



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

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**DA EPIDEMIOLOGIA PARA A NEUROCIÊNCIA: ENTENDENDO
NEURÔNIOS DISPARANTES ACOPLADOS ELETRICAMENTE
ATRAVÉS DO MODELO SIRS ESTOCÁSTICO NA REDE
HIPERCÚBICA**

por

Vladimir Ramos Vitorino de Assis

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Departamento de Física da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Física.

Banca Examinadora:

Prof. Mauro Copelli Lopes da Silva (Orientador – UFPE)

Prof. Marcelo Andrade de Filgueiras Gomes (DF – UFPE)

Prof. Ronald Dickman (DF – UFMG)

Recife – PE, Brasil
Julho - 2006

Assis, Vladimir Ramos Vitorino de
Da epidemiologia para a neurociência: entendendo
Neurônios disparantes acoplados eletricamente através do
Modelo sirs estocástico na rede hipercúbica / Vladimir
Ramos Vitorino de Assis. – Recife: O autor, 2006.
xiii, 66 folhas: il., fig.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Pernambuco. CCEN. Física, 2006.

Inclui bibliografia e apêndice.

1. Mecânica estatística. 2. Sistemas complexos. 3.
Biofísica. 4. Modelo epidêmico. 5. Transição de fase de não-
Equilíbrio. I. Título

530.13

CDD (22.ed.)

FQ2006-006



Universidade Federal de Pernambuco
 Departamento de Física – CCEN
 Programa de Pós-Graduação em Física
 Cidade Universitária - 50570-901 Recife PE Brasil
 Fone (+55 81) 2126-8449/2126-8450 - Fax (+55 81) 3271-6359
<http://www.dcf.ufpe.br/pg> e-mail: posgrad@df.ufpe.br

Parecer da Banca Examinadora de Defesa de Dissertação de Mestrado

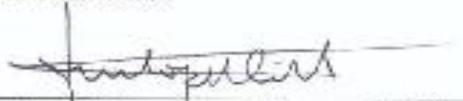
Vladimir Ramos Vitorino de Assis

DA EPIDEMIOLOGIA PARA A NEUROCIÊNCIA: ENTENDENDO NEURÔNIOS DISPARANTES ACOPLADOS ELETRICAMENTE ATRAVÉS DO MODELO SIRS ESTOCÁSTICO NA REDE HIPERCÚBICA

A Banca Examinadora composta pelos Professores Mauro Copelli Lopes da Silva (Presidente e Orientador), Marcelo Andrade de Filgueiras Gomes, ambos da Universidade Federal de Pernambuco e o professor Ronald Dickman da Universidade Federal de Minas Gerais, consideram o candidato:

Aprovado com Distinção () Aprovado () Reprovado

Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Física do Departamento de Física do Centro de Ciências Exatas e da Natureza da Universidade Federal de Pernambuco em vinte e oito de julho de 2006.


 Prof. Mauro Copelli Lopes da Silva
 Presidente e Orientador


 Prof. Ronald Dickman


 Prof. Marcelo A. de Filgueiras Gomes

Àqueles que, praticamente, me obrigaram a ter, pelo menos, o pouco sucesso profissional que tenho na vida: meu pai, Pedro (in Memoriam), minha mãe, Joselita e minhas irmãs, Maristella e Sionara.

Agradecimentos

A meu pai, Pedro (*in Memoriam*), minha mãe, Joselita e minhas irmãs, Maristella e Sionara, por terem feito toda a pressão necessária para que eu estudasse, desde a epigênese de minha infância, além de terem-me ensinado as matérias do colégio, sempre que precisei, e por terem sido uma ótima família para mim. E, ao grande amigo Sebastião, que sempre me apoiou, quando precisei.

Ao professor Mauro Copelli, pela excelente e “*infinitamente*” paciente orientação. Durante esses dois anos de Mestrado, tentei, exaustivamente, esgotar sua paciência, mas nunca tive sucesso.

