado e os detalhes da simulação são descritos.

2.1 Modelo Levina-Herrmann-Geisel

O modelo utilizado foi inspirado no modelo Levina-Herrmann-Geisel (LHG) (LEVINA; HERRMANN; GEISEL, 2007). Ele consiste em uma rede de N neurônios excitatórios ligados por sinapses dinâmicas. O neurônio é descrito pelo seu potencial de membrana $V_i(t)$ ($i = 0, 1, \dots, N$). A sinapse que vai do neurônio j até o neurônio i é descrita pela variável $J_{ij}(t)$. A dinâmica do modelo é descrita pelas seguintes equações diferenciais:

$$\frac{\partial V_i}{\partial t} = I^{ext} \delta(t - t_{driv}^i) + \sum_{j=1}^{N-1} \frac{uJ_{ij}}{N-1} \delta(t - t_{sp}^j) - V_{max} \delta(t - t_{sp}^i), \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial J_{ij}}{\partial t} = \frac{1}{\tau_j} \left(\frac{\alpha}{u} - J_{ij} \right) - uJ_{ij} \delta(t - t_{sp}^j). \quad (2.2)$$

O potencial é carregado por uma corrente I^{ext} nos instantes t_{driv}^i escolhidos aleatoriamente a uma taxa. Isso mantém a rede ativa e simula estímulos de uma rede neuronal. Os neurônios do modelo são do tipo integra e dispara e o neurônio i dispara toda vez que $V_i(t) > V_{max}$. Nos instantes em que isso ocorre, chamados de t_{sp}^i , é subtraído V_{max} de $V_i(t)$, o que descreve o retorno do potencial de membrana ao valor de repouso após o potencial de ação, ignorando as variações do potencial de membrana do neurônio durante o disparo. Além disso, se o neurônio j dispara, os potenciais de todos os neurônios i , exceto $i = j$, são integrados, acrescentando $uJ_{ij}/(N-1)$ a $V_i(t)$, enquanto todas as sinapses que saem do neurônio j são decrescidas de uJ_{ij} , isto é, J_{ij} é decrescido de uJ_{ij} para todo i , exceto $i = j$, o que representa a depressão sináptica. Note que todos os neurônios formam sinapses com todos, totalizando $N(N-1)$ sinapses. Além

disso, temos recuperação sináptica, isso é, se o neurônio j encontra-se em repouso, J_{ij} retorna exponencialmente para o valor de referência α/u com tempo característico τ_j .

O modelo de sinapse dinâmico utilizado aqui imita uma sinapse química, pois a dinâmica dos J_{ij} tenta descrever os ganhos e as perdas de neurotransmissores no terminal pré-sináptico do neurônio e foi inspirada nos resultados dos experimentos de Markram e Tsodyks com neurônios piramidais (MARKRAM; TSODYKS, 1996). Logo após o neurônio disparar, uma fração dos neurotransmissores é perdida. Esses neurotransmissores abrem canais iônicos nos neurônios pós-sinápticos, gerando uma corrente nos mesmos. Quando o neurônio está em repouso, ele produz novos neurotransmissores para recuperar os que foram perdidos.

O sistema é carregado pela corrente I^{ext} até um neurônio disparar e uma avalanche ser iniciada, onde uma avalanche é a sequência de disparos seguidos iniciada a partir de um primeiro disparo até todos os neurônios estarem abaixo do limiar V_{max} . Durante a avalanche o carregamento é desligado. A distribuição de tamanho de avalanche pode ser medida, onde o tamanho da avalanche é o número de neurônios que participaram dessa sequência de disparos, e o sistema é dito crítico se uma lei de potência com expoente $-3/2$ é encontrada.

Levina *et al.* (LEVINA; HERRMANN; GEISEL, 2007) mostraram que esse sistema exibe criticalidade para um intervalo amplo dos parâmetros (veja a Fig. 6) e que esse intervalo cresce com o valor de N , utilizando $u = 0,2$, $V_{max} = 1$ e $\tau_j = 10N$. Dentre esses parâmetros, apenas a dependência em N de τ_j parece ser necessária para obter esse resultado. Nesse trabalho, eles afirmaram que esse modelo exibia SOC. Contudo, mais tarde, Bonachela *et al.* mostraram (BONACHELA *et al.*, 2010) que, pelo fato da dinâmica do sistema ser não-conservativa:

- A) O sistema flutua em torno do ponto crítico com excursões nas fases supercrítica e subcrítica que não se anulam no limite de N grande (veja a Fig. 7).
- B) A transição de fase relevante é de percolação dinâmica.
- C) Em geral, A dinâmica do sistema é supercrítica ou subcrítica para tamanhos finitos e é necessário que os parâmetros do sistema tenham um ajuste fino para que o carregamento cancele a dissipação e o sistema se mantenha no ponto crítico.

Então o sistema obedece os três critérios necessários para ser considerado SOqC e, portanto, não exibe SOC.

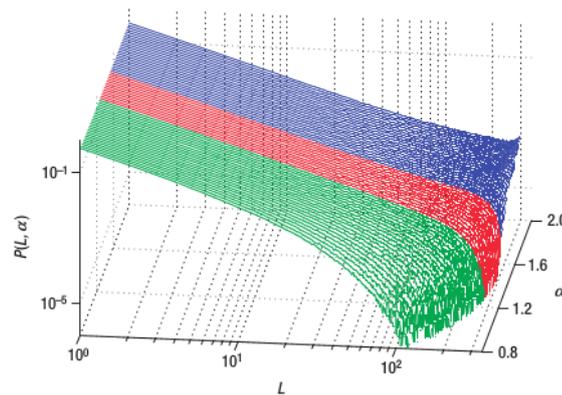


Figura 6 – Distribuição de tamanho de avalanche do modelo LHG para diversos valores de α com $N = 300$. Redes supercríticas estão em azul, elas apresentam um pico para tamanhos grandes devido a atividade autossustentada da rede. Redes críticas, que apresentam leis de potência com expoente $-3/2$, estão em vermelho. Redes subcríticas, que decaem rapidamente, estão em verde. Observe que existe um intervalo grande de valores de α onde a rede é crítica. Extraído de Levina *et al.* (LEVINA; HERRMANN; GEISEL, 2007).

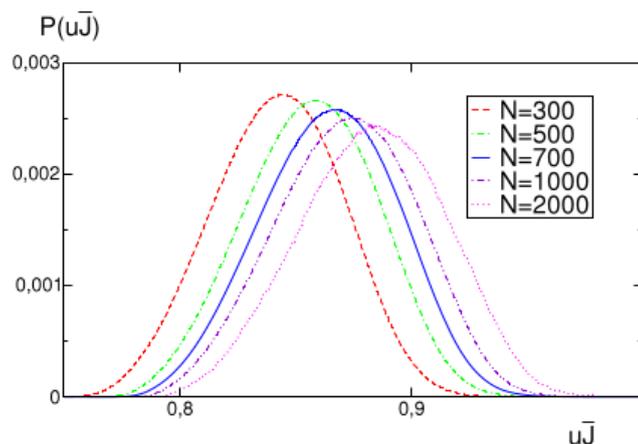


Figura 7 – Distribuição de probabilidade de $u\bar{J}$, um medidor de criticalidade do modelo LHG, para diferentes tamanhos da rede. Observe que as distribuições não se tornam mais estreitas à medida que o número de sítios aumenta. Isso mostra que as excursões do sistema nas fases subcrítica e supercrítica não se anulam no limite termodinâmico. Extraído de Bonachela *et al.* (BONACHELA et al., 2010).

2.2 Modelo Costa-Copelli-Kinouchi

Aqui descrevemos o modelo Costa-Copelli-Kinouchi (CCK) que consiste em autômatos celulares com sinapses dinâmicas. Esse modelo é uma simplificação do modelo LHG onde o neurônio é descrito por estados discretos. O modelo CCK é baseado no modelo Kinouchi-Copelli (KC) (KINOUCI; COPELLI, 2006) que consiste um autômatos celulares com ligações

sinápticas fixas. O modelo KC é descrito na seção 2.2.1. Depois introduzimos sinapses dinâmicas que vêm em duas versões: O caso annealed, onde o disparo do neurônio deprime sinapses aleatórias, e o caso quenched, onde o disparo do neurônio deprime as sinapses do próprio neurônio que disparou. O caso annealed elimina as correlações na rede e coincide com o previsto por uma análise de campo médio. Ele foi investigado aqui e por Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015) e é descrito na seção 2.2.2. O caso quenched é o caso biologicamente plausível. Ele foi o foco do nosso trabalho e é descrito na seção 2.2.3. Ambos os modelos quenched e annealed se auto-organizam em um estado estacionário onde os parâmetros do sistema oscilam em torno de um valor médio. A origem dessas oscilações é descrita na seção 2.2.4. Podemos também introduzir estímulo externo na rede e descrevemos esse processo na seção 2.2.5. Esses modelos foram simulados exaustivamente. Os detalhes das simulações dos sistema são descritos na seção 2.2.6.

2.2.1 Precursor: modelo Kinouchi-Copelli

O modelo Kinouchi-Copelli (KC) consiste em autômatos celulares ligados por sinapses probabilísticas (KINOUCI; COPELLI, 2006). Ou seja, representamos agora os estados dos neurônios por valores discretos. Considere uma rede com N neurônios, todos excitatórios. Os estados dos neurônios são $S_j = 0, 1, \dots, n-1$, onde $j = 1, \dots, N$. $S_j = 0$ representa o neurônio em repouso, $S_j = 1$ representa o neurônio disparando e $S_j = 2, \dots, n-1$ representa os estados refratários do neurônio. Note que o comportamento complexo do neurônio foi bastante simplificado, porém sua essência foi mantida.

Cada neurônio emite $K_j^{out} = K$ sinapses aleatórias a neurônios vizinhos. Isso significa que a distribuição de sinapses recebidas pelos neurônios K_j^{in} obedece uma distribuição binomial com média K . Note que as sinapses não são bidirecionais. Definimos a matriz de adjacência A_{ij} que é 1 se o neurônio j emite uma sinapse ao neurônio i e 0 caso contrário. A matriz de adjacência é fixada inicialmente e não muda com o tempo. A topologia da rede é muito próxima de uma rede Erdős-Rényi (ER) e dizemos ela tem uma topologia tipo ER.

O tempo possui valores discretos $t = 0, \Delta t, 2\Delta t, \dots$ e quando um neurônio j dispara no tempo t , existe uma probabilidade P_{ij} do neurônio i disparar no tempo $t + \Delta t$, se existe uma sinapse de j até i e se $S_i = 0$. Ou seja, $0 < P_{ij} < 1$, se $A_{ij} = 1$, e $P_{ij} = 0$, se $A_{ij} = 0$. A matriz P_{ij} é chamada de matriz de probabilidade. Após o neurônio disparar ele se torna refratário

deterministicamente por $n - 2$ passos de tempo e depois volta ao repouso:

$$S_i(t + \Delta t) = \begin{cases} S_i(t) + 1, & \text{se } S_i(t) = 1, 2, \dots, n - 1; \\ 0, & \text{se } S_i(t) = n - 1. \end{cases} \quad (2.3)$$

A rede é iniciada com um neurônio excitado e todos os outros em repouso. Chamamos de uma avalanche a sequência de disparos que é iniciada dessa maneira até o sistema atingir o estado absorvente, onde todos os neurônios estão em repouso. Toda vez que uma avalanche termina, é necessário estimular a rede para que o sistema deixe o estado absorvente. Isso é feito excitando um neurônio aleatoriamente e iniciando outra avalanche. Dizemos, então, que a rede está no limite de carregamento lento. Biologicamente, isso pode representar pequenos estímulos externos à rede ou mecanismos internos que mantêm a atividade do cérebro.

A vantagem desse sistema em relação ao LHG é que podemos medir a criticalidade do sistema diretamente através do parâmetro de ramificação, ao invés de recorrer à distribuição de tamanho de avalanche. O parâmetro de ramificação local é definido como $\sigma_j^{out}(t) = \sum_{i=1}^K P_{ij}$. Ele diz quantos neurônios em média o neurônio j excita após o seu disparo. O parâmetro de ramificação global é a média dos parâmetros de ramificação locais $\sigma(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sigma_j^{out}(t)$. As sinapses são iniciadas escolhendo o valor do parâmetro de ramificação global inicial σ_0 , o que é feito escolhendo $P_{ij}(t = 0)$ aleatoriamente no intervalo $[0, 2\sigma_0/K]$. No modelo KC as sinapses são fixas e não dependem do tempo, $\sigma(t) = \sigma_0$, e, portanto, o sistema é supercrítico (subcrítico) se $\sigma_0 > 1$ ($\sigma_0 < 1$) com atividade autossustentada (instável). O sistema é crítico somente se σ_0 tem um ajuste fino no valor crítico $\sigma_c = 1$ (KINOUCI; COPELLI, 2006).

2.2.2 Caso annealed

No modelo CCK, adicionamos sinapses dinâmicas, inspiradas no modelo LHG, ao modelo KC. Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015) utilizaram sinapses com dinâmica annealed. Porém, para facilitar a compreensão, descrevemos primeiro as sinapses com dinâmica quenched. Elas obedecem a seguinte equação:

$$P_{ij}(t + \Delta t) = P_{ij}(t) + \frac{\varepsilon}{KN} (A - P_{ij}(t)) - u P_{ij}(t) \delta(S_j(t) - 1), \quad (2.4)$$

se $A_{ij} = 1$, e $P_{ij} = 0$, caso contrário. Temos que ε é o coeficiente de recuperação sináptica, A é o parâmetro assintótico sináptico e u é o parâmetro de depressão sináptica. A dinâmica das sinapses no modelo quenched é análoga à do modelo LHG. $\delta(x)$ é o delta de Kronecker, que

é 1 se $x = 0$ e 0 caso contrário. Logo, vemos que P_{ij} é decrescido de uP_{ij} quando o neurônio j dispara. Quando o neurônio j está em repouso, P_{ij} se aproxima assintoticamente de A . Quanto maior a fração $\varepsilon/(KN)$, mais rápida é essa aproximação (ver a Fig. 8). Note que a dinâmica não modifica a matriz de adjacência A_{ij} .

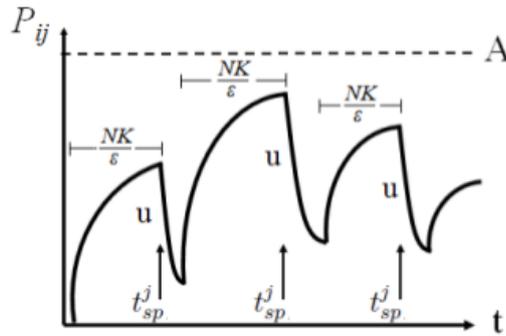


Figura 8 – Esquema da evolução temporal de um dado P_{ij} para uma sequência de disparos do neurônio j em uma rede com dinâmica quenched. t_{sp}^j são os instantes em que o neurônio j dispara. Nesses instantes, P_{ij} é reduzido uma fração u e, quando o neurônio j está inativo, se aproxima assintoticamente de A com tempo característico NK/ε . Extraído de Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015).

O modelo com dinâmica annealed elimina as correlações na rede. Ele funciona da seguinte maneira: quando um neurônio j dispara, ao invés de deprimir suas K sinapses emitidas, escolhemos K sinapses aleatoriamente para deprimir ou escolhemos um neurônio aleatoriamente e deprimimos as K sinapses emitidas por esse neurônio. Ambos os modelos annealed são eficientes em eliminar as correlações do sistema, mas o segundo é computacionalmente mais eficiente e foi o utilizado nas simulações feitas aqui. Já que o modelo annealed elimina as correlações entre as sinapses, ele concorda com a análise de campo médio e, por isso, ele é de interesse teórico. Contudo o caso annealed não é biologicamente plausível, já que, biologicamente, são as sinapses do próprio neurônio que são deprimidas após o seu disparo, o que ocorre devido a perda de seus neurotransmissores.

Se deixarmos o sistema evoluir, depois de um tempo transiente, $\sigma(t)$ flutua em torno de um valor médio σ^* com desvio padrão $\Delta\sigma^*$. Para entender o comportamento de σ^* no estado estacionário Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015) utilizaram uma análise de campo médio. Definimos a atividade da rede $\rho(t)$ como a densidade de sítios ativos no instante t , isto é, $\rho(t) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \delta(S_i(t) - 1)$. No estado estacionário, $\rho(t)$ flutua em torno de um valor médio ρ^* . Observe que, definido dessa maneira, $\rho(t)$ e ρ^* são adimensionais. Contudo, se

quisermos saber a taxa de disparo da rede por neurônio $F(t)$, que pode ser computada também para sistemas contínuos, basta dividir a fração de sítios ativos no intervalo de tempo $[t, t + \Delta t]$, $\rho(t)$, pela duração do intervalo Δt . Contudo preferimos usar a grandeza adimensional $\rho(t)$ que não depende de Δt .

A análise de campo médio diz que (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015)

$$\rho^* = [1 - (n-1)\rho^*] \left[1 - (1 - \rho^* \sigma^* / K)^K \right]. \quad (2.5)$$

De equação 2.4, pode ser encontrada uma relação entre σ^* e ρ^* no estado estacionário

$$\sigma^* = \frac{AK\varepsilon}{\varepsilon + uKN\rho^*}. \quad (2.6)$$

Daí, podemos encontrar uma expressão para ρ^*

$$\rho^* = [1 - (n-1)\rho^*] \left[1 - \left(1 - \frac{A\varepsilon\rho^*}{\varepsilon + uKN\rho^*} \right)^K \right]. \quad (2.7)$$

Essa expressão pode ser expandida para ρ^* pequeno e não-nulo e depois resolvida para ρ^* , o que nos dá

$$\rho^* \simeq \frac{\varepsilon(AK - 1)}{uKN + (n-1)AK\varepsilon}, \quad (2.8)$$

o que, no limite de N grande em que $uN \gg (n-1)A\varepsilon$, pode ser escrito como

$$\rho^* \simeq \frac{\varepsilon(AK - 1)}{uKN}. \quad (2.9)$$

Note que é preciso considerar $AK > 1$ para obter soluções de atividade não-nula. Se tivermos $AK < 1$, a única solução das equações de campo médio é $\rho^* = 0$ e $\sigma^* = AK < 1$. Esse ponto de atividade nula sempre é solução do modelo, pois $\rho = 0$ é um estado absorvente, logo, se o sistema não for perturbado, ele se mantém nesse estado, e, na ausência de atividade, as sinapses carregam para o valor máximo A e, portanto, $\sigma^* = AK$ (veja a definição de $\sigma(t)$). Se $AK > 1$, esse ponto fixo é instável porque, se $\sigma = AK$, a rede é supercrítica e qualquer perturbação no sistema daria início a uma grande atividade. Porém, se $AK < 1$, esse ponto fixo é estável porque, se $\sigma = AK$, a rede ainda é subcrítica e se o sistema é perturbado ele volta rapidamente ao estado absorvente. Portanto, devemos ter $AK > 1$, caso contrário o sistema será sempre subcrítico, e, no que segue, assumimos que essa condição é satisfeita.

Substituindo a equação 2.8 na equação 2.6, obtemos, depois de manipulações algébricas:

$$\sigma^* \simeq 1 + \frac{(AK - 1)}{1 + x}, \quad (2.10)$$

onde $x = uKN/[(n-1)\varepsilon]$. No limite em que $N \rightarrow \infty$, temos que $x \gg 1$, e, portanto:

$$\sigma^* \simeq 1 + \frac{\Omega}{N}, \quad (2.11)$$

onde $\Omega \equiv (AK-1)(n-1)\varepsilon/(uK)$. Ou seja, a análise de campo médio prediz que σ^* difere de $\sigma_c = 1$ por um fator de ordem $1/N$ para valores de N suficientemente grandes. Logo, $\sigma^* \rightarrow 1$ no limite de N infinito.

Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015) simularam extensivamente o modelo com dinâmica annealed e mostraram que, dos critérios apresentados para que o sistema exiba SOC, o sistema exibe as seguintes propriedades:

- A) As flutuações em torno de σ^* somem no limite de N grande, como nos modelos de SOC.
- B) A transição de fase é contínua e absorvente na classe de universalidade de percolação direcionada como em modelos de SOC (ver a Fig. 9) (DICKMAN *et al.*, 2000).
- C) A rede precisa ter um ajuste fino para que ela seja crítica com N finito e para que ela exiba escalonamento de tamanho finito como nos modelos de SOqC.

Logo, Costa *et al.* argumentaram que o modelo é mais próximo dos modelos de SOC que dos modelos de SOqC, já que obedece apenas um dos três critérios para que seja considerado SOqC. Portanto, podemos dizer que o modelo CCK exibe SOC.

Contudo, não ficou claro o que leva à mudança na classe de universalidade dos modelos LHG e CCK e à diferença no comportamento das flutuações. Costa *et al.* propuseram que as mudanças podem ser devidas às seguintes diferenças nos modelos:

- O modelo LHG utiliza unidades integra-e-dispara de tempo contínuo, enquanto o modelo CCK utiliza autômatos com unidades de tempo discretas.
- As unidades do modelo LHG são acopladas deterministicamente, enquanto as do modelo CCK são acopladas por sinapses probabilísticas.
- No modelo LHG as avalanches são determinísticas e no modelo CCK elas são estocásticas.
- A topologia do modelo LHG é de grafo completo e a do modelo CCK é de grafo aleatório com apenas K sinapses emitidas por neurônio.

Dentre essas diferenças nenhuma parece poder causar as mudanças mencionadas. Contudo Costa *et al.* argumentaram que uma possível causa para a diferença no comportamento das flutuações no limite termodinâmico é a diferença na topologia do sistema, mas não deram nenhuma explicação definitiva de como a mudança na topologia poderia alterar esse comportamento e, por isso, essa questão ainda está em aberto.

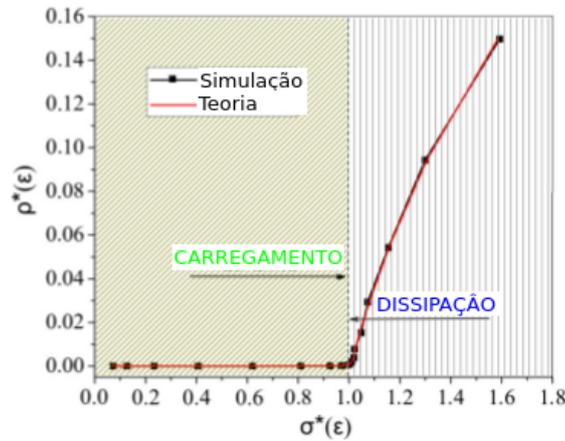


Figura 9 – ρ^* em função de σ^* para redes annealed. Temos uma transição de fase contínua e absorvente assim como em modelos de SOC. Para $\sigma^* < 1$ a rede está no estado absorvente e a atividade da rede é nula. Para $\sigma^* > 1$, a rede está no estado ativo e ρ^* cresce com σ^* não-linearmente. A seta para a direita mostra a tendência de carregamento, devido ao mecanismo de recuperação sináptica, e a seta para a esquerda mostra a tendência de dissipação, devido ao mecanismo de depressão sináptica. Extraído de Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015).

2.2.3 Caso quenched

O caso com dinâmica quenched é praticamente idêntico ao caso annealed, só que agora são as sinapses do próprio neurônio que são deprimidas após o seu disparo, como descrito pela equação 2.4. Esse é o caso biologicamente plausível, pois, após o disparo do neurônio, ele perde os neurotransmissores que ele emite e, por isso, as suas próprias sinapses são as que devem ser deprimidas.

Podemos adicionar um expoente a a dinâmica das sinapses que nos permite explorar diferentes dependências de N nessa dinâmica:

$$P_{ij}(t + \Delta t) = P_{ij}(t) + \frac{\epsilon}{KN^a}(A - P_{ij}(t)) - uP_{ij}(t)\delta(S_j(t) - 1). \quad (2.12)$$

A dinâmica annealed pode ser modificada analogamente. Em geral, utilizamos $a = 1$, pois esse é o caso explorado na literatura e que exibe criticalidade. Porém a dependência na dinâmica

das sinapses em $1/N$ é problemática, já que não se deve esperar que o comportamento das sinapses possa depender de informação não local, como o tamanho da rede. Portanto, o caso biologicamente plausível deveria ser quando não há dependência em N , com $a = 0$, e esse caso será discutido brevemente. Além disso, discutiremos também o caso $a = 2/3$, onde é possível obter criticalidade no sistema com tamanho finito. É importante enfatizar novamente que a dinâmica quenched também não modifica a matriz A_{ij} , somente a matriz P_{ij} . Portanto, a correlação na rede com dinâmica quenched se deve a correlações entre os P_{ij} , já que a topologia é do tipo ER, que é descorrelacionada.

Refazendo a análise de campo médio para um a qualquer, ela prediz novamente que

$$\sigma^* = 1 + \frac{(AK - 1)}{1 + x}, \quad (2.13)$$

só que dessa vez $x = uKN^a/[(n - 1)\varepsilon]$. E, No limite de $x \gg 1$, temos

$$\sigma^* \simeq 1 + \frac{\Omega}{N^a}, \quad (2.14)$$

onde temos também $\Omega \equiv (AK - 1)(n - 1)\varepsilon/(uK)$.

É importante lembrar que a recuperação sináptica é um processo lento comparado com a depressão sináptica e o tempo de disparo. Se tentarmos estimar o valor dos parâmetros do modelo, a partir dos resultados de Markram e Tsodyks (MARKRAM; TSODYKS, 1996), veremos que não é fácil fazer um paralelo entre os parâmetros A e u e os resultados dos experimentos porque esses parâmetros são probabilísticos, enquanto as medidas de Markram e Tsodyks são de potenciais pós-sinápticos excitatórios. Contudo é possível estimar a grandeza $\tau = N^a K/\varepsilon$. Nos experimentos, Markram e Tsodyks mostraram que uma sequência de disparos de um neurônio pré-sináptico resulta em depressão na resposta sináptica somente para frequências acima de aproximadamente 0,25 Hz. Portanto, o tempo característico de recuperação sináptica deve ser da ordem do inverso desse valor, ou seja, da ordem de 4 s. Podemos estimar a ordem de grandeza do tempo característico τ considerando que o tempo de disparo Δt de um neurônio piramidal deve ser da mesma ordem que o do modelo de Hodgkin-Huxley, ou seja, da ordem de 5 ms. Dessa maneira, obtemos $\tau \simeq (4 \text{ s})/(5 \text{ ms}) \simeq 800$. Assim, podemos concluir que é natural utilizar valores τ grande.

Como a dinâmica quenched gera correlações na rede, precisamos definir grandezas para quantificar essa correlação. Definimos o parâmetro de convergência local $\sigma_i^{in}(t) = \sum_j P_{ij}$, ou seja, esse parâmetro representa a soma das sinapses chegando no neurônio i . Se $\sigma_i^{in}(t)$ for alto (baixo),

significa que o neurônio i tem uma chance maior (menor) de ser excitado por seus vizinhos pré-sinápticos. Definimos também o maior autovalor da matrix P_{ij} , $\lambda(t)$, também conhecido como autovalor de Perron-Frobenius. Após o transiente, $\lambda(t)$ flutua em torno de um valor médio, λ^* , com desvio padrão $\Delta\lambda^*$.

Larremore *et al.* (LARREMORE; SHEW; RESTREPO, 2011) mostraram que a transição de fase entre um estado absorvente e uma fase ativa de uma rede estática com $\lambda(t) = \lambda$ e $\sigma(t) = \sigma$ ocorre geralmente em $\lambda = \lambda_c = 1$, e não em $\sigma = \sigma_c = 1$. Numa rede estática, σ deixa de ser um medidor de criticalidade se há correlações entre as sinapses. Em especial, temos que $\sigma = \lambda$ se não há correlações entre os sítios.

A nossa rede não é estática, por isso utilizamos $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$ para saber se a rede é crítica em um dado instante de tempo e σ^* e λ^* para saber se a rede está flutuando em torno do valor crítico no estado estacionário. Teremos $\sigma(t) = \lambda(t)$ somente se não houver correlações na rede naquele instante de tempo e teremos $\lambda^* = \sigma^*$ somente se a dinâmica da rede não gerar correlações. Em $t = 0$, não há correlações entre as sinapses, pois a rede é do tipo ER com P_{ij} distribuídos uniformemente em um intervalo. Assim, temos $\sigma(0) = \lambda(0)$. À medida que o sistema evolui, correlações são criadas na rede e, por isso, $\sigma(t) \neq \lambda(t)$ e, conseqüentemente, $\sigma^* \neq \lambda^*$. A relação entre $\lambda(t)$ e $\sigma(t)$ pode ser quantificada através da correlação entre $\sigma_i^{in}(t)$ e $\sigma_i^{out}(t)$ (ver Fig. 10), como mostrado por Restrepo *et al.* (RESTREPO et al., 2007). Essa relação é dada por

$$\lambda(t) = \eta(t)\sigma(t), \quad (2.15)$$

$$\eta(t) = \frac{\langle \sigma_i^{in}(t)\sigma_i^{out}(t) \rangle}{\sigma^2(t)}, \quad (2.16)$$

onde η é chamado de coeficiente de correlação e $\langle \dots \rangle$ denota a média sobre os neurônios i . Concluimos, então, que, devido às correlações criadas pela dinâmica quenched, $\lambda(t)$ e λ^* devem ser utilizados como medidores de criticalidade desse sistema.

O modelo quenched é o único biologicamente plausível, por isso nosso objetivo final é medir a criticalidade no modelo quenched. Estamos interessados em saber se a dinâmica quenched produz $\sigma^* = \sigma_c = 1$ ou $\lambda^* = \lambda_c = 1$, de onde vêm as correlações que produzem $\lambda(t) \neq \sigma(t)$ e como as flutuações em torno de λ^* se comportam como função de N . Assim, podemos responder se o modelo quenched exhibe SOC da mesma maneira que o modelo annealed.

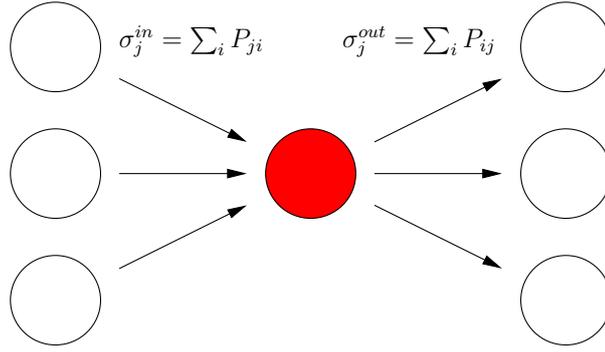


Figura 10 – Esquema das definições de $\sigma_i^{in}(t)$ e $\sigma_i^{out}(t)$ para um neurônio i com $K = 3$ e 3 neurônios pré-sinápticos. O neurônio i está representado pelo círculo vermelho. $\sigma_i^{in}(t)$ é a soma das sinapses entrando nele e $\sigma_i^{out}(t)$ é a soma das sinapses saindo dele.

2.2.4 Oscilações estocásticas em torno do ponto fixo

Vimos que, segundo a análise de campo médio, o modelo CCK atinge um estado estacionário. Por outro lado, as simulações mostram que o sistema flutua em torno desse valor. Podemos entender a origem dessas flutuações escrevendo um mapa de campo médio para a evolução temporal da atividade da rede $\rho(t)$ e do parâmetro de ramificação $\sigma(t)$.

Seguimos os passos dados em (FURTADO; COPELLI, 2006; ROZENBLIT; COPELLI, 2011; KINOUCI; COPELLI, 2006). Na aproximação de campo médio, consideramos o número de sinapses recebida pelos neurônios $K_j^{in} = K$ e os elementos da matriz de probabilidade $P_{ij}(t) = \sigma(t)/K$. Dessa maneira, se um neurônio está em repouso, a probabilidade dele ser excitado por pelo menos um de seus vizinhos é

$$P_{ex} = 1 - \left(1 - \frac{\sigma(t)\rho(t)}{K}\right)^K. \quad (2.17)$$

Seja $P(t,s)$ a probabilidade de um neurônio estar no estado s no instante de tempo t , a dinâmica do sistema é dada pelo seguinte sistema de equações

$$P(t+1,0) = P(t,n-1) + (1 - P_{ex}(t))P(t,0), \quad (2.18)$$

$$\rho(t+1) = P_{ex}(t)P(t,0), \quad (2.19)$$

$$P(t+1,s) = P(t,s-1), \quad (2 \leq s \leq n-1), \quad (2.20)$$

onde utilizamos que $P(t,1) = \rho(t)$. Utilizando a condição de normalização

$$P(t,0) = 1 - \sum_{s=1}^{n-1} P(t,s), \quad (2.21)$$

podemos eliminar a equação 2.18 e a equação 2.19 se torna

$$\rho(t+1) = P_{ex}(t) \left(1 - \sum_{s=1}^{n-1} P(t,s) \right). \quad (2.22)$$

As equações 2.20 e 2.22 estão acopladas à equação para $\sigma(t+1)$ em função de $\sigma(t)$ e $P(t,s)$. Essa equação pode ser obtida a partir da equação 2.4, utilizando a aproximação de campo médio. Obtemos

$$\sigma(t+1) = \sigma(t) + \frac{1}{\tau} (AK - \sigma(t)) - u\sigma(t)\rho(t), \quad (2.23)$$

onde $\tau = NK/\varepsilon$.

Nós investigamos o caso $n = 2$, onde é possível obter soluções analíticas. Nesse caso, as equações 2.20 e 2.22 se reduzem a

$$\rho(t+1) = [1 - \rho(t)] \left[1 - \left(1 - \frac{\sigma(t)\rho(t)}{K} \right)^K \right], \quad (2.24)$$

onde substituímos P_{ex} por sua expressão, dada pela equação 2.17. O mapa de campo médio, nesse caso, é dado pelas equações 2.24 e 2.23. Os valores de ρ e σ no ponto fixo desse mapa são ρ^* e σ^* , dados pelas equações 2.7 e 2.6 com $n = 2$. Essas equações podem ser resolvidas numericamente e a análise de estabilidade do ponto fixo pode ser feita calculando a Jacobiana $J(\rho, \sigma)$ do sistema nesse ponto:

$$J(\rho^*, \sigma^*) = \begin{pmatrix} \left[\left(1 - \frac{\rho^*\sigma^*}{K} \right)^K - 1 \right] + [1 - \rho^*]\sigma^* \left(1 - \frac{\rho^*\sigma^*}{K} \right)^{K-1} & [1 - \rho^*]\rho^* \left(1 - \frac{\rho^*\sigma^*}{K} \right)^{K-1} \\ -u\sigma^* & 1 - \frac{1}{\tau} - u\rho^* \end{pmatrix}. \quad (2.25)$$

A partir daí podemos calcular os autovalores da matriz e estudar a estabilidade do ponto fixo.

Quando estamos próximos da criticalidade podemos obter uma solução aproximada do mapa de campo médio para ρ^* pequeno. Nesse caso, os pontos fixos são dados pelas equações 2.8 e 2.10. Definindo o tempo característico de recuperação sináptica $\tau = NK/\varepsilon$, obtemos:

$$\rho^* = \frac{AK - 1}{AK + u\tau}, \quad (2.26)$$

$$\sigma^* = \frac{AK + u\tau}{1 + u\tau}. \quad (2.27)$$

Daí a matriz Jacobiana nos dá

$$J = \begin{pmatrix} 1 - a & b \\ -c & 1 - d \end{pmatrix}, \quad (2.28)$$

onde

$$a = \frac{(2K-1)(AK-1)}{K(1+u\tau)}, \quad (2.29)$$

$$b = \frac{AK-1}{(AK+u\tau)^2} \left(1+u\tau - \frac{(AK-1)(K-1)}{K} \right), \quad (2.30)$$

$$c = \frac{u(AK+u\tau)}{1+u\tau}, \quad (2.31)$$

$$d = \frac{1}{\tau} + \frac{u(AK-1)}{AK+u\tau}. \quad (2.32)$$

Note que $a, b, c, d > 0$. Os autovalores são dados por

$$\lambda_{J\pm} = 1 - \frac{a+d}{2} \pm \frac{1}{2} \sqrt{(a-d)^2 - 4bc}. \quad (2.33)$$

Ou seja, se $(a-d)^2 - 4bc < 0$, temos dois autovalores complexos conjugados de módulo e argumento dados, respectivamente, por:

$$|\lambda_{J\pm}| = \sqrt{1 - (a+d) + da + bc}, \quad (2.34)$$

$$\omega_{\pm} = \pm \arctan \frac{\sqrt{4bc - (a-d)^2}}{2 - (a+d)}. \quad (2.35)$$

Queremos saber o que acontece com esses autovalores quando o sistema está próximo da criticalidade. A equação 2.26 pode ser reescrita da seguinte maneira:

$$\sigma^* = 1 + \frac{AK-1}{1+u\tau}. \quad (2.36)$$

Observe que há duas maneiras de colocar o sistema próximo da criticalidade. A primeira é fazendo $A = 1/K$ e a segunda é utilizando valores de τ grandes. Esperamos que AK seja da ordem de 1, porém não esperamos que exista um ajuste tão preciso de A . Por isso, utilizamos a segunda maneira, o que é biologicamente plausível, como discutido na seção 2.2.3. Nesse caso, $a, b, d \ll 1$, pois são da ordem de $1/\tau$, enquanto c é da ordem de 1. Portanto, o termo $4bc$ domina o argumento da raiz na equação 2.33 e esperamos ter realmente $(a-d)^2 - 4bc < 0$.

Podemos expandir $|\lambda_{J\pm}|$ em potências de $1/\tau$ em primeira ordem. Obtemos

$$|\lambda_{J\pm}| \simeq 1 - \left(\frac{(AK-1)(2K-1)}{2uK} + \frac{1}{2} \right) \left(\frac{1}{\tau} \right). \quad (2.37)$$

Logo, vemos que o módulo dos autovalores é menor do que 1 e difere desse valor por um termo da ordem de $1/\tau$. Portanto, o ponto fixo do sistema é uma espiral estável que está próxima de uma bifurcação de Neimark-Sacker, ou seja, está próxima de perder a estabilidade e dar origem a

uma curva fechada invariante (KUZNETSOV, 2004). Essa bifurcação é a análoga da bifurcação de Hopf para sistemas de tempo discreto. Dessa maneira, pequenas perturbações no sistema são capazes de produzir oscilações estocásticas. A frequência angular dessas oscilações é dada pelo módulo do argumento dos autovalores $|\omega_{\pm}|$. É interessante lembrar que, se $AK < 1$, as equações 2.26 e 2.27 deixam de ser soluções do mapa de campo médio e a única solução, nesse caso, é o ponto $\rho^* = 0$ e $\sigma^* = AK$, que é estável quando $AK < 1$.

2.2.5 Estímulo externo

Uma das funções de uma rede de neurônios é responder a um estímulo externo. Podemos simular esse fenômeno no nosso sistema colocando um estímulo de Poisson em cada neurônio que faz com que cada um deles dispare a uma taxa r . É interessante lembrar que na ausência de estímulo o sistema eventualmente cai no estado absorvente. Portanto, nas simulações anteriores, onde não havia estímulo externo, era necessário estimularmos a rede quando todos os neurônios estavam em repouso. Agora que introduzimos um estímulo externo não é necessário fazer mais isso.

Em um passo de tempo, a probabilidade de um dado neurônio disparar devido ao estímulo externo é dada por

$$\gamma = 1 - e^{-r\Delta t}. \quad (2.38)$$

Note que, até agora, não foi necessário definir o valor de Δt . Tipicamente escolhe-se Δt da ordem de 1ms, que é um valor de tempo plausível para a duração do disparo de um neurônio. Dessa maneira, r seria medido em unidades de ms^{-1} . Porém preferimos utilizar um resultado que funciona para diferentes valores de Δt e medimos r em unidades de $1/\Delta t$.

Estamos interessados na curva de resposta da rede, que é a curva da atividade média do sistema ρ^* em função do estímulo r . A partir dessa curva, podemos medir a faixa dinâmica, que é o intervalo de estímulo que pode ser representado pela rede. Já vimos, na seção 1.2, as curvas de resposta do modelo KC e que a faixa dinâmica é otimizada nesse modelo quando $\sigma = 1$. Já no modelo CCK, podemos usar a análise de campo médio para prever o comportamento da curva de resposta. Obtemos que, nesse caso, a atividade da rede no estado estacionário é dada por (KINOCHI; COPELLI, 2006)

$$\rho^* = [1 - (n-1)\rho^*] \left[1 - (1 - \rho^* \sigma^*/K)^K (1 - \gamma) \right], \quad (2.39)$$

para o caso $a = 1$, e σ^* é dado pela equação 2.6. Com as equações 2.6, 2.38 e 2.39, é possível encontrar uma expressão para r em função de ρ^* . O resultado é o seguinte:

$$r = \frac{1}{\Delta t} \left[K \ln \left(1 - \frac{A\varepsilon\rho^*}{\varepsilon + uKN\rho^*} \right) - \ln \left(\frac{1 - n\rho^*}{1 - (n-1)\rho^*} \right) \right]. \quad (2.40)$$

É possível inverter numericamente essa equação para obter a curva de resposta. A partir da curva de resposta é possível obter a curva de σ^* em função de r , utilizando a equação 2.6.

Podemos estudar os comportamentos assintóticos da equação 2.39. Quando $r \ll 1$, $\gamma \simeq 0$ e a equação 2.39 se torna a equação 2.5. Assim, a análise de campo médio diz que, nesse limite, ρ^* tende a uma constante, dada pela equação 2.8, ou, no limite de N grande, pela equação 2.9. Segundo a mesma análise, quando $r \rightarrow 0$, σ^* também tende a uma constante, dada pela equação 2.10, ou, no limite de N grande, pela equação 2.11. Logo, esperamos que, para qualquer N finito, ρ^* não vá para zero quando $r \rightarrow 0$, diferentemente do modelo KC, onde ρ^* vai para zero junto com r quando $\sigma \leq 1$. Portanto, esperamos que não seja possível observar, no modelo CCK, uma curva de resposta ótima que obedeça a lei de Stevens para r pequeno, como é obtido no modelo KC. Por que ρ^* é finito quando $r \rightarrow 0$? Logicamente, se $r = 0$, o sistema eventualmente vai atingir o estado absorvente e, como não há estímulos, vai se manter lá. Porém, como discutido anteriormente, o estado absorvente não é estável (se $AK > 1$). Portanto, para qualquer $r > 0$, o sistema eventualmente vai sair do estado absorvente e fazer grandes excursões no espaço de fase antes de retornar a esse estado, resultando em um $\rho^* \neq 0$.

Quando $r \gg 1$, $(1 - \gamma) \simeq 0$ e a equação 2.39 nos dá que

$$\rho^* \simeq 1 - (n-1)\rho^*, \quad (2.41)$$

que tem como solução $\rho^* \simeq 1/n$. Esse resultado pode ser entendido da seguinte maneira: se o estímulo é muito alto, os neurônios disparam sempre que estão no estado de repouso $S_i = 0$, mas, como os neurônios precisam passar por $n - 1$ estados antes de voltar ao estado de repouso, eles disparam apenas uma vez a cada n passos de tempo, resultando em $\rho^* = 1/n$. Substituindo $\rho^* = 1/n$ na equação 2.6, temos

$$\sigma^* \simeq \frac{AK\varepsilon}{\varepsilon + \frac{uKN}{n}}, \quad (2.42)$$

o que tende a zero no limite de N grande. É interessante observar a solução da equação 2.39 quando $\sigma^* = 0$:

$$\rho^* = [1 - (n-1)\rho^*](1 - e^{-r\Delta t}). \quad (2.43)$$

Essa equação tem como solução

$$\rho^* = \frac{1 - e^{-r\Delta t}}{1 + (n-1)(1 - e^{-r\Delta t})}, \quad (2.44)$$

que é a curva de resposta de uma rede desacoplada. Para N suficiente grande, σ^* é bastante pequeno no limite r grande (equação 2.42) e esperamos que a curva de resposta da rede se aproxime dessa curva para valores grandes de r .

Concluimos que, segundo a análise de campo médio, tanto σ^* quanto ρ^* tem comportamentos simples: ambas tendem a constantes tanto para r pequeno quanto para r grande e, para r grande, esperamos ter uma rede desacoplada.

2.2.6 Simulações

Nesta seção, nós descrevemos os detalhes das simulações do modelo CCK com dinâmica quenched e annealed. As simulações foram feitas de diversas maneiras, dependendo do que queríamos medir. Em geral, utilizamos o carregamento lento, onde não há estímulo externo e um neurônio é excitado toda vez que a rede atinge o estado absorvente. Variamos o número de sítios da rede N de 4000 a 1024000 e simulamos desde uma recuperação sináptica muito lenta até uma recuperação sináptica muito rápida, variando o coeficiente de recuperação sináptica ε de 2^{-8} a 2^9 . Os outros parâmetros do sistema são os seguintes: o número de estados de um neurônio n ; o número de vizinhos de um neurônio K ; o parâmetro assintótico sináptico A ; o parâmetro de depressão sináptica u ; o expoente a . Utilizamos $n = 3$, ou seja, os neurônios são descritos por autômatos celulares com apenas um estado refratário. Os valores dos outros parâmetros variam, mas, em geral, utilizamos $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. $K = 10$ é um valor pequeno para o número de vizinhos de um neurônio, mas permite simularmos redes com valores de N grandes. $A = 1,0$ significa que as probabilidades P_{ij} tendem a 1 quando os neurônios estão em repouso e garante que $AK - 1 > 0$ se $K = 10$. $u = 0,1$ significa que somente uma pequena fração das probabilidades P_{ij} é reduzida quando um neurônio dispara. $a = 1$ significa que o tempo característico da recuperação sináptica cresce linearmente com o número de neurônios. Essa dependência da dinâmica das sinapses no tamanho da rede não é biologicamente plausível, pois a dinâmica de uma sinapse não deve depender de informações não locais, mas é necessária para obter criticalidade na rede e é a dependência utilizada na literatura.