Aos meus colegas, Antonio da Cruz (O Painho Guerreiro, ou melhor, até agora, o pai mais “*fresco*” do DF, no bom sentido, é claro) e Miguel Roa (M. A. D. Roa, ou melhor, Roa—O Louco), pela amizade e pelo apoio técnico e moral na realização desta Dissertação.

Aos companheiros de moradia: Glendo Guimarães (bacurim) e Maxwell Nogueira (fule-*rage*), pela amizade.

Aos amigos que estudaram em grupo comigo para as cadeiras do Mestrado: Glendo Guimarães, Antonio da Cruz e Miguel Roa.

Aos amigos que leram alguma parte de minha Dissertação, que corrigiram os erros grosseiros para que o meu orientador não os visse e que deram boas sugestões: Miguel Roa, Antonio da Cruz, Tiago Macedo, Glendo Guimarães e Gerson Cortes (*capivara*).

Aos professores Silvio C. Ferreira Junior e Jaewook Joo, por, mesmo sem terem-me conhecido pessoalmente, terem respondido a todas as minhas dúvidas, via correio eletrônico.

À Vânia, ao Marcos e à Rejane, pelo apoio, quando cheguei a Recife.

À CAPES, por ter garantido minha sobrevivência durante esses dois anos de Mestrado.

Aos professores Simon A. Levin, Iwan Jensen e Sergei Obukhov, por terem-me enviado todas as referências que pedi.

Aos professores Marcelo Gomes (DF-UFPE) e Ronald Dickman (DF-UFMG), por terem aceitado o convite para participar da banca de defesa desta Dissertação.

Ao Hallan, ao Tiago, ao Washinton, ao Gustavo e ao Pedro, por terem feito a adminis-

tração da rede de computadores dos laboratórios de Física Estatística e Sistemas Complexos, gratuitamente. É bom ressaltar que a contratação desse serviço seria caríssima.

À Priscila Silva, por ter-me cedido gentilmente seu grampeador e os grampos.

Ao professor Osame Kinouchi, por ter-me dado um bom esclarecimento sobre Psicofísica, além de ter-me dito onde encontrar mais detalhes sobre o assunto.

À tia Jandira, por, dentre muitas outras coisas, ter corrigido os erros de Português desta Dissertação.

Aos professores que me ensinaram nas cadeiras do Mestrado, José Roberto Rios Leite, Sergio Galvão Coutinho e Flavio Menezes de Aguiar.

Aos funcionários do DF: os encarregados da limpeza, por fazerem habitável as salas, ao Ivo, por ter feito rapidamente as cópias que pedi, aos funcionários do almoxarifado e ao pessoal técnico encarregado de manter as luzes acesas.

Aos amigos que conheci no DF: Douglas (“Uh, uh...”), Fredson, Augusto Marion, Renê, Fernando (negão), Diego (colombiano), Bernado, Diego (gaúcho), Leonardo (“tudo bonzinho?”), Antonio Cioba (O Peixe), Eroni, Danievertton (Dani e Everton), Carolina, Lincoln, Rogerio, Juliana, Karlinha e Laura. Peço desculpas àqueles que eu tiver esquecido.

A todos os professores e funcionários do Departamento de Física da Universidade Federal de Pernambuco, por fazerem desse Departamento um centro de excelência.

O “puro espírito” é uma pura estupidez: se retirarmos o sistema nervoso e os sentidos, o chamado “invólucro mortal”, o resto é um erro de cálculo – e isso é tudo!...