Nas simulações onde medimos os períodos transientes, evoluímos o sistema por 10^6 passos de tempo seguindo a dinâmica do modelo e calculamos $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$ de 10 em 10 passos

de tempo. Diferentes condições iniciais são obtidas variando o valor de σ_0 . O valor de $\lambda(t)$ é calculado através do método das potências. Geramos uma sequência de vetores b_k ($k = 0, 1, 2, \dots$) a partir de um vetor inicial qualquer b_0 . A sequência é gerada aplicando a matriz P_{ij} diversas vezes a esse vetor, normalizando-o após cada aplicação

$$b_{k+1} = \frac{Pb_k}{|Pb_k|}, \quad (2.45)$$

onde $|\dots|$ denota a norma do vetor. Definimos a sequência μ_k dada por

$$\mu_k = b_k^T P b_k. \quad (2.46)$$

Essa sequência converge para o maior autovalor da matriz P_{ij} . Nas nossas simulações, iteramos o procedimento 100 vezes, o que é o suficiente para garantir a convergência do método.

Na maioria das simulações feitas, medimos σ^* e λ^* . Nessas simulações, deixamos o sistema evoluir por 10^6 passos de tempo para que ele atinja o estado estacionário. Em seguida, medimos $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$ de 100 em 100 passos de tempo durante 10^6 passos de tempo e, a partir desses valores, calculamos as médias de $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$. Repetimos esse procedimento para 5 valores diferentes de A_{ij} e $P_{ij}(0)$, obtendo as médias $\langle \sigma \rangle_i$ e $\langle \lambda \rangle_i$, com $i = 1, 2, 3, 4, 5$. Calculamos σ^* e λ^* como a média dos $\langle \sigma \rangle_i$ e $\langle \lambda \rangle_i$. Os erros dessas medidas são dados pelos respectivos desvios padrão dos $\langle \sigma \rangle_i$ e dos $\langle \lambda \rangle_i$ e são da ordem de 10^{-4} ou menor e, por isso, não aparecem nos gráficos. Em outras simulações, é necessário medir ρ^* e fazemos isso da mesma maneira. Os valores de N nessas simulações variam de $N = 4000$ a $N = 1024000$, que são valores bem maiores que os utilizados por Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015), cujo valor máximo é $N = 32000$. Repetimos essas simulações variando a maioria dos parâmetros do modelo.

Medimos também as correlações entre os sítios nas redes quenched e annealed. Nesse caso, deixamos o sistema evoluir por 2×10^6 passos de tempo e medimos σ_i^{in} e σ_i^{out} para todos os neurônios após o último passo de tempo. Nessas simulações, utilizamos $N = 32000$ e $\varepsilon = 2$.

Medimos os histogramas de $\lambda(t)$ para redes quenched fazendo apenas uma simulação por histograma. Deixamos o sistema evoluir por 10^6 passos de tempo, para que o sistema atinja o estado estacionário, e, em seguida, medimos $\lambda(t)$ de 100 em 100 passos de tempo durante 10^6 passos de tempo. A partir desses valores de $\lambda(t)$, criamos os histogramas de $P(\lambda(t))$, cujos valores de N também variam de $N = 4000$ a $N = 1024000$.

Também medimos $\Delta\sigma^*$, o desvio padrão da distribuição de $\sigma(t)$, e $\Delta\lambda^*$, o desvio padrão da distribuição de $\lambda(t)$, para redes quenched e annealed. Isso é feito de maneira similar à medida

de σ^* e λ^* . Rodamos o programa por 10^6 passos de tempo, para que o sistema atinja o estado estacionário, e em seguida evoluímos o sistema por mais 10^6 passos medindo $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$ de 100 em 100 passos de tempo. Com esses valores, obtemos os desvios padrão $\Delta\sigma$ e $\Delta\lambda$. Fazemos isso para 5 simulações com diferentes $P_{ij}(0)$ e A_{ij} , obtendo $\Delta\sigma_i$ e $\Delta\lambda_i$, com $i = 1, 2, 3, 4, 5$. Daí, $\Delta\sigma^*$ e $\Delta\lambda^*$ são dados, respectivamente, pelas médias dos $\Delta\sigma_i$ e dos $\Delta\lambda_i$. Os erros nessas medidas são dados, respectivamente, pelos desvios padrão dos $\Delta\sigma_i$ e dos $\Delta\lambda_i$. Os erros são da ordem de 10^{-4} ou menor e, por isso, não aparecem nos gráficos. Nessas simulações, utilizamos diferentes valores de a .

Para redes annealed, nós também plotamos a evolução temporal de $\rho(t)$ e $\sigma(t)$ no estado estacionário e calculamos os espectros de frequência dessas sequências $S_\rho(f)$ e $S_\sigma(f)$, respectivamente. Para isso, calculamos $\rho(t)$ e $\sigma(t)$ a cada passo de tempo por 10^6 passos. Utilizamos um pequeno intervalo da simulação para mostrar a evolução temporal dessas grandezas e utilizamos toda a sequência para calcularmos $S_\rho(f)$ e $S_\sigma(f)$, que são dados pelo valor absoluto das transformadas discretas de Fourier das sequências $\rho(t)$ e $\sigma(t)$, respectivamente, para a frequência f . A transformada discreta de Fourier é calculada através da transformada rápida de Fourier (sigla em inglês: FFT), através do pacote de métodos numéricos NumPy para a linguagem de programação Python. Nessas simulações, utilizamos $a = 0$, $\tau = 320$ e $A = 0,11$.

Medimos distribuições de tamanho de avalanche para redes com dinâmica quenched. Evoluímos o sistema por 10^6 passos de tempo, para que o sistema atinja o estado estacionário, e, em seguida, iniciamos 10^5 avalanches, uma seguida da outra, e medimos, ao final de cada avalanche, o tamanho, isto é, o número de neurônios que participaram da avalanche. Algumas avalanches tem duração infinita e, por isso, quando o tamanho da avalanche é maior ou igual a $10N$, terminamos a avalanche, registramos o tamanho e iniciamos outra. A partir dos valores obtidos, calculamos $1 - C(s)$, onde s é o tamanho da avalanche e $C(s)$ é a distribuição de probabilidade cumulativa. A distribuição cumulativa é utilizada ao invés da distribuição de probabilidade $P(s)$ para eliminar o ruído presente nesta. No caso crítico, esperamos ter $P(s) \sim s^{-3/2}$ e, portanto, $1 - C(s) \sim s^{-1/2}$.

Por último, simulamos a rede com dinâmica quenched com um estímulo externo r . Variamos r de $10^{-5}\Delta t^{-1}$ até $10^1\Delta t^{-1}$. O estímulo externo obedece uma distribuição de Poisson, onde r é a taxa com que esse estímulo excita os neurônios. Nessas simulações, nós rodamos o programa por 10^6 passos de tempo, para que o sistema atinja o estado estacionário, depois medimos $\lambda(t)$ e $\rho(t)$ de 100 em 100 passos de tempo por mais 10^6 passos de tempo. As médias

λ^* e ρ^* são obtidas a partir de 5 simulações, como descrito anteriormente. Os erros também não aparecem nos gráficos pela mesma razão. É importante frisar que, nessas simulações, o carregamento lento, onde um neurônio é excitado toda vez que a rede entra em repouso, é desligado.

3 Resultados

Nesta seção, nós mostramos os resultados das simulações do modelo CCK com dinâmica quenched e annealed. Os modelos e os detalhes das simulações estão descritos na seção 2.2. Primeiro, investigamos, para diferentes condições iniciais, se, após um tempo transiente, o sistema se auto-organiza em um estado estacionário (seção 3.1). Daí, procuramos saber, para diferentes valores dos parâmetros, se o estado estacionário é crítico (seções 3.2 e 3.3). Em especial, queremos saber como σ^* e λ^* se comportam quando $N \rightarrow \infty$. Também investigamos de onde vêm as correlações entre os sítios no modelo quenched (seção 3.4). Depois, estudamos como se comportam as flutuações em torno do valor estacionário dos modelos com dinâmica quenched e annealed e se elas se anulam no limite termodinâmico (seção 3.5). Nessa seção, também estudamos como conseguir criticalidade para N finito através de um ajuste fino. Após isso, estudamos qual a transição de fase que acontece no sistema com dinâmica quenched e a que classe de universalidade ela pertence (seção 3.6). Em seguida, estudamos avalanches neuronais no modelo com dinâmica quenched e se é necessário um ajuste fino para obter leis de potência nas distribuições de tamanho de avalanche (seção 3.7). Finalmente, calculamos a curva de resposta do modelo e a faixa dinâmica (seção 3.8).

3.1 Evolução temporal

Queremos saber como o sistema evolui a partir de diferentes condições iniciais. Deixamos o sistema evoluir com dinâmica quenched e annealed. Iniciamos o sistema com σ_0 entre 0 e 2 variando de 0,2 em 0,2. O resultado é encontrado na Fig. 11, onde plotamos a evolução temporal de $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$. Nela utilizamos $N = 32000$, $\varepsilon = 2$, $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. $\sigma(t)$ é o parâmetro de ramificação global, que mede quantos neurônios em média um neurônio excita após o seu disparo. $\sigma(t)$ mede a criticalidade de redes descorrelacionadas e é crítico quando é igual a 1. $\lambda(t)$ é o maior autovalor da matrix P_{ij} , que mede a criticalidade inclusive de redes correlacionadas e é crítico também quando é igual a 1.

Na Fig. 11(a), vemos que, no modelo com dinâmica annealed, independentemente do valor inicial, o sistema se auto-organiza em um valor estacionário que parece estar próximo da criticalidade, isto é, independentemente do valor inicial, $\sigma(t)$ atinge uma distribuição estacionária

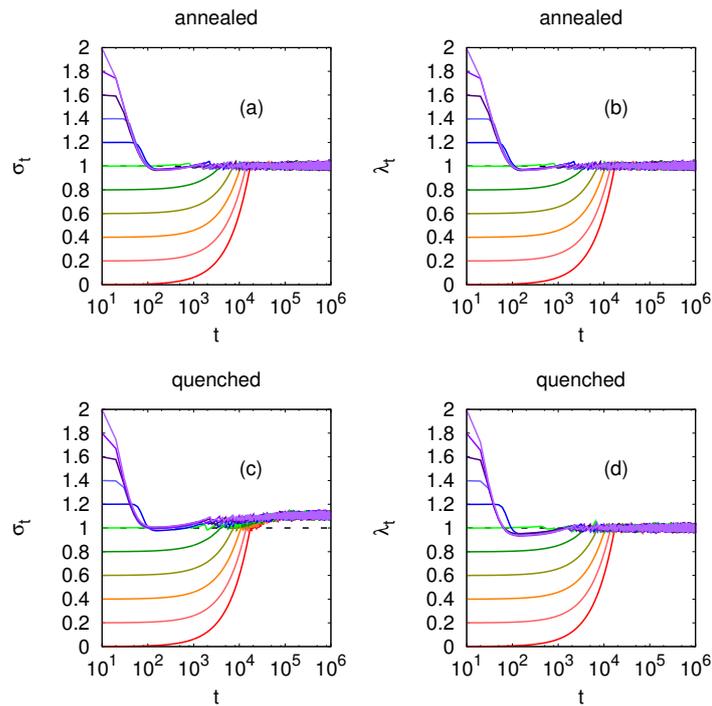


Figura 11 – Evolução temporal de $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$ para redes com dinâmica quenched e annealed a partir de diferentes condições iniciais. Todas as curvas se auto-organizam em um valor estacionário próximo de 1, exceto $\sigma(t)$ nas redes quenched, em (c), que se auto-organiza em um valor estacionário próximo de 1,1. Parâmetros: $N = 32000$, $\varepsilon = 2$, $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$, $a = 1$.

que parece estar flutuando em torno de 1. Na Fig. 11(b), temos a evolução de $\lambda(t)$, que é idêntica à evolução de $\sigma(t)$ (Fig. 11(a)), como esperado, já que no modelo annealed não temos correlações na rede e esperamos encontrar $\sigma(t) = \lambda(t)$.

Na Fig. 11(c), vemos que, no modelo com dinâmica quenched, independentemente do valor inicial o sistema se auto-organiza em um valor estacionário também, porém $\sigma(t)$ flutua em torno de 1,1 e, portanto, não sabemos se o sistema atingiu um estado crítico. Como sabemos que o parâmetro de controle correto é $\lambda(t)$, e não $\sigma(t)$ (LARREMORE; SHEW; RESTREPO, 2011), na Fig. 11(d), fazemos o mesmo gráfico com $\lambda(t)$ ao invés de $\sigma(t)$, onde vemos um comportamento similar ao caso annealed. Ou seja, independentemente do valor inicial, $\lambda(t)$ atinge uma distribuição estacionária que parece estar flutuando em torno de 1. Logo, esperamos que a rede quenched também se auto-organize em um estado crítico.

3.2 Dependência do coeficiente de recuperação sináptica

Agora que estabelecemos que o sistema se auto-organiza em um estado estacionário próximo da criticalidade, queremos saber se esse estado é realmente crítico. A análise de campo médio (equação 2.14) nos diz que o sistema não é crítico para N finito, mas ela prediz que, para N suficientemente grande, σ^* difere do valor crítico por uma constante que multiplica $1/N$, quando $a = 1$. Por isso, plotamos, na Fig. 12, σ^* e λ^* versus $1/N$ para diferentes valores de ε . σ^* e λ^* são, respectivamente, os valores médios no estado estacionário de $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$. Se as redes flutuam em torno do valor crítico no estado estacionário, esperamos que $\sigma^* = 1$, se elas são descorrelacionadas, e que $\lambda^* = 1$, sendo as redes correlacionadas ou não.

Na Fig. 12, N varia de 16000 até 256000 e ε de 2^{-3} até 2^9 . Lembrando que ε é o coeficiente de recuperação sináptica e ele diz com que velocidade as sinapses se aproximam do valor assintótico A . Quando ε é grande (pequeno), as sinapses se aproximam rapidamente (lentamente) do valor assintótico. Os outros parâmetros são $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. Todos os pontos parecem estar alinhados e, por isso, eles são ajustados com curvas do tipo $f_\sigma(N) = \alpha_\sigma + \beta_\sigma/N$ e $f_\lambda(N) = \alpha_\lambda + \beta_\lambda/N$ para σ^* e λ^* , respectivamente.

Observe na Fig. 12(a) que, no caso com dinâmica annealed, a maioria dos pontos não são críticos. Para $\varepsilon \geq 2$, σ^* se comporta como a equação 2.14, ou seja, os valores são supercríticos, mas diferem da criticalidade somente por um fator da ordem de $1/N$. Quando ε é pequeno, σ^* é menor que 1 e não depende de N . Esse é o regime onde o sistema se auto-organiza num estado estacionário que é subcrítico.

A equação 2.14 falha para valores de ε pequenos, porque, ao derivar esse equação, assumimos que o estímulo externo é nulo. Porém, quando o sistema está no estado subcrítico, as avalanches são pequenas e, por isso, boa parte da atividade da rede é causada pelo estímulo externo (do carregamento lento), dado que o sistema atinge o estado absorvente mais vezes. Dessa maneira, se o sistema se mantém no estado subcrítico, não podemos considerar $r = 0$. O efeito do estímulo externo é aumentar a depressão sináptica, como veremos mais tarde. Para valores de ε grandes, o sistema passa pouco tempo nos estados subcríticos, porque o carregamento consegue vencer a depressão sináptica devido ao estímulo externo e colocar o sistema em estados supercríticos. Por isso, nesse caso, o estímulo externo pode ser considerado como desprezível. Porém, para valores de ε pequenos, o carregamento não é rápido o suficiente para contrapor a depressão sináptica devido ao estímulo externo. Assim, o sistema se mantém no estado subcrítico

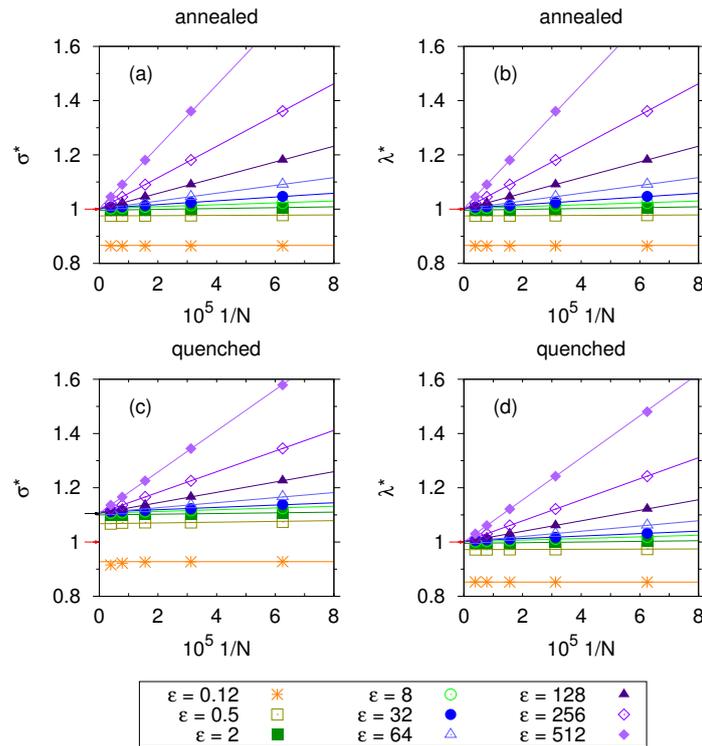


Figura 12 – σ^* e λ^* versus $1/N$ para redes com dinâmica quenched e annealed com vários valores de ϵ . As barras de erro não aparecem nessa escala. As linhas são curvas do tipo $f_\sigma(N) = \alpha_\sigma + \beta_\sigma/N$ e $f_\lambda(N) = \alpha_\lambda + \beta_\lambda/N$ para σ^* e λ^* , respectivamente, que melhor se ajustam aos dados, exceto por (a) onde as curvas são dadas pela equação 2.11 para $\epsilon \geq 2$. As setas apontam para o valor 1 e, em (c), também para 1,105. Parâmetros: $n = 3, K = 10, A = 1,0, u = 0,1, a = 1$.

contrário à previsão da equação 2.14.

Para $\epsilon \geq 2$, ao invés do ajuste, nós utilizamos a equação 2.14 para desenhar as retas que aparecem na Fig. 12(a). Observe que os pontos estão exatamente sobre as curvas, o que mostra que a análise de campo médio prediz corretamente o comportamento de σ^* para redes annealed nesse intervalo de parâmetros. Observe que a equação 2.14 diz que quanto maior ϵ , maior o N necessário para atingir criticalidade, como pode ser observado na figura. Isso pode ser entendido da seguinte maneira: valores de ϵ aumentam o carregamento do sistema, levando-o na direção da supercriticalidade, mas, quando aumentamos N , o carregamento diminui, já que ele depende de $\epsilon/(NK)$ (para $a = 1$), levando o sistema de volta a criticalidade. A Fig. 12(b) para λ^* é idêntica à Fig. 12(a), como esperado.

Na Fig. 12(c) nós temos os valores de σ^* versus $1/N$ e os respectivos ajustes para redes com dinâmica quenched. O comportamento é similar às redes com dinâmica annealed, porém,

para $\varepsilon \geq 2$, σ^* se comporta como

$$\sigma^* \simeq 1,105 + \frac{\Omega_q}{N}, \quad (3.1)$$

para alguma constante Ω_q , ao invés de seguir a equação 2.14. Isso mostra que a análise de campo médio não descreve bem o caso quenched. Por outro lado, o parâmetro de controle correto da rede com dinâmica quenched, como visto por Larremore *et al.*, é λ^* (LARREMORE; SHEW; RESTREPO, 2011). Na Fig. 12(d), vemos que, para $\varepsilon \geq 2$, ele difere do valor crítico 1 por um fator proporcional a $1/N$:

$$\lambda^* \simeq 1 + \frac{\Omega'_q}{N}, \quad (3.2)$$

para alguma constante Ω'_q . Isso mostra que, para $\varepsilon \geq 2$, $\sigma^* \neq \sigma_c = 1$ no limite de N grande, porque a dinâmica cria correlações na rede, já que, para esses mesmos valores de ε , a rede se organiza num estado que é crítico com $\lambda^* = \lambda_c = 1$ nesse limite. Além disso, pode-se perceber também que, à medida que ε cresce, são necessários valores de N cada vez maiores para estar próximo da criticalidade.

Portanto, vemos que, tanto para a rede quenched quanto para a annealed, o espaço de parâmetros $(A, \varepsilon, u, K, n)$ parece se dividir em um hipervolume de dimensão 5 que é subcrítico quando $N \rightarrow \infty$ e um hipervolume de dimensão 5 que é crítico quando $N \rightarrow \infty$ (para $a = 1$).

Podemos ver esse resultado de outra maneira através da Fig. 13. Nela, plotamos σ^* e λ^* versus ε para valores de N entre 8000 e 256000. Deixamos ε variar entre 2^{-4} e 2^9 . Os outros parâmetros são: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. Na Fig. 13(a), vemos que, para a rede com dinâmica annealed, quando ε é pequeno, temos o regime subcrítico, onde as curvas colapsam uma na outra, e, para valores de $\varepsilon \gtrsim 2$, temos um platô, onde $\sigma^* \simeq 1$ para um intervalo amplo dos parâmetros, que aumenta junto com o valor de N . Isso pode ser entendido da seguinte maneira: como, para valores grandes de ε , são necessários valores de N cada vez maiores para atingir a criticalidade, quando aumentamos N é possível ter valores de ε cada vez maiores próximos da criticalidade.

Após o platô, σ^* diverge, pois P_{ij} se aproxima muito rapidamente de A , o que faz com que σ^* se aproxime rapidamente de AK . Segundo a análise de campo médio, o platô observado é encontrado nas redes annealed quando plotamos σ^* versus qualquer parâmetro p diferente de N . Isso pode ser visto observando a equação 2.14 onde vemos que a derivada $\partial \sigma^*(N, p) / \partial p$ se anula quando $N \rightarrow \infty$:

$$\frac{\partial \sigma^*(N, p)}{\partial p} = \frac{C_p}{N}, \quad (3.3)$$

para alguma constante C_p e $a = 1$.

Perceba também que como as curvas da Fig. 13 cruzam o valor crítico, existe um valor de ε para o qual o sistema é exatamente crítico. Esse é uma maneira de colocar manualmente o sistema na criticalidade, chamada de ajuste fino. Falaremos mais tarde de como obter esse ajuste fino, mas, em resumo, o ajuste fino é quando escolhemos os parâmetros de maneira que o carregamento, que depende de A e ε , cancela exatamente a dissipação, que depende de u , e, portanto, o sistema se torna conservativo e crítico. Na Fig. 13(b), para λ^* em redes annealed, temos novamente curvas idênticas às curvas para σ^* .

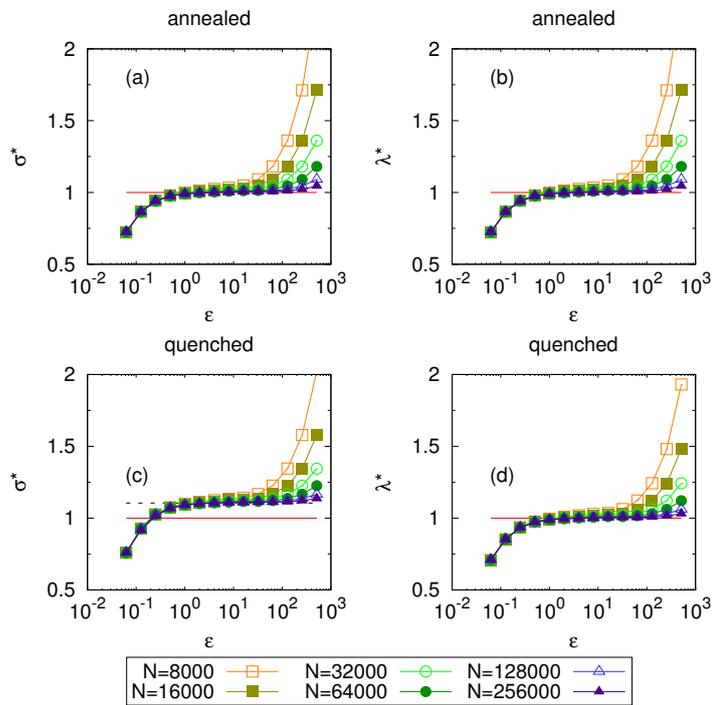


Figura 13 – σ^* e λ^* versus ε para redes com dinâmica quenched e annealed com vários valores de N . As barras de erro não aparecem nessa escala. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As outras linhas são guias para os olhos. Observe que em (a), (b) e (d) há um platô em torno de 1 que aumenta à medida que N cresce. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$, $a = 1$.

No caso quenched, temos a curva para σ^* versus ε na Fig. 13(c). O comportamento é similar à rede annealed, porém o platô se encontra em $\sigma^* = 1,105$. Entretanto, como a Fig. 13(d) mostra um platô em $\lambda^* = 1$, vemos novamente que o sistema quenched também se organiza num estado crítico, mas as correlações entre os sítios fazem com que $\sigma^* \neq \sigma_c = 1$. Note que, também para a rede quenched, são necessários valores de N cada vez maiores para que um valor de ε grande esteja próximo da criticalidade e que podemos ter um ajuste fino do sistema em um valor crítico escolhendo um valor de ε para cada valor de N .

Para confirmar que, nas redes quenched, o valor de $\sigma^* = 1,105$ corresponde ao valor de $\lambda^* = 1$ e que, nas redes annealed, $\sigma^* = \lambda^*$, nós plotamos λ^* versus σ^* na Fig. 14. Os dados utilizados na Fig. 14 são os mesmos da Fig. 12. Os valores de λ^* e σ^* são idênticos nas redes annealed e os pontos se encontram exatamente na curva da função identidade. Isso é consistente com o fato de não termos correlações na rede e, por isso, vemos que, nesse caso, σ^* é o parâmetro de controle correto. Nas redes quenched, a relação de λ^* em função de σ^* é crescente, porém não linear. Contudo vemos que o valor de $\lambda^* = 1$ se encontra exatamente em $\sigma^* = 1,105$. Logo, as redes quenched se organizam em um estado crítico realmente e esperamos que existam correlações na rede já que $\sigma^* \neq \lambda^*$.

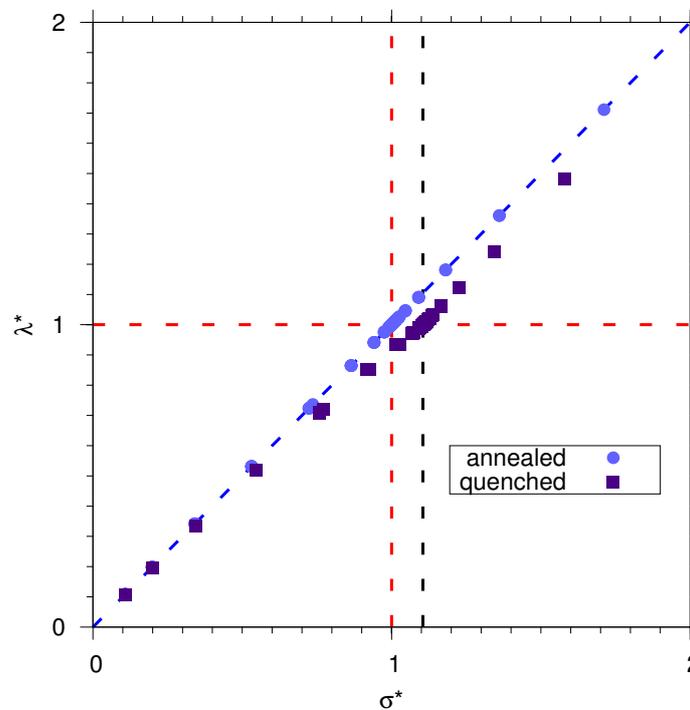


Figura 14 – λ^* versus σ^* para redes com dinâmica quenched e annealed. Os diferentes pontos são obtidos variando N e ε . A linha tracejada horizontal é $\lambda^* = 1$ e as linhas tracejadas verticais são $\sigma^* = 1$ e $\sigma^* = 1,105$. A linha tracejada diagonal é a função identidade $\lambda^* = \sigma^*$. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

Observando os ajustes $f_\sigma(N) = \alpha_\sigma + \beta_\sigma/N$ e $f_\lambda(N) = \alpha_\lambda + \beta_\lambda/N$ da Fig. 12, nós vemos que $\lim_{N \rightarrow \infty} \sigma^* = \alpha_\sigma$ e $\lim_{N \rightarrow \infty} \lambda^* = \alpha_\lambda$. Esses valores foram plotados como função de ε na Fig 15 com ε variando de 2^{-8} até 2^9 . Os outros parâmetros são $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

Na Fig. 15(a), vemos que, no caso annealed, $\lim_{N \rightarrow \infty} \sigma^*$ é menor que 1 para ε pequeno, cresce ao aumentar ε e se torna igual a 1 com menos de 1% de erro para $\varepsilon \gtrsim 2$. Na Fig. 15(b)

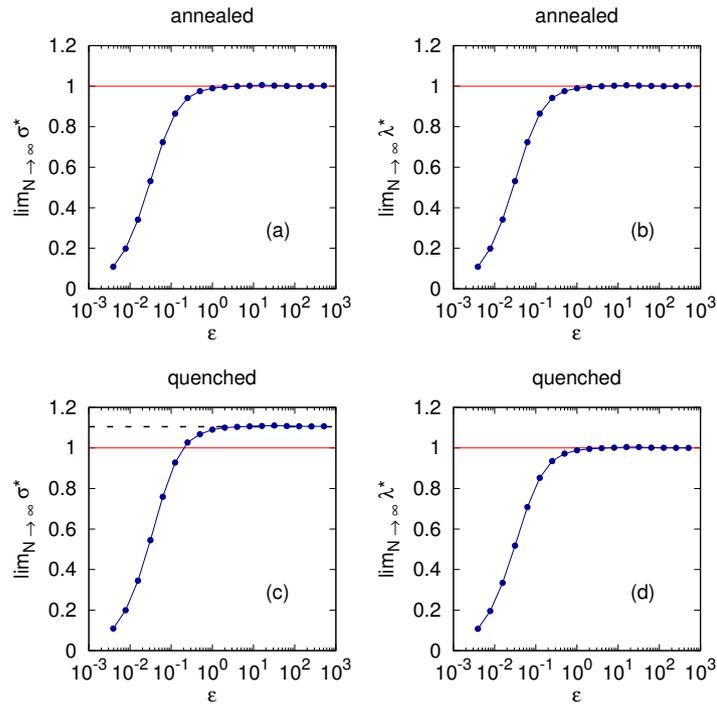


Figura 15 – O limite quando $N \rightarrow \infty$ de σ^* e λ^* versus ε para redes com dinâmica quenched e annealed. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As curvas são guias para os olhos. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$, $a = 1$.

para $\lim_{N \rightarrow \infty} \lambda^*$ da rede com dinâmica annealed temos uma curva idêntica à curva 15(a), como esperado.

Na Fig. 15(c), vemos que, na curva do $\lim_{N \rightarrow \infty} \sigma^*$ da rede com dinâmica quenched, temos um comportamento similar ao caso annealed, porém para $\varepsilon \gtrsim 2$ temos $\lim_{N \rightarrow \infty} \sigma^* = 1,105$ com menos de 1% de erro. Como já sabemos, esse valor de σ^* corresponde a $\lambda^* = \lambda_c = 1$. Dessa maneira, também vemos na curva 15(d) um comportamento similar ao caso annealed, onde, dessa vez, $\lim_{N \rightarrow \infty} \lambda^* = 1$ com menos de 1% de erro para $\varepsilon \gtrsim 2$.

Resumindo, redes annealed e quenched são subcríticas, se $\varepsilon \lesssim 2$, e críticas, se $\varepsilon \gtrsim 2$, no limite de tamanho infinito e nunca são supercríticas nesse limite. Isso confirma que o espaço de parâmetros $(A, \varepsilon, u, K, n)$ se divide em um hipervolume de dimensão 5 que é subcrítico quando $N \rightarrow \infty$ e um hipervolume de dimensão 5 que é crítico quando $N \rightarrow \infty$ (com $a = 1$). Esse é um dos principais resultados desse trabalho.

3.3 Dependência com outros parâmetros

Agora que percebemos que o espaço de parâmetros se divide em dois hipervolumes um subcrítico no limite termodinâmico e o outro crítico, vamos variar, por completude, os outros parâmetros e observar como σ^* e λ^* se comportam à medida que N cresce. Iremos encontrar dois regimes: um que é subcrítico para N grande e outro que se aproxima do valor crítico quando N cresce, como esperado. Além disso, iremos observar platôs próximos do valor crítico nas curvas com grandes valores de N . Iremos observar também que para alguns valores dos parâmetros o sistema é exatamente crítico devido a um ajuste fino, do qual, mais tarde, falaremos mais.

Como sabemos que para valores pequenos de ε o sistema é subcrítico, vamos estudar o comportamento do sistema para dois valores de ε : um moderado, $\varepsilon = 8$, e um alto, $\varepsilon = 128$. Variamos A , u e K e mantemos o número de estados do autômato $n = 3$ pois o valor de n indica apenas quanto tempo o neurônio se mantém no período refratário após o disparo e as propriedades do sistema não devem depender fortemente disso. Na seção 3.3.1, nós estudamos a dependência com A , na seção 3.3.2, nós estudamos a dependência com u e, por último, na seção 3.3.3, nós estudamos a dependência com K .

3.3.1 Dependência do parâmetro assintótico sináptico

O parâmetro assintótico sináptico A nos diz qual o valor que P_{ij} se aproxima na ausência de disparos. Como P_{ij} é uma probabilidade, o valor máximo de A é 1. Quando escolhemos esse valor para A , significa que, se um neurônio ficar em repouso por tempo o suficiente, as suas sinapses estarão tão fortes ao ponto que o disparo desse neurônio garante o disparo dos seus vizinhos. Isso não ocorre necessariamente na realidade, portanto é interessante explorar valores menores de A . Veremos que as propriedades do sistema são robustas em relação à variação desse parâmetro. Entretanto, se A for muito pequeno, P_{ij} não será grande o suficiente para termos $\sigma(t) \geq 1$ e o sistema será subcrítico. Isso pode ser visto da seguinte maneira: observe que $\sigma(t) = K\bar{P}$, onde

$$\bar{P} = \frac{1}{NK} \sum_{ij} P_{ij}. \quad (3.4)$$

Para que $\sigma(t) \simeq 1$, é necessário que $\bar{P} \simeq 1/K$. Portanto, se $A \lesssim 1/K$, não será possível satisfazer essa condição e o sistema será subcrítico. Observe também que a derivação da equação 2.10 só é válida se $AK > 1$.

Plotamos, primeiro, na Fig. 16, σ^* e λ^* versus A para $\varepsilon = 8$ com N variando de 4000 até 128000. Os outros parâmetros são $n = 3$, $K = 10$, $u = 0,1$ e $a = 1$. Na Fig. 16(a), nós vemos que, no caso annealed, σ^* é subcrítico para $A \lesssim 0,2$, como esperado para valores de A próximos de $1/K$ ($0,1$ para $K = 10$). Por outro lado, à medida que A cresce, nós vemos um platô que se aproxima de $\sigma^* = \sigma_c = 1$ no limite de N grande. Observe que, para cada valor de N , podemos fazer um ajuste fino de A para tornar o sistema exatamente crítico. Na Fig. 16(b), para λ^* , nós vemos uma curva idêntica à curva para σ^* , como esperado.

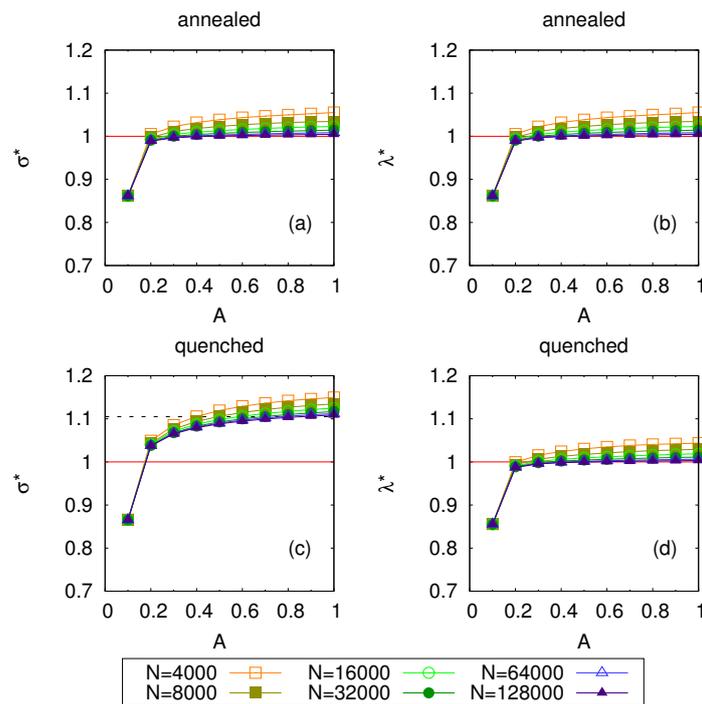


Figura 16 – σ^* e λ^* versus A para redes com dinâmica quenched e annealed com diferentes valores de N e $\varepsilon = 8$. As barras de erro não aparecem nessa escala. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As outras linhas são guias para os olhos. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $u = 0,1$, $a = 1$.

Na Fig. 16(c), nós vemos que, no caso quenched, σ^* segue uma curva que lembra o caso annealed, porém, a partir desse gráfico, não é possível dizer quando o sistema é crítico, pois não sabemos se $\sigma^* = 1,105$ ainda corresponde ao valor crítico. Por isso, nós recorremos a curva para λ^* na Fig. 16(d). Nela, também observamos que o sistema é subcrítico para $A \lesssim 0,2$ e, para valores maiores de A , vemos novamente um platô que se aproxima de $\lambda^* = \lambda_c = 1$ para N grande. Além disso, vemos que é possível fazer um ajuste fino de A para obter $\lambda^* = 1$.

Na Fig. 17, nós plotamos σ^* e λ^* versus A para $\varepsilon = 128$ variando N novamente de 4000 a 128000. Os outros parâmetros são os mesmos da Fig. 16. Na Fig. 16(a), plotamos novamente

σ^* para o caso annealed e temos, como esperado, um regime subcrítico para A pequeno. Para valores de A maiores, nós vemos curvas crescentes de σ^* que se aproximam do valor crítico ao aumentarmos N . Para $N = 128000$, vemos que a curva está praticamente horizontal, formando um platô, e está próxima de 1. Comparando as Figs. 16(a) e 17(a), vemos que, para valores de ε grandes, são necessários valores de N maiores para alcançar a criticalidade. A Fig. 17(b) para λ^* no caso annealed é trivial.

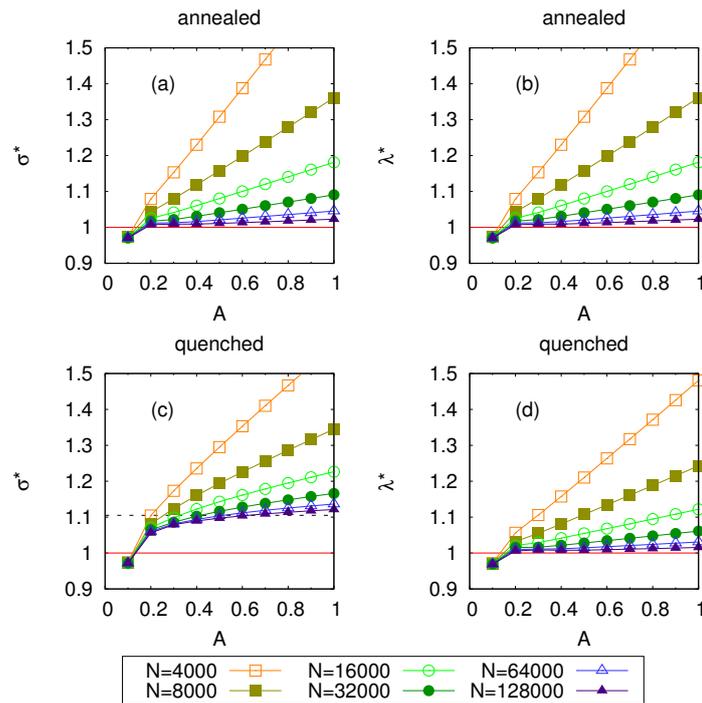


Figura 17 – σ^* e λ^* versus A para redes com dinâmica quenched e annealed com diferentes valores de N e $\varepsilon = 128$. As barras de erro não aparecem nessa escala. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As outras linhas são guias para os olhos. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $u = 0,1$, $a = 1$.

Para o caso quenched, plotamos σ^* versus A na Fig. 17(c). Novamente não é possível dizer a partir dessa figura se o sistema é crítico ou não. A Fig. 17(d) mostra λ^* versus A para o caso quenched. Vemos um regime subcrítico para A pequeno e, para valores maiores de A , curvas crescentes que se aproximam do valor crítico à medida que N cresce de maneira que, quando $N = 128000$, temos uma curva praticamente horizontal, próxima de $\lambda^* = 1$. Também observamos que é possível fazer um ajuste fino dos parâmetros para obter a criticalidade para valores de N finitos tanto no caso quenched quanto no caso annealed.

3.3.2 Dependência do parâmetro de depressão sináptica

O parâmetro de depressão sináptica nos diz a fração da força sináptica P_{ij} que é perdida quando um neurônio dispara. A depressão sináptica ocorre biologicamente devido à perda dos neurotransmissores que são liberados quando um potencial de ação chega nos terminais pré-sinápticos. É de se esperar que um valor da fração u pequeno modele melhor esse efeito, pois um neurônio é capaz de excitar seus vizinhos várias vezes em disparos consecutivos. Porém, por completude, nós variamos u entre 0,1 e 1,0.

Os gráficos de σ^* e λ^* versus u para $\varepsilon = 8$ e diferentes valores de N estão na Fig. 18. N varia de 4000 a 128000 e os outros parâmetros são $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$ e $a = 1$. Na Fig. 18(a), vemos as curvas de σ^* para a rede annealed. Para valores pequenos de u a rede é supercrítica e se aproxima do valor crítico à medida que N cresce. Mas, ao aumentar u , a rede se aproxima de um regime que é subcrítico para N grande. Isso é esperado já que, quando u cresce, aumenta o efeito da depressão sináptica e o sistema é levado em direção à subcriticalidade. A Fig. 18(b) de λ^* para a rede annealed é trivial.

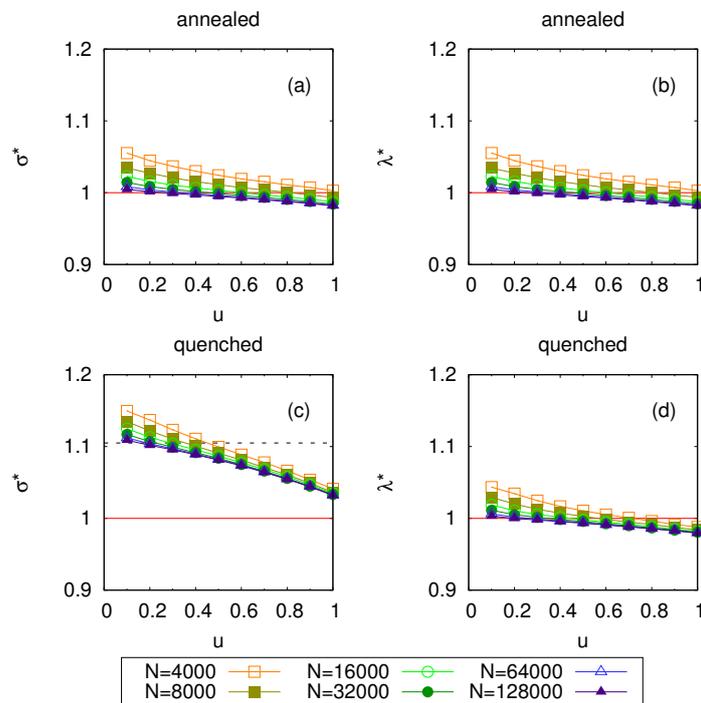


Figura 18 – σ^* e λ^* versus u para redes com dinâmica quenched e annealed com diferentes valores de N e $\varepsilon = 8$. As barras de erro não aparecem nessa escala. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As outras linhas são guias para os olhos. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$ e $a = 1$.

A Fig. 18(c) mostra as curvas de σ^* para a rede quenched. Vemos que σ^* também

decrece com u , mas não é possível saber se o sistema é crítico ou não a partir desse gráfico. Já na Fig. 18(d), temos o gráfico de λ^* versus u para a rede quenched. O comportamento é praticamente idêntico ao da rede annealed. Para valores pequenos de u , o sistema é supercrítico e se aproxima da criticalidade à medida que N cresce, mas, aumentando u , o sistema entra em um regime que é subcrítico para N grande. Note novamente que, tanto no caso annealed quanto no caso quenched, é possível escolher, para cada valor de N , um valor de u que coloca o sistema exatamente na criticalidade.

Na Fig. 19, temos os gráficos de σ^* e λ^* versus u para $\varepsilon = 128$ e diferentes valores de N . Os valores de N e dos outros parâmetros são os mesmos da Fig. 18. Na Fig. 19(a), temos os gráficos de σ^* para a rede annealed. Apesar de σ^* decrescer com u devido à depressão sináptica, o sistema não entra no regime subcrítico. Além disso, à medida que N cresce, as curvas se aproximam da criticalidade de maneira que temos um platô próximo de $\sigma^* = 1$ para $N = 128000$. A curva 19(b) para λ^* na rede annealed é trivial.

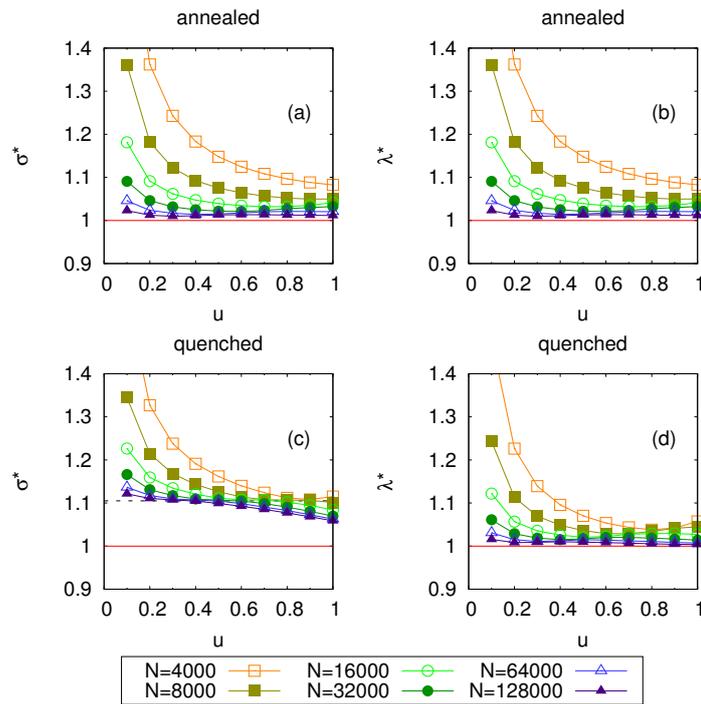


Figura 19 – σ^* e λ^* versus u para redes com dinâmica quenched e annealed com diferentes valores de N e $\varepsilon = 128$. As barras de erro não aparecem nessa escala. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As outras linhas são guias para os olhos. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$ e $a = 1$.

Na Fig. 19(c), temos os gráficos de λ^* versus u para a rede quenched. A curva aparenta estar se tornando subcrítica à medida que u cresce, mas não podemos ter certeza, já que σ^* não é

o parâmetro de controle correto. Ao observar o gráfico de λ^* versus u para redes quenched na Fig. 19(d), nós vemos que o comportamento é, na verdade, praticamente idêntico ao da rede annealed. Ou seja, as curvas são decrescentes, mas não entram no regime subcrítico, e, à medida que N cresce, se aproximam da criticalidade. Dessa maneira, quando $N = 128000$, temos praticamente uma curva horizontal próxima de $\lambda^* = 1$.

3.3.3 Dependência do número de vizinhos

O número de vizinhos foi fixado até agora em $K = 10$, diferentemente do modelo da LHG, onde todos os neurônios estão ligados com todos. É razoável supor que o número de sinapses é muito menor que o número de neurônios e é muito mais vantajoso computacionalmente escolher um valor de K pequeno. Contudo pode se argumentar que $K = 10$ é um valor muito pequeno, já que um neurônio cortical envia em torno de 1000 sinapses em média e recebe, em média, em torno de 10^4 sinapses (KANDEL et al., 2013). Entretanto, nesta seção, nós variamos K entre 10 e 100 apenas, por limites computacionais. A boa notícia é que o comportamento de σ^* e λ^* não parece depender do número de vizinhos. Por outro lado, no modelo annealed, Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015) argumentaram que a diferença de topologia entre o modelo LHG, onde todos estão ligados com todos, e o modelo CCK, onde $K = 10$, faz com que as flutuações do modelo CCK se anulem no limite termodinâmico e as do modelo LHG, não. Entretanto, neste trabalho, não foi investigado se o comportamento das flutuações de $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$ depende do número de vizinhos.

Na Fig. 20, nós plotamos σ^* e λ^* versus K para redes com dinâmica annealed e quenched com $\varepsilon = 8$ e N entre 10000 e 80000. Os outros parâmetros são $n = 3$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. Nas Figs. 20(a) e 20(b), vemos que na rede com dinâmica annealed σ^* e λ^* praticamente não dependem de K . Além disso, vemos que, à medida que N cresce, o sistema se aproxima da criticalidade, como esperado. Já nas Figs. 20(c) e 20(d), vemos que, na rede com dinâmica quenched, σ^* decresce com K e se aproxima de 1 para valores de N fixos, enquanto λ^* se mantém praticamente constante com K . Perceba que, quando todos os neurônios estão ligados com todos, a rede com dinâmica annealed é bastante parecida com a rede com dinâmica quenched. Por isso, quando aumentamos K a rede quenched se aproxima da rede annealed e as correlações entre os σ_i^{in} e σ_i^{out} diminuem fazendo com que σ^* se aproxime de λ^* . É isso o que vemos na Fig. 20(c). Além disso, na Fig. 20(d), nós vemos que λ^* se aproxima de 1 à medida que N cresce.

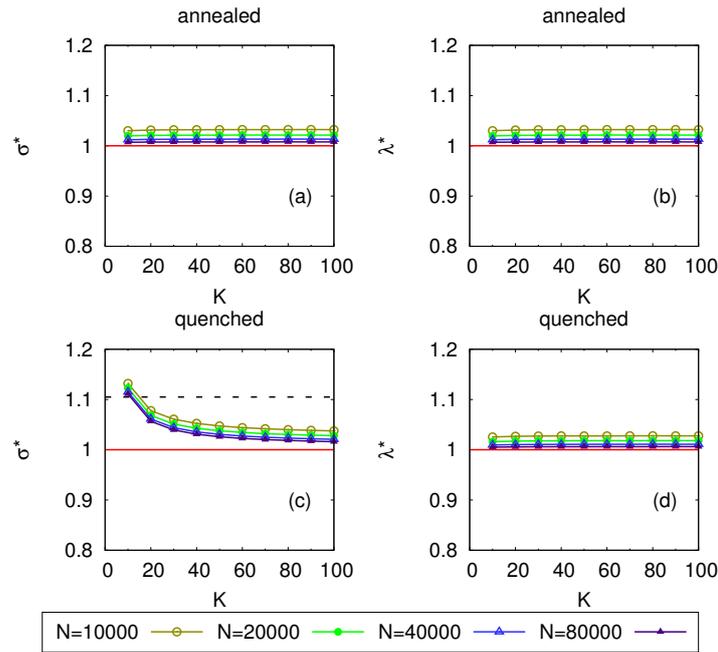


Figura 20 – σ^* e λ^* versus K para redes com dinâmica quenched e annealed com diferentes valores de N e $\varepsilon = 8$. As barras de erro não aparecem nessa escala. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As outras linhas são guias para os olhos. Parâmetros: $n = 3$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

Na Fig. 21, nós plotamos σ^* e λ^* versus K para redes com dinâmica annealed e quenched com $\varepsilon = 128$. Os valores de N e dos outros parâmetros são os mesmos da Fig. 20. Nas Figs. 21(a) e 21(b), nós temos as curvas de σ^* e λ^* , respectivamente, para a rede com dinâmica annealed. Novamente elas praticamente não dependem de K e se aproximam da criticalidade para N grande, entretanto esse processo é mais lento que na Fig. 20, pois, para valores de ε mais altos, é preciso valores de N mais altos para atingir a criticalidade.

Nas Figs. 21(c) e 21(d), temos os gráficos de σ^* e λ^* para a rede com dinâmica quenched. Podemos ver novamente que as correlações da rede diminuem quando K aumenta, pois σ^* decresce junto com K , se aproximando de λ^* . Também vemos, a partir da Fig. 21(d), que os valores de λ^* não parecem depender de K e que a rede se torna crítica lentamente à medida que N cresce.

3.4 Correlações sinápticas

Qual é a correlação responsável pela diferença entre σ^* e λ^* nas redes quenched? De onde ela se origina? Para responder a essas perguntas, recorreremos ao trabalho de Restrepo *et al.*

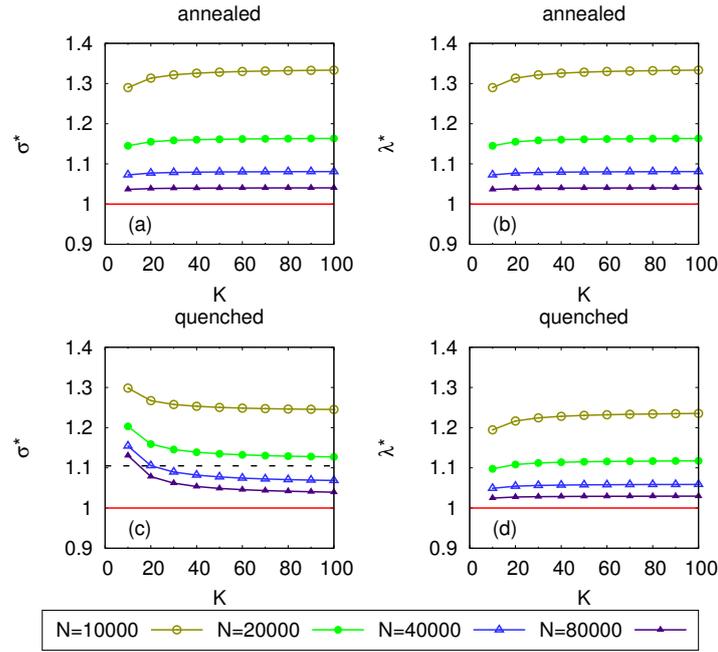


Figura 21 – σ^* e λ^* versus K para redes com dinâmica quenched e annealed com diferentes valores de N e $\varepsilon = 128$. As barras de erro não aparecem nessa escala. A linha horizontal é o valor crítico 1 e a linha tracejada é 1,105. As outras linhas são guias para os olhos. Parâmetros: $n = 3$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

(RESTREPO et al., 2007). Nesse trabalho, os autores derivaram uma boa aproximação para redes com grau homogêneo, como a nossa, e estáticas, com $\sigma(t) = \sigma$ e $\lambda(t) = \lambda$. A aproximação diz que:

$$\lambda = \eta \sigma, \quad (3.5)$$

$$\eta = \frac{\langle \sigma_i^{in} \sigma_i^{out} \rangle}{\sigma^2}, \quad (3.6)$$

onde η é chamado de coeficiente de correlação. Esse coeficiente depende do parâmetro de ramificação local $\sigma_i^{out} = \sum_{j=1}^K P_{ji}$ e do parâmetro de convergência local $\sigma_i^{in} = \sum_j P_{ij}$ (veja a Fig. 10). O símbolo $\langle \dots \rangle$ denota a média sobre os neurônios i . O coeficiente η mede se as sinapses chegando e saindo dos neurônios estão correlacionadas. Se as sinapses são descorrelacionadas $\langle \sigma_i^{in} \sigma_i^{out} \rangle = \langle \sigma_i^{in} \rangle \langle \sigma_i^{out} \rangle = \sigma^2$, já que $\langle \sigma_i^{in} \rangle = \langle \sigma_i^{out} \rangle = \sigma$, e, portanto, $\eta = 1$ e $\lambda = \sigma$. Para sinapses correlacionadas, $\eta > 1$ e $\lambda > \sigma$, e, para sinapses negativamente correlacionadas, $\eta < 1$ e $\lambda < \sigma$. Para sinapses dinâmicas basta substituir η , σ , λ e os parâmetros locais por seus correspondentes dependentes do tempo.

Queremos saber então se os parâmetros de ramificação e convergência locais são correlacionados nas redes quenched e annealed. Então, para ambas as redes, nós plotamos, na Fig. 22,

σ_i^{in} versus σ_i^{out} para um instante de tempo no regime estacionário. Os parâmetros são $N = 32000$, $\varepsilon = 2$, $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. Na Fig. 22(a), nós vemos que, na rede annealed, as duas quantidades são descorrelacionadas. O coeficiente de correlação de Spearman é $-0,0009$, compatível com $\eta(t) \simeq 1$ e $\lambda(t) \simeq \sigma(t)$. Na Fig. 22(b), nós plotamos a mesma curva para redes quenched. Dessa vez, as duas quantidades são negativamente correlacionadas. O coeficiente de correlação de Spearman é $-0,662$, consistente com $\lambda(t) < \sigma(t)$. A correlação negativa tem uma explicação intuitiva: se um neurônio tem um coeficiente de convergência local σ_i^{in} alto (baixo), ele irá disparar mais (menos) frequentemente, o que deprimirá mais (menos) frequentemente as suas sinapses, implicando em um menor (maior) parâmetro de ramificação local σ_i^{out} . No caso extremo em que nenhuma sinapse está entrando no neurônio i , temos que $\sigma_i^{in} = 0$. Dessa maneira, o neurônio praticamente não dispara e $\sigma_i^{out} \simeq AK$.

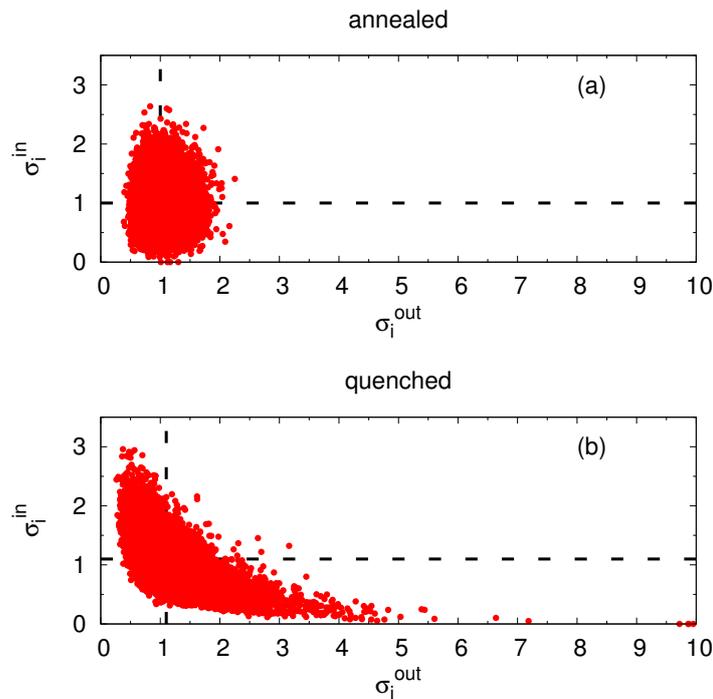


Figura 22 – σ_i^{in} versus σ_i^{out} para redes com dinâmica annealed (a) e quenched (b) no regime estacionário com $N = 32000$ e $\varepsilon = 2$. As linhas tracejadas são as curvas $\sigma_i^{in}, \sigma_i^{out} = 1,0$ no caso annealed e $\sigma_i^{in}, \sigma_i^{out} = 1,105$ no caso quenched. Outros parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. O coeficiente de correlação de Spearman para o caso annealed é $-0,0009$ (não correlacionado) e para o caso quenched é $-0,662$ (forte correlação negativa).

É importante perceber que a diferença entre $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$ não é devida a mudanças na topologia definida pelos A_{ij} . Estamos lidando com redes do tipo ER com pesos e a dinâmica modifica os pesos das conexões da rede P_{ij} , e não os A_{ij} .

3.5 Flutuações de $\lambda(t)$ e $\sigma(t)$

Agora que ficou estabelecido que as redes com dinâmica quenched e annealed ou são críticas ou são subcríticas no limite que $N \rightarrow \infty$, queremos saber se as flutuações da rede em torno do ponto crítico se anulam à medida que o sistema aumenta e se aproxima da criticalidade. Primeiro, nós estudamos, na seção 3.5.1, o caso $a = 1$, que é o foco desse trabalho, e, na seção 3.5.2, o caso $a = 2/3$, onde nós fizemos um ajuste fino para obter criticalidade no sistema com tamanho finito. Nesses casos, nós estamos interessados no modelo com dinâmica quenched, que é o mais próximo da biologia, já que o modelo com dinâmica annealed já foi estudado por Costa *et al.* (COSTA; COPELLI; KINOUCI, 2015). Além disso, como sabemos que o parâmetro de controle correto da rede com dinâmica quenched é λ^* , e não σ^* , focamos nas flutuações de $\lambda(t)$ em torno de λ^* e no desvio padrão dessas flutuações $\Delta\lambda^*$. Na seção 3.5.3, nós abordamos rapidamente o caso $a = 0$, que é o caso biologicamente plausível, em que a dinâmica de recuperação sináptica não depende de N . Esse caso não foi o foco do nosso trabalho, porque nós resolvemos abordar a dependência utilizada na literatura, onde a dinâmica das sinapses depende de N . Para o caso $a = 0$, já que ele não foi estudado anteriormente, nós focamos no caso annealed e nas flutuações de $\sigma(t)$.

3.5.1 Caso $a = 1$

Assim como nas figuras anteriores, agora, consideramos $a = 1$. Nesse caso, a dinâmica das sinapses depende do tamanho da rede N , que é uma informação não local. Mais especificamente, essa dependência faz com que a recuperação sináptica se torne cada vez mais suave à medida que o sistema aumenta e, por isso, essa dependência é necessária para obtermos criticalidade no limite termodinâmico. Na Fig. 23, nós temos histogramas de $\lambda(t)$ no regime estacionário e os respectivos desvios padrão para $\varepsilon = 8, 16, 32, 64$. Variamos N entre 32000 e 1024000. Os outros parâmetros são $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1,0$. Com esses parâmetros, o sistema está no regime que é crítico para N grande. Na Fig. 23(a), vemos claramente que a largura dos histogramas diminui à medida que N aumenta. Isso é corroborado pela Fig. 23(b), onde plotamos $\Delta\lambda^*$ em função de $1/N$ para o mesmo valor de ε . Essa curva pode ser ajustada por uma lei de potência $\Delta\lambda^*(1/N) \simeq B(1/N)^m$ com $m = 0,386 \pm 0,006$ e B constante, mostrando que $\Delta\lambda^*$ se anula quando $N \rightarrow \infty$. Para $\varepsilon = 16$, temos um comportamento parecido. A Fig. 23(c) também mostra claramente que os histogramas se tornam mais estreitos à medida que N

umenta. Na Fig. 23(d), também vemos que os pontos obedecem uma lei de potência, exceto pelo menor valor de N (maior valor de $1/N$). Excluindo esse ponto, ajustamos a curva com a mesma função usada anteriormente e obtemos $m = 0,37 \pm 0,01$. Portanto, o modelo CCK com dinâmica quenched exibe um possível comportamento de SOC, de maneira similar aos modelos conservativos.

Na Fig. 23(e), para $\varepsilon = 32$, é difícil ver os histogramas se estreitando. Porém, quando olhamos para a Fig. 23(f), vemos, para os 3 maiores valores de N (menores valores de $1/N$), observamos o mesmo comportamento anterior de lei de potência, com $m = 0,34 \pm 0,02$. Já para $\varepsilon = 64$, não é possível ver, na Fig. 23(g), a largura dos histogramas diminuindo à medida que N aumenta e não é possível ver, na Fig. 23(h), nenhuma lei de potência. Contudo os dados indicam fortemente que a dificuldade de ver o estreitamento dos histogramas para $\varepsilon = 32,64$ ocorre devido ao fato do sistema ainda não estar próximo o suficiente da criticalidade para os valores de N que conseguimos simular. Portanto, percebemos que, para redes pequenas, o sistema é consideravelmente dependente do espaço de parâmetros. Em particular, temos que, para valores maiores de ε , λ^* tem valores supercríticos quando N é pequeno e, dependendo dos valores dos parâmetros, pode ser necessário valores de N muito grandes para obter valores próximos da criticalidade.

3.5.2 Caso $a = 2/3$

Bonachela *et al.* (BONACHELA et al., 2010) acharam efeitos de tamanho finito similares no modelo LHG. Eles também acharam teoricamente e computacionalmente que existe um ajuste fino em que os parâmetros escalonam com N que coloca a rede sempre na criticalidade, com leis de potência robustas na distribuição de tamanho de avalanche para todo N . Isso ocorre utilizando o expoente $a = 2/3$ ou equivalentemente, utilizando $a = 1$ com $\varepsilon \propto N^{1/3}$.

Para checar se isso também é verdade para o nosso modelo, apresentamos, na Fig. 24(a), histogramas similares de $\lambda(t)$, mas agora utilizamos $\varepsilon = \varepsilon_c(N) = 0,06N^{1/3}$, ou, equivalentemente, $\varepsilon = 0,06$ e $a = 2/3$. De fato, com esse ajuste fino em que ε escala com N , nós obtemos redes bem comportadas que são sempre críticas, isto é, têm $\lambda^* = \lambda_c = 1$ para todo N . Isso ocorre porque com essa escolha de ε o carregamento do sistema cancela exatamente a dissipação e, por isso, o sistema se torna conservativo em média e crítico. Mostraremos, na seção 3.7, que, escalando ε com N dessa maneira, as distribuições de tamanho de avalanche do sistema

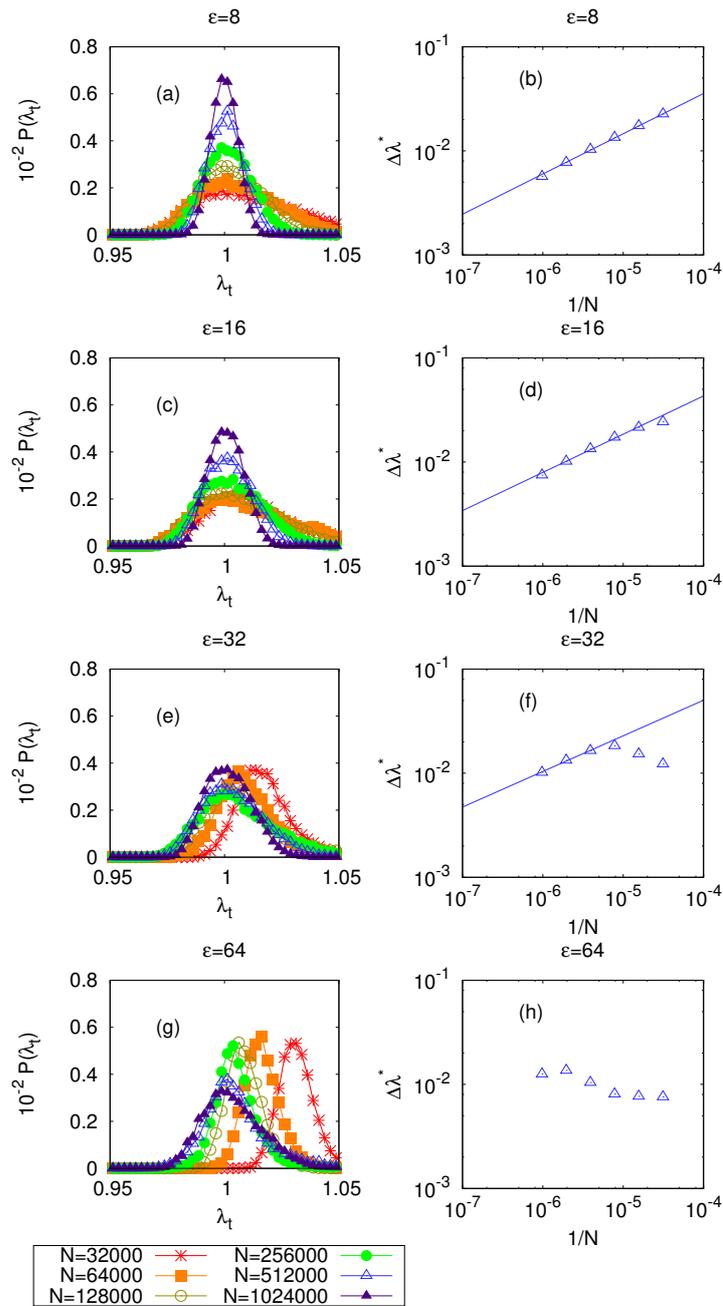


Figura 23 – (a), (c), (e) e (g) Histogramas de $\lambda(t)$ para redes com dinâmica quenched com diferentes valores de N e $\varepsilon = 8, 16, 32, 64$, respectivamente. As linhas são guias para os olhos. (b), (d), (f) e (h) Desvio padrão dos histogramas (a), (c), (e) e (g), respectivamente, em função de $1/N$. As linhas são ajustes do tipo $\Delta\lambda^*(1/N) = B(1/N)^m$. Em (b), ajustamos todos os pontos e obtemos $m = 0,386 \pm 0,006$. Em (d), ajustamos apenas os 5 maiores valores de N e obtemos $m = 0,37 \pm 0,01$. Em (f), ajustamos apenas os 3 maiores valores de N e obtemos $m = 0,34 \pm 0,02$. Em (h), não fizemos nenhum ajuste. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1,0$.

satisfazem o escalonamento de tamanho finito. Esse expoente peculiar $1/3$ aparece em outros modelos com resultados similares (BONACHELA; MUÑOZ, 2009).

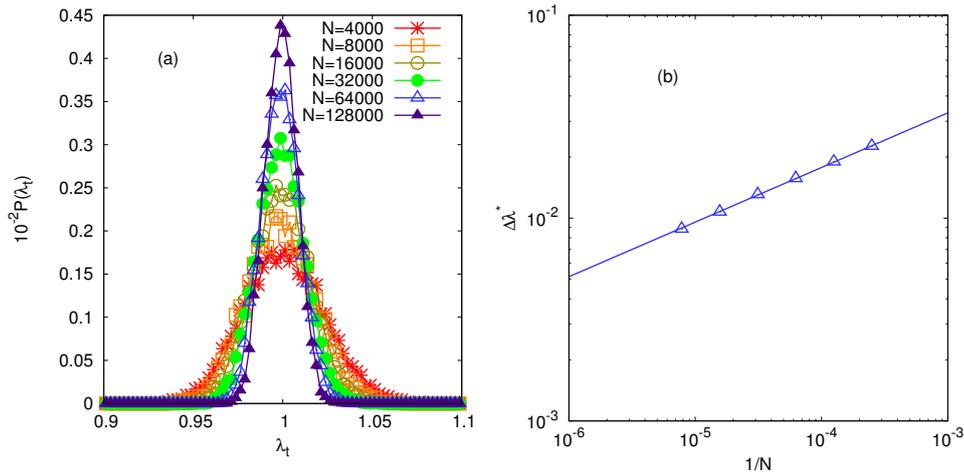


Figura 24 – (a) Histogramas de $\lambda(t)$ para redes com dinâmica quenched com diferentes valores de N e $\varepsilon = \varepsilon_c(N) = 0,06N^{1/3}$ (ou, equivalentemente, $\varepsilon = 0,06$ e $a = 2/3$). As linhas são guias para os olhos. (b) Desvio padrão dos histogramas da Fig. (a) em função de $1/N$. A reta é um ajuste do tipo $\Delta\lambda^*(1/N) = B(1/N)^m$ com $m = 0,269 \pm 0,002$. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$ e $u = 0,1$.

Vemos na Fig. 24(a) que $P(\lambda(t))$ se torna mais estreito à medida que N cresce. Novamente isso é corroborado pela curva de $\Delta\lambda^*$ em função de $1/N$, exibida na Fig. 24(b). Vemos que os pontos estão alinhados e, por isso, podem ser ajustados por uma curva do tipo $\Delta\lambda^*(1/N) = B(1/N)^m$ com $m = 0,269 \pm 0,002$ e B constante.

Logo, podemos concluir que, para $a > 0$, as flutuações de $\lambda(t)$ em torno do valor médio diminuem com o aumento do tamanho do sistema e presumivelmente se anulam no limite de tamanho infinito. Isso mostra que o modelo se comporta como modelos de SOC e difere fortemente do que foi encontrado no modelo LHG por Bonachela *et al.* (BONACHELA *et al.*, 2010).

Existe uma possível explicação para o desaparecimento das flutuações no limite termodinâmico. Note que, nesse limite, tanto o carregamento quanto a dissipação do modelo CCK vão a zero. A dissipação vai a zero porque, quando o sistema está próximo da criticalidade, um neurônio é excitado em média por unidade de tempo, já que $\sigma \simeq 1$. Por isso, somente K sinapses de NK são deprimidas em média a cada passo de tempo. Como NK diverge quando $N \rightarrow \infty$, a dissipação vai a zero. O carregamento vai a zero, porque ele depende de $\varepsilon/(N^a K)$, o que também se anula quando $N \rightarrow \infty$, se $a > 0$. Portanto, o sistema se tornaria conservativo em média no limite termodinâmico e acreditamos que é por isso que as excursões do modelo CCK nas fases ativas e absorventes diminuem com o tamanho da rede e as flutuações se anulam.

3.5.3 Caso $a = 0$

Consideramos agora $a = 0$, ou seja, consideramos que a dinâmica de recuperação sináptica não depende de N . Isso quer dizer que a recuperação sináptica não se torna mais suave quando o sistema aumenta. Esse é o caso realístico biologicamente, pois o tempo da recuperação sináptica não deve depender de informação não local como o tamanho da rede. Discutimos esse caso rapidamente por completude, porém ele não foi o foco do nosso trabalho, porque, na literatura, utiliza-se a dependência em N na dinâmica das sinapses, com $a = 1$. Além disso, como veremos, quando retiramos a dependência em N da dinâmica das sinapses, o sistema não é crítico no limite termodinâmico, e sim supercrítico.

Refazendo a análise de campo médio para quando $a = 0$, ela prediz que

$$\sigma^* \simeq 1 + \frac{(AK - 1)}{1 + x}, \quad (3.7)$$

onde $x = u\tau/(n - 1)$ com τ independente de N . Como x é sempre finito, σ^* é sempre supercrítico. Portanto, esperamos obter, no limite termodinâmico, valores de σ^* supercríticos nas redes annealed e valores de λ^* supercríticos nas redes quenched. Por outro lado, podemos substituir um valor de $AK \geq 1$, como $A = 1,1/K$, e um valor relativamente grande para o tempo característico, como $\tau = 320$, obtendo, com $n = 2$ e $u = 0,1$,

$$\sigma^* = 1,0030, \quad (3.8)$$

que apesar de ser supercrítico é perto o suficiente da criticalidade para explicar as leis de potência experimentais em avalanches neuronais. Essa pequena supercriticalidade foi chamada de supercriticalidade auto-organizada, do inglês: self-organized supercriticality (SOSC), por Brochini *et al.* (BROCHINI *et al.*, 2016).

Podemos usar o caso $a = 0$ para estudar a frequência das oscilações estocásticas. Se τ não depende de N , a frequência também não depende (veja a equação 2.35), por isso podemos estudar a convergência da frequência das simulações, à medida que N cresce, com a frequência teórica. Observe, na Fig. 25, a evolução temporal de $\sigma(t)$, o parâmetro de ramificação, e $\rho(t)$, a atividade da rede, no estado estacionário para um intervalo de tempo curto. Nessa figura, N varia de 32000 até 1024000. Os outros parâmetros utilizados são $\tau = 320$, $n = 2$, $K = 10$, $A = 0,11$, $u = 0,1$ e $a = 0$. Vemos que o sistema está oscilando de maneira aleatória, pois a evolução do sistema é probabilística, mas é possível ver uma frequência característica.

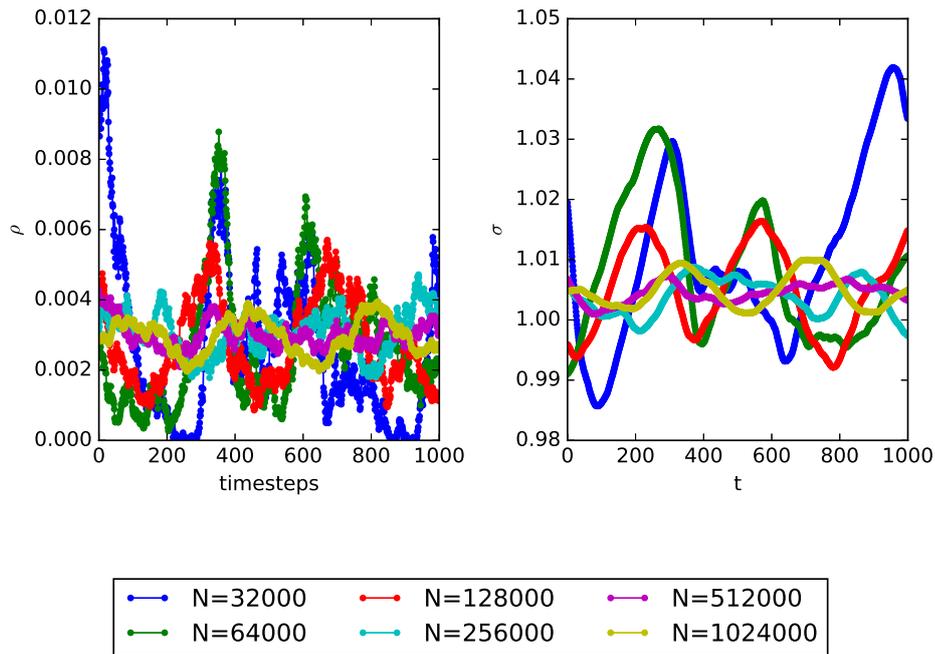


Figura 25 – (a) e (b) Evolução temporal de $\rho(t)$ e $\sigma(t)$, respectivamente, no estado estacionário para diferentes valores de N . Observe que ambos parecem estar oscilando com a mesma frequência característica. Parâmetros: $\tau = 320$, $n = 2$, $K = 10$, $A = 0,11$, $u = 0,1$ e $a = 0$.

Podemos calcular numericamente a frequência $f = |\omega_{\pm}|/2\pi$ do mapa de campo médio para esses valores dos parâmetros, utilizando o procedimento descrito na seção 2.2.4. Obtemos $f = 0,00277\Delta t^{-1}$. Utilizando a mesma simulação da Fig. 25, mas com a série temporal completa de 10^6 passos de tempo, podemos calcular os espectros de potência $S_{\rho}(f)$ e $S_{\sigma}(f)$ de $\rho(t)$ e $\sigma(t)$, respectivamente. O resultado se encontra na Fig. 26. A linha vertical cinza representa o valor teórico da frequência. Observe que $S_{\rho}(f)$ e $S_{\sigma}(f)$ apresentam um pico de frequência que se aproxima do valor teórico à medida que N cresce.

Finalmente, podemos estudar se as flutuações em torno do ponto crítico somem no limite termodinâmico para $a = 0$. Na Fig. 27, nós temos, em (a), σ^* , e em (b), o desvio padrão de $\sigma(t)$, $\Delta\sigma^*$, em função de $1/N$ para diferentes valores de A . O desvio padrão $\Delta\sigma^*$ mede a amplitude das flutuações do sistema. Utilizamos A entre 0,1 e 0,11 e N entre 4000 e 1024000. Vale a pena lembrar que A é o parâmetro assintótico sináptico, que mede o valor assintótico das sinapses quando a rede está em repouso. Os outros parâmetros são $\tau = 320$, $n = 2$, $K = 10$, $u = 0,1$, $a = 0$. Observe na equação 3.7 que, segundo a análise de campo médio, quando aproximamos A de 0,1, o sistema se torna cada vez mais próximo da criticalidade e que, para $A = 1/K = 0,1$, o

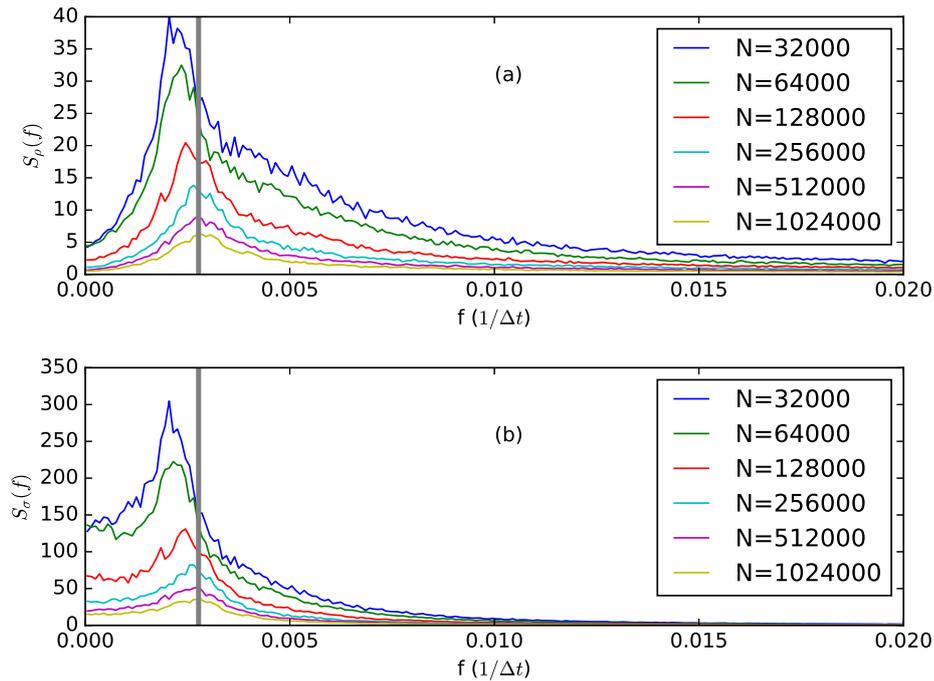


Figura 26 – (a) e (b) Espectro de potência da evolução temporal de $\rho(t)$ e $\sigma(t)$, respectivamente, no estado estacionário. A linha vertical cinza mostra o valor teórico da frequência característica. Parâmetros: $\tau = 320$, $n = 2$, $K = 10$, $A = 0,11$, $u = 0,1$ e $a = 0$.

sistema seria exatamente crítico. Além disso, de acordo com a equação 2.37, o sistema também se aproxima da bifurcação de Neimark-Sacker quando $A \rightarrow 1/K = 0,1$. Na Fig. 27(a), vemos que σ^* se aproxima do valor de campo médio, dado pelas linhas horizontais, quando $N \rightarrow \infty$. Na Fig. 27(b), a curva para $A = 0,11$ mostra que as flutuações somem no limite termodinâmico, mas o sistema ainda é supercrítico para esse valor do parâmetro. Por outro lado, quando nos aproximamos da criticalidade diminuindo A , as curvas se tornam cada vez mais planas, já que estamos mais próximos da bifurcação de Neimark-Sacker, e as flutuações diminuem mais lentamente. Para $A = 0,1$, nós temos um comportamento diferente das outras curvas, mas isso ocorre porque o sistema é subcrítico nas simulações, como mostra a Fig. 27(a).

Na Fig. 28, temos novamente σ^* , em (a), e $\Delta\sigma^*$, em (b), em função de $1/N$. Contudo, dessa vez, variamos τ entre 320 e 2000 e mantemos $A = 0,11$. É interessante lembrar que $\tau = N^a K / \varepsilon$, o que equivale a $\tau = K / \varepsilon$, já que $a = 0$. Ou seja, τ é o tempo característico da recuperação sináptica. Para valores de τ grandes (pequenos), as sinapses se aproximam lentamente (rapidamente) do valor assintótico A . Utilizamos os mesmos valores de N que na figura anterior. Os outros parâmetros são $n = 2$, $K = 10$, $u = 0,1$ e $a = 0$. À medida que aumentamos τ , nos aproximamos da criticalidade, como descrito pela equação 3.7, e da bifurcação de Neimark-Sacker,

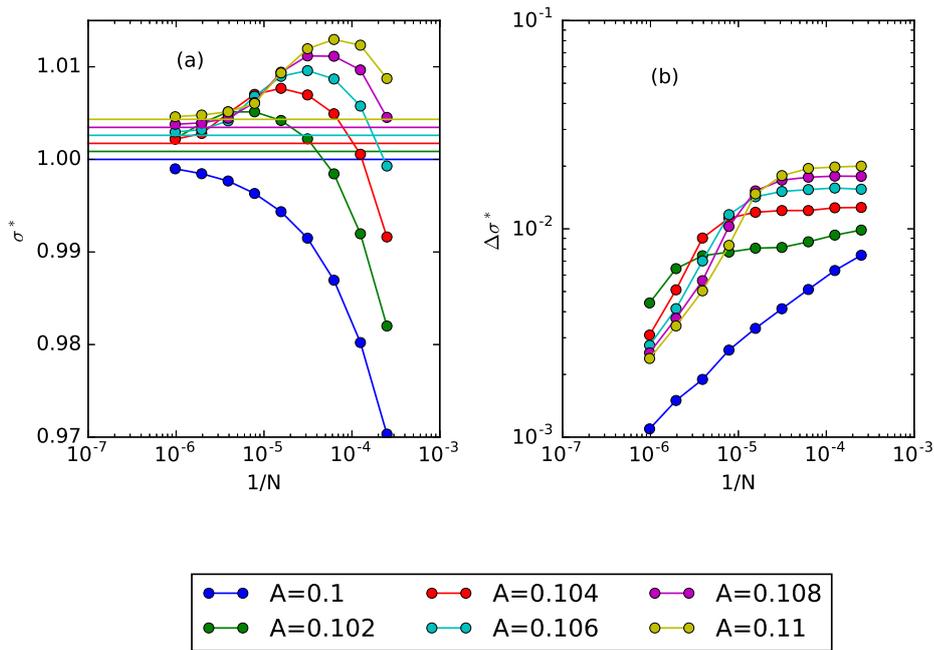


Figura 27 – (a) σ^* e (b) desvio padrão $\sigma(t)$ no estado estacionário em função de $1/N$ com $\tau = 320$ e diferentes valores de A . As linhas horizontais em (a) são os valores teóricos de σ^* . Outros parâmetros: $n = 2$, $K = 10$, $u = 0,1$ e $a = 0$.

como descrito pela equação 2.37. Na Fig. 28(a), vemos que σ^* se aproxima da linha horizontal que marca o valor teórico. Na Fig. 28(b), nós vemos que as flutuações parecem se anular no limite de N grande, mas as curvas se tornam cada vez mais planas à medida que aumentamos τ . Ou seja, obtemos um comportamento parecido com o da Fig. 27(b): as flutuações diminuem mais lentamente quando nos aproximamos da criticalidade e da bifurcação de Neimark-Sacker. O caso com $a = 0$ e as oscilações estocásticas serão abordados com mais detalhes em trabalhos futuros.

3.6 Transição de fase

Utilizando uma teoria de campo e relações de escalonamento do modelo LHG, Bonachela *et al.* (BONACHELA *et al.*, 2010) concluíram que esse modelo pertence à classe de universalidade de percolação dinâmica, e não à classe de percolação direcionada, como modelos padrões de SOC. Costa *et al.* mostraram que o modelo CCK com dinâmica annealed pertence à classe de percolação direcionada com uma transição de fase contínua e absorvente com parâmetro de controle σ^* (COSTA; COPELLI; KINOCHI, 2015). Aqui nós mostramos que o modelo

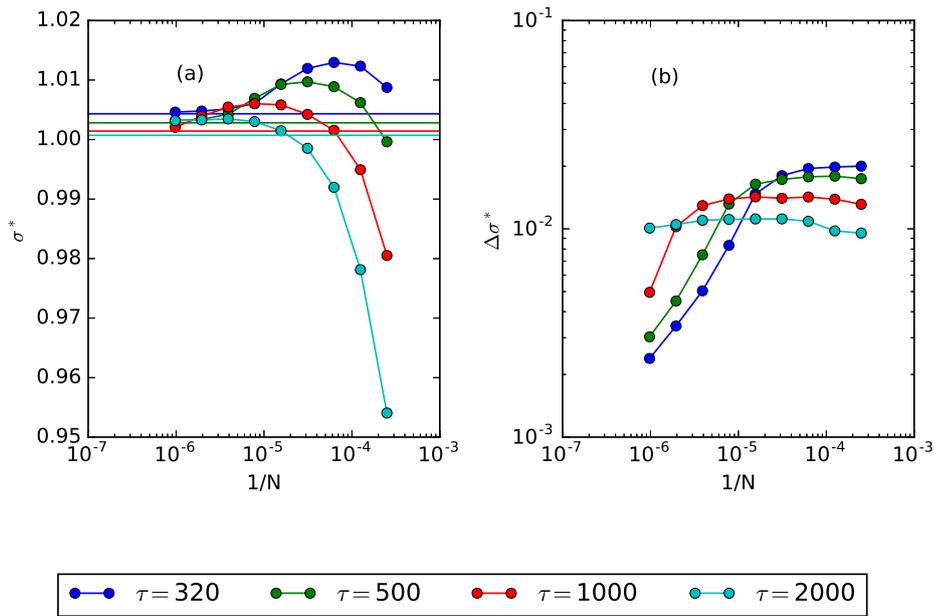


Figura 28 – (a) σ^* e (b) desvio padrão $\sigma(t)$ no estado estacionário em função de $1/N$ com $A = 0,11$ e diferentes valores de τ . As linhas horizontais em (a) são os valores teóricos de σ^* . Outros parâmetros: $n = 2$, $K = 10$, $u = 0,1$ e $a = 0$.

com dinâmica quenched pertence à mesma classe de universalidade com a mesma transição de fase, mas com λ^* como parâmetro de controle, como pode ser visto na Fig. 29. Ou seja, a transição de fase relevante do modelo é a mesma que a de modelos de SOC (DICKMAN et al., 2000). Isso é esperado, já que sabemos que o modelo KC, em que se baseia o modelo CCK, pertence à classe de universalidade de percolação direcionada com uma transição de fase contínua e absorvente (KINOUCI; COPELLI, 2006; LARREMORE; SHEW; RESTREPO, 2011). O parâmetro de ordem do sistema é a atividade da rede ρ^* , que é o valor médio no estado estacionário da densidade de sítios ativos.

Na Fig. 29, utilizamos $N = 10000$ e variamos ε entre 2^{-8} e 2^8 para obter os diferentes valores de λ^* e ρ^* . Os outros parâmetros são $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1,0$. Observe que, para $\lambda^* > 1$, temos a fase ativa, onde a atividade $\rho^* > 0$, e, para $\lambda^* < 1$, temos a fase absorvente, onde $\rho^* = 0$. A dissipação na fase ativa, devido à depressão sináptica, e o carregamento na fase absorvente, devido ao mecanismo de recuperação sináptica, levam o sistema a ficar na transição entre as duas fases.

Não é claro o que causa a mudança de classe de universalidade entre o modelo LHG e o modelo CCK. Como argumentado na seção 2.2.2, os modelos possuem as seguintes diferenças:

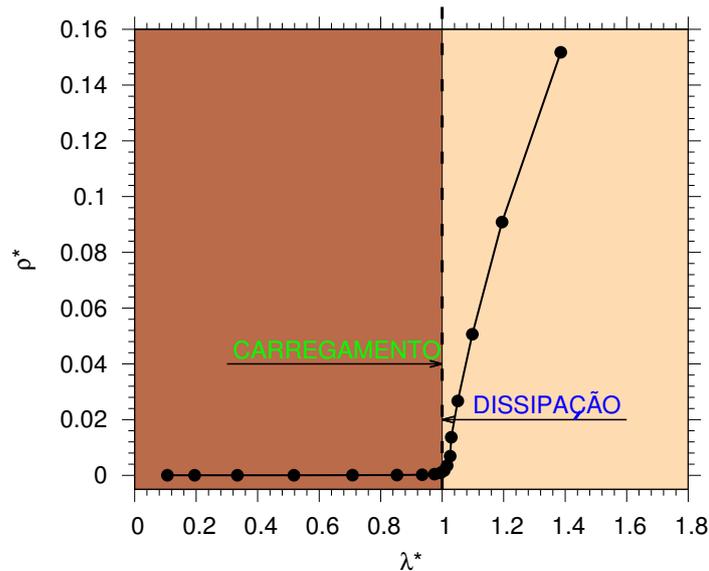


Figura 29 – ρ^* versus λ^* para redes com dinâmica quenched com $N = 10000$. Os diferentes valores de λ^* são obtidos variando o valor de ε . A transição de fase é contínua e absorvente como em modelos de SOC. Para $\lambda^* < 1$, a rede está no estado absorvente e a atividade da rede é nula. Para $\lambda^* > 1$, a rede está no estado ativo e ρ^* cresce com λ^* não linearmente. A seta para a direita mostra a tendência de carregamento, devido ao mecanismo de recuperação sináptica, na fase absorvente e a seta para a esquerda mostra a tendência de dissipação, devido ao mecanismo de depressão sináptica, na fase ativa. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1,0$.

- O modelo LHG utiliza unidades integra-e-dispara de tempo contínuo, enquanto o modelo CCK utiliza autômatos com unidades de tempo discretas.
- As unidades do modelo LHG são acopladas deterministicamente, enquanto as do modelo CCK são acopladas por sinapses probabilísticas.
- No modelo LHG as avalanches são determinísticas e no modelo CCK elas são estocásticas.
- A topologia do modelo LHG é de grafo completo e a do modelo CCK é de grafo aleatório, com apenas K sinapses saindo por neurônio.

Porém, nenhuma delas parece ser responsável por uma mudança na classe de universalidade.

3.7 Avalanches Neurais

Em algumas medidas experimentais da atividade do cérebro, obtêm-se leis de potência com expoente $-3/2$ na distribuição de probabilidade de tamanho de avalanche (BEGGS; PLENZ, 2003; CHIALVO, 2010). Além disso, em redes de autômatos celulares com sinapses estáticas,

onde $\lambda(t) = \lambda$, a distribuição de tamanho de avalanche obedece a mesma lei de potência quando $\lambda = 1$ (LARREMORE et al., 2012). Será que o modelo CCK com dinâmica quenched consegue reproduzir esses resultados quando $\lambda^* = 1$? Se sim, como sabemos que em grande parte do espaço de parâmetros λ^* se aproxima de 1 à medida que N cresce, será que esse mecanismo é suficiente para obtermos leis de potência para N finito? Ou será que teremos efeitos de tamanho finito assim como na seção 3.5?

Para responder tais perguntas, medimos, no estado estacionário das redes com dinâmica quenched, o tamanho s de 10^5 avalanches para diferentes valores dos parâmetros. Uma avalanche é a sequência de disparos iniciada com apenas um neurônio ativo até o repouso da rede e o tamanho da avalanche é dado pelo número de neurônios que participaram dela. Com esses valores, computamos a distribuição de probabilidade do tamanho de avalanche $P(s)$ e plotamos gráficos de $1 - C(s)$, onde $C(s)$ é a distribuição de probabilidade cumulativa de tamanho de avalanche dada por

$$C(s) = \sum_{s'=1}^s P(s') \simeq \int_0^s P(s') ds'. \quad (3.9)$$

Em um sistema crítico, deve-se obter $P(s) \sim s^{-3/2}$. É fácil ver que isso é equivalente a $1 - C(s) \sim s^{-1/2}$.

Na Fig. 30, nós plotamos $1 - C(s)$ para $N = 128000$ com três valores de ε : $\varepsilon = 1$, $\varepsilon = \varepsilon_c(128000) = 3,02$ e $\varepsilon = 8$. Para $\varepsilon = 1$, o sistema está na região subcrítica para N grande, como pode ser observado através dos valores de λ^* para $\varepsilon = 1$ na Fig. 13(d). Para $\varepsilon = \varepsilon_c(128000) = 3,02$, o sistema é exatamente crítico, já que esse é o valor de ε dado pelo ajuste fino, que escalona com o tamanho do sistema, descrito na seção 3.5.2. Para $\varepsilon = 8$, o sistema está na região que é crítica para N grande. Observe, na Fig. 13(d), que, para esse valor de ε , o sistema é supercrítico para valores intermediários de N e fica cada vez mais próximo da criticalidade à medida que N cresce. Os outros parâmetros da Fig. 30 são $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1,0$. Vemos uma distribuição subcrítica para $\varepsilon = 1$, pois ela decai bem mais rapidamente que a curva de referência $s^{-1/2}$ em vermelho. A curva para $\varepsilon = 3,02$ é crítica, pois ela é paralela à curva de referência e decai devido a um *cut-off* que ocorre quando chegamos próximo do tamanho do sistema. Para $\varepsilon = 8$, a curva é supercrítica, o que pode ser identificado pela saliência para valores de s grandes. Isso mostra que, se tivermos exatamente $\lambda^* = 1$, obtemos uma lei de potência com expoente $-3/2$ na distribuição de tamanho de avalanche. Porém, para $\varepsilon = 8$, apesar de estarmos na região que é crítica para N grande, o sistema apresenta efeitos de tamanho finito e é supercrítico para $N = 128000$. Esses resultados estão de acordo com os resultados da seção 3.5.

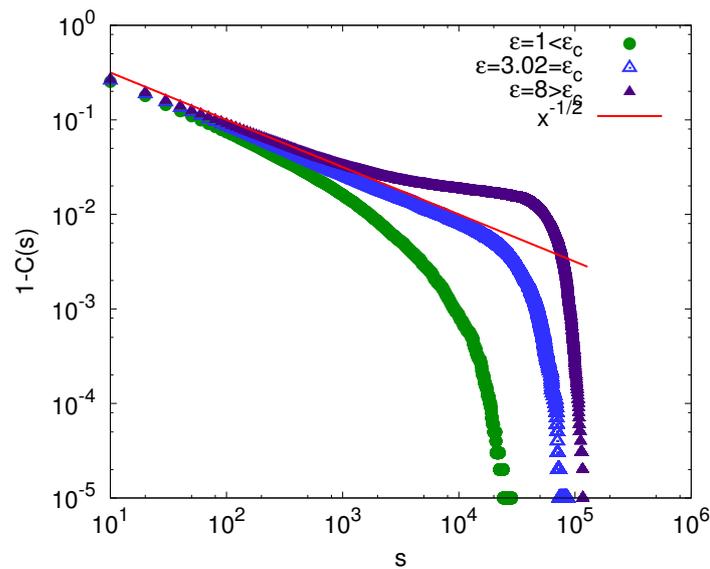


Figura 30 – Distribuição cumulativa de tamanho de avalanche para redes com dinâmica quenched com $N = 128000$. As redes são subcríticas para $\varepsilon = 1 < \varepsilon_c(128000)$, críticas para $\varepsilon = 3,02 = \varepsilon_c(128000)$ e supercríticas para $\varepsilon = 8 > \varepsilon_c(128000)$. A reta vermelha é a curva de referência $s^{-1/2}$. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$, $a = 1,0$.

Outra questão importante é se o sistema apresenta escalonamento de tamanho finito, isto é, se as distribuições de tamanho de avalanche para diferentes tamanhos da rede podem ser relacionadas umas com as outras reescalando as variáveis num modo invariante por escala. Investigamos isso plotando $1 - C(s)$ de duas maneiras: primeiro, com diferentes valores de N e $\varepsilon = 8$ fixo e, segundo, com $\varepsilon = \varepsilon_c(N) = 0,06N^{1/3}$ (ou, equivalentemente, $\varepsilon = 0,06$ e $a = 2/3$). Escolhemos $\varepsilon = 8$, porque esse é um valor que é crítico no limite que $N \rightarrow \infty$ e está próximo da criticalidade para N finito, e escolhemos $\varepsilon = \varepsilon_c(N) = 0,06N^{1/3}$, porque esse é o ajuste fino que coloca o sistema na criticalidade com N finito, com distribuições de $\lambda(t)$ centradas em $\lambda_c = 1$ (veja a Fig. 24). Essas curvas se encontram nas Figs. 31 e 32, respectivamente. Os valores de N variam de 4000 a 128000 e os outros parâmetros são $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$ e $u = 0,1$.

Na Fig. 31, nós vemos que todas as curvas apresentam picos para valores de s grandes e são supercríticas. Notamos também que o sistema não exibe escalonamento de tamanho finito, isto é, não é possível fazer as curvas colapsarem em uma única curva reescalando as variáveis, como esperado de um modelo que não é crítico para N finito. Por outro lado, vemos que, à medida que N aumenta, as curvas se tornam menos supercríticas, o que está de acordo com o fato de que o sistema é crítico no limite de N grande. A curva para $N = 4000$ apresenta uma queda brusca, porque terminamos avalanches maiores que 10 vezes o tamanho do sistema para que a simulação não rode indefinidamente em redes muito supercríticas como essa.

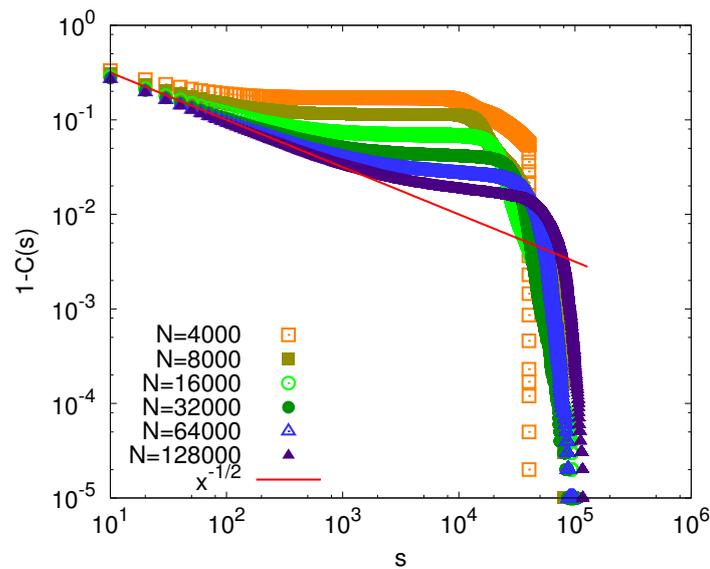


Figura 31 – Distribuição cumulativa de tamanho de avalanche para redes com dinâmica quenched com diferentes valores de N e $\varepsilon = 8$. As curvas são supercríticas e o sistema não mostra escalonamento de tamanho finito. A curva de $N = 4000$ apresenta uma queda brusca porque terminamos avalanches maiores que 10 vezes o tamanho do sistema para que a simulação não rode indefinidamente em redes supercríticas. A reta vermelha é a curva de referência $s^{-1/2}$. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

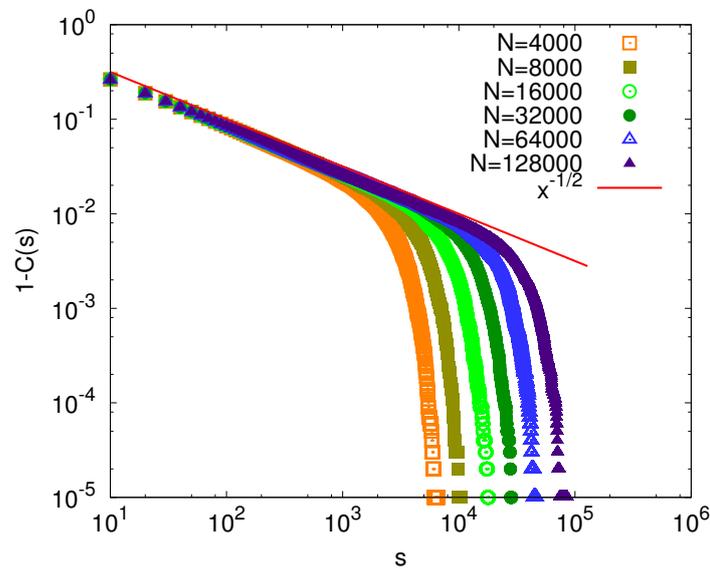


Figura 32 – Distribuição cumulativa de tamanho de avalanche para redes com dinâmica quenched com diferentes valores de N e $\varepsilon = \varepsilon_c(N) = 0,06N^{1/3}$ (ou, equivalentemente, $\varepsilon = 0,06$ e $a = 2/3$). As curvas são leis de potência com expoente $-1/2$ com um *cut-off* que depende do tamanho do sistema. Com esse ajuste fino, o sistema mostra escalonamento de tamanho finito. A reta vermelha é a curva de referência $s^{-1/2}$. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$ e $u = 0,1$.

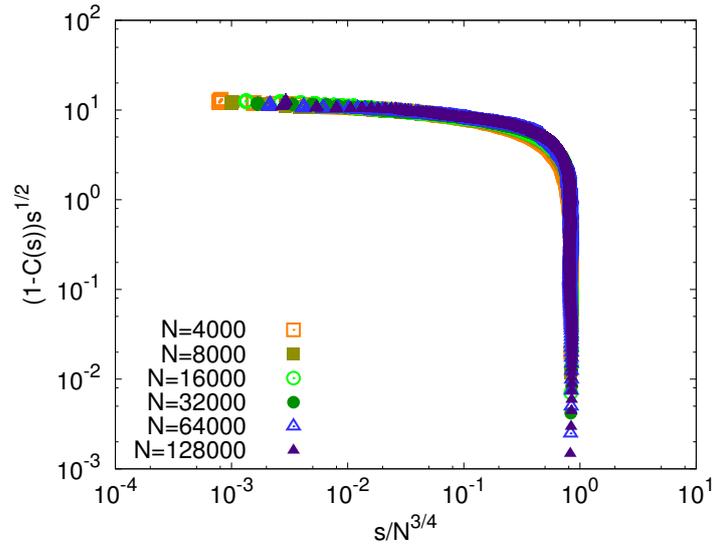


Figura 33 – Distribuições cumulativas de tamanho de avalanche, com diferentes valores de N e $\varepsilon = \varepsilon_c(N) = 0,06N^{1/3}$ (ou, equivalentemente, $\varepsilon = 0,06$ e $a = 2/3$), colapsadas em uma única curva. O *cut-off* das distribuições é proporcional a $N^{3/4}$. Parâmetros: $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$ e $u = 0,1$.

Na Fig. 32, nós vemos que, com o ajuste fino, as distribuições são bem aproximadas por leis de potência e o sistema mostra escalonamento de tamanho finito. Ou seja, as distribuições $1 - C(s)$ podem ser escritas como um termo proporcional a $s^{-1/2}$ com um *cut-off* que depende do tamanho do sistema e só some no limite de tamanho infinito. Foi encontrado que esse *cut-off* é proporcional a $N^{3/4}$ (COSTA; COPELLI; KINOCHI, 2015). Podemos ver que as curvas são constantes e colapsam exatamente uma na outra quando plotamos, na Fig. 33, $(1 - C(s))s^{-1/2}$ versus $s/N^{3/4}$. Os parâmetros utilizados são os mesmos da Fig. 32.

Então, podemos concluir que, para que o modelo apresente leis de potência nas distribuições de tamanho de avalanche com tamanho finito e apresente escalonamento de tamanho finito, é necessário fazer um ajuste fino dos parâmetros que escalona com o tamanho do sistema, assim como em modelos de SOqC.

3.8 Estímulo Externo

Nesta seção, simulamos a rede com dinâmica quenched com um estímulo de Poisson que faz com que cada neurônio dispare com uma taxa r , simulando um estímulo externo de uma rede neural. A maneira como esse estímulo é colocado na rede foi descrita na seção 2.2.5. Em todas as simulações desta seção utilizamos $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$. Primeiramente,

fixamos $N = 32000$ e variamos r de $10^5 \Delta t^{-1}$ até $10^0 \Delta t^{-1}$ em escala logarítmica. Repetimos isso para diferentes valores de ε entre 2^{-4} e 2^6 . As curvas para λ^* e ρ^* em função de r se encontram nas Figs. 34(a) e (b), respectivamente. Os pontos correspondem aos valores das simulações e as linhas correspondem às soluções numéricas obtidas utilizando a equação 2.40 e a equação 2.6. Note que há uma boa concordância entre a teoria e a simulação. Dessa maneira, sabemos os valores assintóticos de λ^* e ρ^* . Para r pequeno, as curvas de λ^* com $\varepsilon = 4, 16, 64$ tendem ao valor obtido nas simulações no regime de carregamento lento (equação 2.11). Os outros valores de ε correspondem às redes subcríticas no regime de carregamento lento. Para esses valores, λ^* não parece tender a uma constante para r pequeno. Isso mostra que esses sistemas dependem fortemente do estímulo, pois não atingiram o limite em que $r \rightarrow 0$ para os valores de r utilizados. Vale a pena lembrar que o regime de carregamento lento também não corresponde ao limite em que $r \rightarrow 0$ para as redes que, nesse regime, são subcríticas.

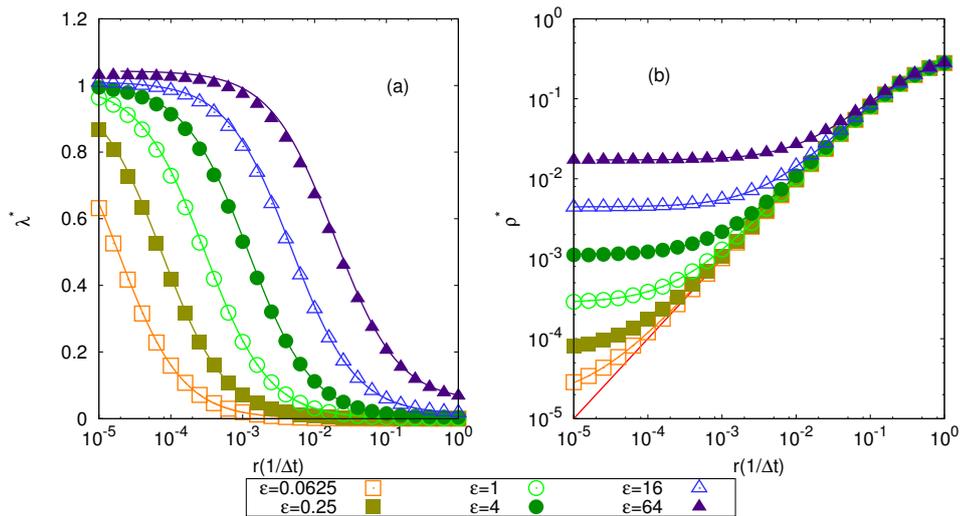


Figura 34 – (a) Curva de λ^* em função do estímulo externo r para diversos valores de ε . (b) Curva de ρ^* em função do estímulo externo r para diversos valores de ε . A curva para uma rede desacoplada aparece em vermelho. Em ambos os gráficos, os pontos são resultados de simulações e as linhas, resultados teóricos. Parâmetros: $N = 32000$, $n = 3$, $K = 10$, $A = 1, 0$, $u = 0, 1$ e $a = 1$.

As curvas de λ^* na Fig. 34(a) decrescem com o estímulo, se tornam subcríticas e tendem, quando r cresce, a valores pequenos, dados pela equação 2.42. Esses valores são próximos de zero para $\varepsilon \lesssim 16$. É possível entender a razão de λ^* diminuir com r . Isso ocorre, porque, na presença de estímulo, os neurônios disparam com frequência, e, por isso, sofrem bastante depressão sináptica e desacoplam.

Na Fig. 34(b), vemos que a curva de ρ^* tende a uma constante quando $r \rightarrow 0$. O valor

dessa constante é o previsto pela equação 2.8. Além disso, quando r cresce, as curvas assintotam a curva de resposta de uma rede desacoplada (equação 2.44), que é mostrada em vermelho, e saturam em $\rho^* = 1/3$ (já que $n = 3$), como previsto pela equação 2.41.

Agora nós mantemos $\varepsilon = 8$ e plotamos as curvas de λ^* e ρ^* em função de r para N entre 16000 e 128000. O resultado aparece na Fig. 35. Novamente os pontos correspondem aos valores das simulações e as linhas correspondem às soluções numéricas obtidas utilizando as equações 2.40 e 2.6. Também há uma excelente concordância entre teoria e simulação. Escolhemos $\varepsilon = 8$, porque é um valor próximo da criticalidade no regime de carregamento lento e gostaríamos de saber se existe algum comportamento diferente na curva de resposta nesse intervalo de parâmetros. Na Fig. 35(a), temos as curvas de λ^* . Note que elas também tendem ao valor do regime de carregamento lento para r pequeno (equação 2.11) e se tornam subcríticas quando r aumenta até tenderem a uma constante próxima de zero (equação 2.42). Da mesma maneira, a curva de ρ^* , na Fig. 35(b), tende a uma constante, para r pequeno, que está de acordo com o previsto pela equação 2.8. Quando r cresce, essas curvas também se aproximam da curva de resposta de neurônios desacoplados (equação 2.44). Ou seja, não vemos nenhum comportamento especial para redes que, no regime de carregamento lento, estão próximas da criticalidade.

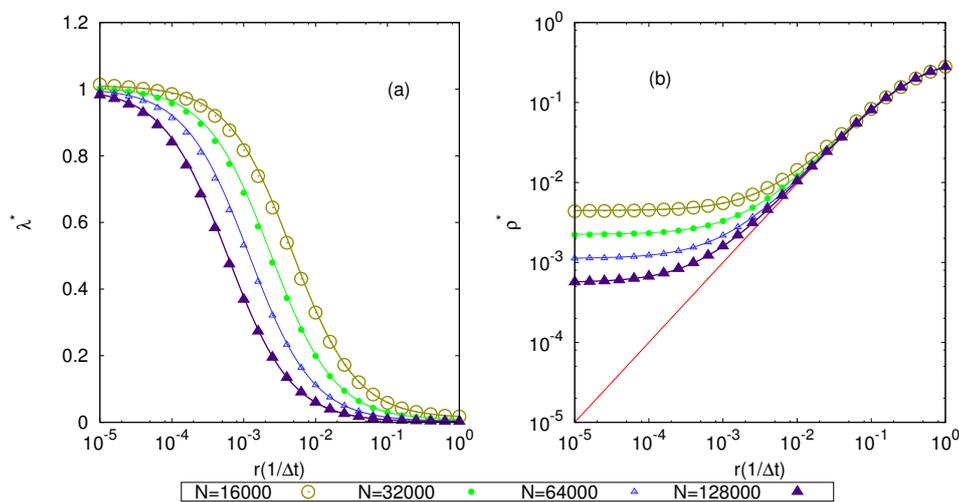


Figura 35 – (a) Curva de λ^* em função do estímulo externo r para diferentes valores de N . (b) Curva de ρ^* em função do estímulo externo r para diferentes valores de N . A curva para uma rede desacoplada aparece em vermelho. Em ambas as curvas, os pontos são resultados de simulações e as linhas resultados teóricos. Parâmetros: $\varepsilon = 8$, $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

Agora queremos saber como a faixa dinâmica varia com ε e com N . Para isso, plotamos, nas Figs. 36(a) e 37(a), as mesmas curvas das Figs. 34(b) e 35(b), só que, dessa vez, em escala

semi-log e variando r de $10^{-5}\Delta t^{-1}$ a $10^1\Delta t^{-1}$. Observe que, nessa escala, as curvas praticamente não mudam quando variamos ε e N .

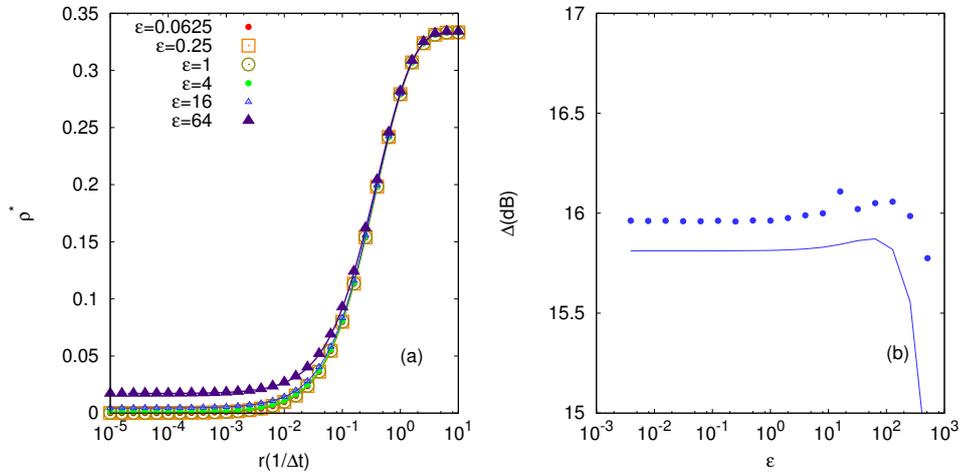


Figura 36 – (a) Curva de ρ^* em função do estímulo externo r em escala semi-log para diferentes valores de ε . (b) Curva da faixa dinâmica em função de ε . Em ambos os gráficos, os pontos são resultados de simulações e as linhas resultados teóricos. Parâmetros: $N = 32000$, $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

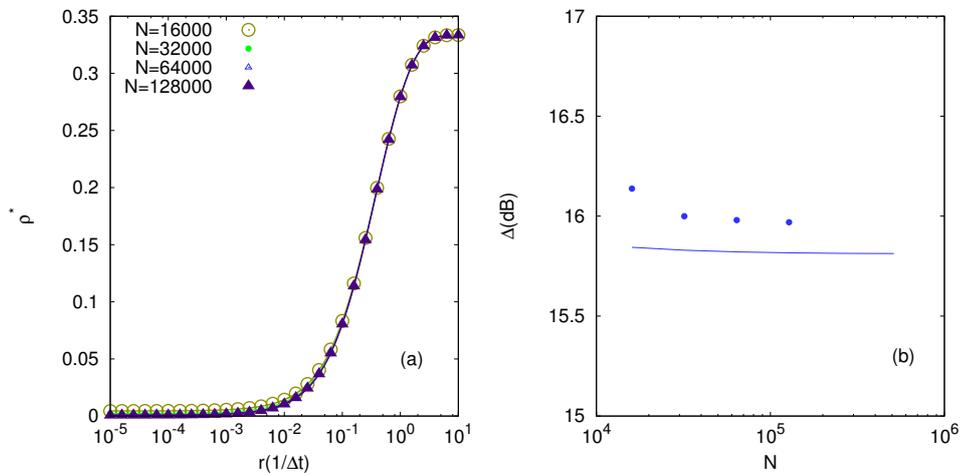


Figura 37 – (a) Curva de ρ^* em função do estímulo externo r em escala semi-log para diferentes valores de N . (b) Curva da faixa dinâmica em função de N . Em ambos os gráficos, os pontos são resultados de simulações e as linhas resultados teóricos. Parâmetros: $\varepsilon = 8$, $n = 3$, $K = 10$, $A = 1,0$, $u = 0,1$ e $a = 1$.

Como discutido na seção 1.2, a faixa dinâmica é definida de seguinte maneira: primeiro definimos a atividade máxima da rede ρ_{max} e a atividade mínima da rede ρ_0 e partir delas definimos atividades intermediárias $\rho_x = \rho_0 + x(\rho_{max} - \rho_0)$ (veja a Fig. 4(c)). As atividades 10% acima do mínimo e 90% acima do mínimo são $\rho_{0,1}$ e $\rho_{0,9}$, respectivamente. Os valores de r correspondentes a esses valores são chamados de $r_{0,1}$ e $r_{0,9}$, respectivamente. O intervalo de $r_{0,1}$

a $r_{0,9}$ é o intervalo de estímulo que pode ser robustamente codificado pela rede. A faixa dinâmica é definida como $\Delta = 10 \log(r_{0,9}/r_{0,1})$ e é medida em decibéis. Se quisermos obter o valor da faixa dinâmica segundo a análise de campo médio, basta notar que ρ_0 é dado pela equação 2.8 e $\rho_{max} = 1/n$ (veja a equação 2.41). Com esses valores, calculamos $\rho_{0,1}$ e $\rho_{0,9}$ que, substituindo na equação 2.40, dão $r_{0,1}$ e $r_{0,9}$, respectivamente. A partir desses valores, obtemos Δ .

As curvas da faixa dinâmica em função de ε e em função de N se encontram nas Figs. 36(b) e 37(b), respectivamente. Os pontos correspondem aos valores obtidos a partir das simulações e as linhas correspondem aos resultados teóricos. Na Fig. 36(b), incluímos valores de ε de 2^{-8} até 2^9 . A faixa dinâmica se mantém praticamente constante quando variamos os parâmetros. Isso acontece, porque, independentemente do tamanho da rede e da velocidade de carregamento das sinapses, ela tende a uma rede desacoplada quando o estímulo é introduzido. Logo, vemos que o modelo CCK falha completamente em reproduzir a otimização da faixa dinâmica exibida pelo modelo KC. Em outras palavras, esperava-se que, no intervalo de parâmetros em que, na ausência de estímulo, o sistema está próximo criticalidade, o modelo CCK exibisse uma faixa dinâmica ótima, entretanto isso não ocorre. Esse é um resultado curioso do modelo. Por um lado, ele pode enfraquecer o modelo, já que se espera que uma rede neuronal real funcione em um regime onde a faixa dinâmica é otimizada. Por outro lado, ainda resta saber se redes neuronais reais se tornam subcríticas na presença de estímulos ou se existem outros mecanismos de adaptação sináptica que impedem que a rede se torne subcrítica para estímulos fortes.

4 Conclusão

Nós constatamos que a condição de criticalidade da rede com dinâmica quenched é $\lambda^* = \lambda_c = 1$, e não $\sigma^* = \sigma_c = 1$, de acordo com o que foi mostrado por Larremore *et al.* (LARREMORE; SHEW; RESTREPO, 2011). Contudo há uma relação entre $\sigma(t)$ e $\lambda(t)$: $\lambda(t) = \eta(t)\sigma(t)$, onde o coeficiente de correlação $\eta(t)$ pode ser maior ou menor que um, dependendo do tipo de correlação entre as sinapses entrando e saindo de um neurônio. O parâmetro de ramificação σ^* é um bom parâmetro de controle apenas para redes com dinâmica annealed, onde correlações são destruídas por construção.

No nosso caso, achamos uma correlação negativa no estado estacionário da rede com dinâmica quenched, implicando em $\eta(t) < 1$ e $\lambda(t) < \sigma(t)$. Isso acontece, porque os neurônios com um somatório grande de sinapses entrando disparam mais e, por isso, suas sinapses saindo são mais deprimidas. Por outro lado, neurônios com um somatório pequeno de sinapses entrando disparam pouco e, por isso, suas sinapses são pouco deprimidas. Obviamente esse cenário não é estático, os valores de σ_i^{in} e σ_i^{out} variam com o tempo e um pode ser maior que o outro em um momento e ser menor do que o outro em outro momento. Dessa maneira, $\eta(t)$, que depende da correlação dos σ_i^{in} e σ_i^{out} no instante t , varia no tempo e devemos considerar uma média desses valores para obter a relação entre σ^* e λ^* .

Também mostramos que o modelo CCK com dinâmicas annealed e quenched tem dois aspectos diferentes e independentes, auto-organização e criticalidade. Em relação à auto-organização, temos que o parâmetro $\lambda(t)$ evolui de um valor inicial para um regime estacionário, onde ele oscila em torno de um valor médio λ^* . Esse valor de λ^* depende dos parâmetros do sistema e não é necessariamente o valor crítico.

Em relação à criticalidade, as nossas simulações mostram que, para alguns valores dos parâmetros, a rede é supercrítica e se aproxima da criticalidade à medida que N cresce, e, para outros valores, a rede é subcrítica ou se torna subcrítica à medida que N cresce. Concluimos, então, que, para $a > 0$, o espaço de parâmetros $(A, \varepsilon, u, K, n)$ é dividido em dois hipervolumes semi-infinitos de dimensão 5: um subcrítico quando $N \rightarrow \infty$ e o outro crítico quando $N \rightarrow \infty$. Nesse limite, não há parâmetros que produzam atividade supercrítica. Isso é corroborado pela análise de campo médio (equação 2.14) que diz que a dependência com todos os parâmetros some para altos valores de N . Para baixos valores de ε e A e altos valores de u , a equação 2.14

não é mais válida, já que o limite de carregamento lento não pode ser considerado como tendo $r = 0$, e, por isso, temos redes subcríticas.

Podemos nos questionar se esse mecanismo é suficiente para justificar a criticalidade observada em experimentos. Como, em redes de neurônios reais, o número de unidades comumente ultrapassa 10^6 , podemos argumentar que estamos perto o suficiente do regime crítico e seria necessário apenas um ajuste grosso, e não um ajuste fino, para colocar o sistema na criticalidade. Por outro lado, é possível que sistemas biológicos sejam levemente supercríticos, assim como o nosso modelo com valores de N menores ou com $a = 0$, e que a suposta supercriticalidade das avalanches seja mascarada pelos experimentos padrões, que são feitos com poucos eletrodos. Curiosamente, superavalanches, também chamadas de dragões reis, e supercriticalidade também foram observadas em experimentos (ARCANGELIS, 2012).

Vimos também que o sistema flutua em torno de um valor médio no estado estacionário. Teoricamente isso ocorre, porque o sistema está próximo de uma bifurcação de Neimark-Sacker, e é possível calcular a frequência característica das oscilações. As nossas simulações da rede com dinâmica quenched nos convencem de que, para $a > 0$, as flutuações de $\lambda(t)$ em torno de λ^* vão para zero à medida que N cresce. Isso difere fortemente do que foi encontrado no modelo LHG e não está claro o que causa essa diferença nos modelos. Uma possível explicação para o desaparecimento das flutuações no nosso modelo é que tanto a dissipação quanto o carregamento se anulam no limite termodinâmico e, por isso, nesse limite, o sistema não faz grandes excursões nas fases ativa e absorvente e é conservativo em média. Quando $a = 0$, no nosso modelo, temos um comportamento curioso: as flutuações parecem sumir no limite termodinâmico, mas isso ocorre cada vez mais lentamente ao nos aproximarmos do ponto crítico e da bifurcação de Neimark-Sacker. Esse caso será abordado com mais detalhes em trabalhos futuros.

É importante notar que a distribuição de probabilidade dos σ_i , $P(\sigma_i)$, não afina à medida que N cresce. Esses fatos não estão em contradição. $\sigma(t)$ é a média entre os sítios dos σ_i . Se $\sigma(t)$ flutua bastante no tempo, significa que a distribuição $P(\sigma_i)$ como um todo também oscila bastante, para que a média oscile. Se $\sigma(t)$ tem uma flutuação pequena no tempo, significa que a média da distribuição $P(\sigma_i)$ não oscila muito, mas não significa que ela não tem uma distribuição espacial ampla. A distribuição ampla dos σ_i mostra que esse modelo tem diversidade suficiente nas sinapses para imitar redes biológicas reais.

Por outro lado, observamos, tanto através dos histogramas de $P(\lambda(t))$ quanto pela

distribuição que tamanho de avalanches da rede com dinâmica quenched, que o modelo apresenta efeitos de tamanho finito. Isso significa que, apesar do sistema ser crítico no limite termodinâmico para um amplo espaço do intervalo de parâmetros, nesse espaço do intervalo de parâmetros, as redes são supercríticas quando N é finito. É necessário fazer um ajuste fino que escalona com o tamanho do sistema para obter a criticalidade com tamanho finito.

Encontramos uma transição de fase contínua e absorvente, no modelo com dinâmica quenched, na classe de universalidade de percolação direcionada com λ^* como parâmetro de controle. Sabemos que modelos de SOqC estão na classe de universalidade de percolação dinâmica (BONACHELA; MUÑOZ, 2009; BONACHELA et al., 2010) e isso mostra que a transição de fase pertinente para o modelo com dinâmica quenched é a mesma que a de modelos de SOC (DICKMAN et al., 2000). Essa propriedade do modelo CCK com dinâmica quenched difere também do que foi encontrado no modelo LHG.

Sabemos que o modelo CCK com dinâmica quenched não é conservativo e, por isso, deveria ser considerado um modelo de SOqC. Mas nós vimos que:

- A) As flutuações em torno de λ^* somem no limite termodinâmico como em modelos de SOC.
- B) A transição de fase é contínua e absorvente na classe de universalidade de percolação direcionada como em modelos de SOC.
- C) O sistema é crítico no limite termodinâmico para um amplo intervalo do espaço de parâmetros, mas precisa de um ajuste fino para que seja crítico com N finito e para que exiba escalonamento de tamanho finito, como em modelos de SOqC.

Ou seja, dos três critérios necessários para que a rede seja considerado SOqC ela exibe apenas um. A partir daí, é uma questão de definição dizer se o modelo CCK exibe SOC ou não, mas devido as propriedades obtidas vemos que ele está próximo dos modelo de SOC, apesar de ser não-conservativo. Os resultados descritos acima foram publicados recentemente (CAMPOS et al., 2017).

Por último, nós introduzimos um estímulo externo e medimos a curva de resposta da rede com dinâmica quenched. Foi observado que a criticalidade do sistema não é robusta com relação à introdução desse estímulo. Dessa maneira, a faixa dinâmica do sistema não é otimizada para o intervalo de parâmetros em que, no regime de carregamento lento, se está próximo

da criticalidade. Isso ocorre porque, na presença de estímulo, os neurônios disparam mais e a depressão sináptica aumenta consideravelmente, desacoplando a rede. Assim, independentemente dos parâmetros utilizados, a curva de resposta da rede se aproxima da curva de resposta de uma rede de neurônios desacoplados. Portanto, o modelo CCK falha completamente em reproduzir a Lei de Stevens e a otimização da faixa dinâmica, fenômenos que foram obtidos no modelo KC e observados em experimentos. Esse é um resultado que enfraquece bastante o modelo, porém é possível que, na presença de estímulos, uma rede neuronal real realmente se torne subcrítica ou que existam outros mecanismos sinápticos capazes de impedir que isso ocorra. Portanto, uma grande pergunta fica em aberto: existe algum mecanismo sináptico capaz de organizar uma rede de neurônios em um estado crítico e de reproduzir uma curva de resposta de neurônios reais?

Existem outras questões em aberto sobre esse modelo e que podem ser exploradas em trabalhos futuros. Podemos estudar diferentes topologias do modelo CCK e ver se as flutuações do modelo em torno do estado crítico ainda vão para zero no limite termodinâmico. Duas topologia interessantes de serem estudadas são a topologia de grafo completo, utilizada no modelo LHG, e uma topologia intermediária entre o modelo LHG e o modelo CCK, em que o número de sinapses saindo de uma neurônio é uma fração p do número de sítios. Podemos, também, fazer o inverso e mudar a topologia do modelo LHG para uma topologia de grafo aleatório com apenas K vizinhos por neurônio e ver se as flutuações do sistema em torno do ponto crítico desse sistema vão para zero no limite termodinâmico.

Também não foi explorado neste trabalho a influência de inibição na rede. Neurônios inibitórios compõem boa parte dos neurônios presentes no cérebro e são responsáveis por regular a atividade dos neurônios excitatórios e é necessário levá-los em consideração em um modelo realístico de redes neurais.

Referências

- ARCANGELIS, L. D. Are dragon-king neuronal avalanches dungeons for self-organized brain activity? *The European Physical Journal-Special Topics*, v. 205, n. 1, p. 243–257, 2012.
- BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality: An explanation of the $1/f$ noise. *Physical Review Letters*, v. 59, n. 4, p. 381, 1987.
- BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *Journal of Neuroscience*, v. 23, n. 35, p. 11167–11177, 2003.
- BONACHELA, J. A. et al. Self-organization without conservation: are neuronal avalanches generically critical? *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, v. 2010, n. 02, p. P02015, 2010.
- BONACHELA, J. A.; MUÑOZ, M. A. Self-organization without conservation: true or just apparent scale-invariance? *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, v. 2009, n. 09, p. P09009, 2009.
- BROCHINI, L. et al. Phase transitions and self-organized criticality in networks of stochastic spiking neurons. *Scientific Reports*, v. 6, 2016.
- CAMPOS, J. G. F. et al. Correlations induced by depressing synapses in critically self-organized networks with quenched dynamics. *Physical Review E*, v. 95, n. 4, p. 042303, 2017.
- CHIALVO, D. R. Emergent complex neural dynamics. *Nature Physics*, v. 6, n. 10, p. 744–750, 2010.
- COSTA, A. de A.; COPELLI, M.; KINOUCI, O. Can dynamical synapses produce true self-organized criticality? *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, v. 2015, n. 6, p. P06004, 2015.
- DICKMAN, R. et al. Paths to self-organized criticality. *Brazilian Journal of Physics*, v. 30, p. 27–41, 2000.
- FURTADO, L. S.; COPELLI, M. Response of electrically coupled spiking neurons: A cellular automaton approach. *Physical Review E*, v. 73, p. 011907, 2006.
- HARRIS, T. E. *The Theory of Branching Processes*. Berlin Heidelberg: Springer, 1963.
- HODGKIN, A. L.; HUXLEY, A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of Physiology*, v. 117, n. 4, p. 500–544, 1952.
- JENSEN, H. J. *Self-Organized Criticality: Emergent Complex Behavior in Physical and Biological Systems*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- KANDEL, E. R. et al. *Principles of Neural Science*. New York: McGraw-Hill, 2013. v. 5.
- KINOUCI, O.; COPELLI, M. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. *Nature Physics*, v. 2, n. 5, p. 348–351, 2006.

- KOCH, C. *Biophysics of computation: information processing in single neurons*. Oxford: Oxford University Press, 2004.
- KUZNETSOV, Y. *Elements of Applied Bifurcation Theory*. Berlin Heidelberg: Springer, 2004.
- LARREMORE, D. B. et al. Statistical properties of avalanches in networks. *Physical Review E*, v. 85, n. 6, p. 066131, 2012.
- LARREMORE, D. B.; SHEW, W. L.; RESTREPO, J. G. Predicting criticality and dynamic range in complex networks: effects of topology. *Physical Review Letters*, v. 106, n. 5, p. 58101, 2011.
- LEVINA, A.; HERRMANN, J. M.; GEISEL, T. Dynamical synapses causing self-organized criticality in neural networks. *Nature Physics*, v. 3, n. 12, p. 857–860, 2007.
- MARKRAM, H.; TSODYKS, M. Redistribution of synaptic efficacy between neocortical pyramidal neurons. *Nature*, v. 382, n. 6594, p. 807, 1996.
- RESTREPO, J. G. et al. Approximating the largest eigenvalue of network adjacency matrices. *Physical Review E*, v. 76, n. 5, p. 56119–56119, 2007.
- ROZENBLIT, F.; COPELLI, M. Collective oscillations of excitable elements: order parameters, bistability and the role of stochasticity. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, v. 2011, n. 01, p. P01012, 2011.
- SHEW, W. L.; PLENZ, D. The functional benefits of criticality in the cortex. *The Neuroscientist*, v. 19, n. 1, p. 88–100, 2013.
- SHEW, W. L. et al. Neuronal avalanches imply maximum dynamic range in cortical networks at criticality. *Journal of Neuroscience*, v. 29, n. 49, p. 15595–15600, 2009.
- SHEW, W. L. et al. Information capacity and transmission are maximized in balanced cortical networks with neuronal avalanches. *Journal of Neuroscience*, v. 31, n. 1, p. 55–63, 2011.