— FRIEDRICH NIETZSCHE — *O ANTICRISTO*

Resumo

A função de resposta de neurônios disparantes sensoriais individuais (taxa de disparo versus intensidade de estímulo) tem uma faixa dinâmica pequena. Por exemplo, em neurônios sensoriais do olfato, somente ~ 10 dB de intensidade de estímulo podem ser razoavelmente codificados, se a saturação e o ruído de baixo estímulo forem desprezados. Isso está em completo contraste com a grande faixa dinâmica observada no próximo passo sináptico: a resposta dos glomérulos e das células mitrais do olfato pode ter faixa dinâmica duas vezes maior. Há evidência experimental de que o acoplamento elétrico entre neurônios (via junções de abertura ou interações efáticas) pode ser responsável por essa melhora da faixa dinâmica. Para calcular o efeito do acoplamento elétrico na resposta coletiva de neurônios disparantes, estudamos o modelo epidêmico SIRS estocástico na rede hipercúbica e reinterpretamos os estados suscetível-infectado-recuperado-suscetível, como polarizado-disparando-refratário-polarizado, respectivamente. Estendemos o modelo recentemente estudado por Jaewook Joo e Joel L. Lebowitz [1], introduzindo um estímulo sensorial externo (que, no contexto epidemiológico, acrescenta uma taxa de infecção espontânea). Fizemos os cálculos analíticos da aproximação de campo médio simples e da aproximação de pares, bem como simulações numéricas. Mostramos que, devido à amplificação via ondas excitáveis, a faixa dinâmica cresce com o acoplamento elétrico até um valor crítico, acima do qual a rede apresenta atividade auto-sustentada. Acima da criticalidade, a faixa dinâmica diminui com o acoplamento elétrico, porque a atividade auto-sustentada mascara o baixo estímulo. A maior faixa dinâmica é, então, obtida precisamente na transição de fase de não-equilíbrio, fornecendo um exemplo bem definido de processamento ótimo na criticalidade. Além disso, o valor máximo da faixa dinâmica para a rede hipercúbica d -dimensional diminui com d .

Palavras-chave: faixa dinâmica, acoplamento elétrico, modelo epidêmico, criticalidade, Neurociência

Abstract

The response function of individual sensory spiking neurons (firing rate vs. stimulus intensity) has a small dynamic range. For example, in olfactory sensory neurons, only ~ 10 dB of stimulus intensity can be reasonably coded, if saturation and low-stimulus noise were to be avoided. This is in stark contrast with the large dynamic range observed in the next synaptic step: the response of olfactory glomeruli and mitral cells can have dynamic ranges twice as large. There is experimental evidence that electrical coupling among neurons (either via gap junctions or ephaptic interactions) could be responsible for this enhancement of dynamic range. In order to evaluate the effect of electric coupling in the collective response of spiking neurons, we study the stochastic SIRS epidemic model on the hypercubic lattice and reinterpret the Susceptible-Infected-Recovered-Susceptible states as Quiescent-Firing-Refractory-Quiescent, respectively. We extend the model recently studied by Jaewook Joo and Joel L. Lebowitz [1] by introducing an external sensory stimulus (which, in the epidemiological context, amounts to a spontaneous infection rate). We perform mean field calculations at the single-site and pair levels, as well as simulations. We show that, due to amplification via excitable waves, the dynamic range grows with the electrical coupling up to a critical value, above which the network presents self-sustained activity. Above criticality, the dynamic range decreases with the electrical coupling because self-sustained activity masks low-intensity stimulus. The largest dynamic range is therefore obtained precisely at the nonequilibrium phase transition, providing a clearcut example of optimal processing at criticality. Furthermore, the maximum value of the dynamic range for the d -dimensional hypercubic lattice decreases with d .

Keywords: dynamic range, electric coupling, epidemic model, criticality, Neuroscience

Sumário

1	Introdução	1
1.1	Neurociência Teórica	1
1.1.1	Potencial de membrana	1
1.1.2	Canais iônicos	1
1.1.3	O potencial de ação de um neurônio	2
1.1.4	Comunicação entre os neurônios	3
1.2	O problema da faixa dinâmica	6
1.2.1	Função de resposta	6
1.2.2	Definição de faixa dinâmica	8
1.2.3	Psicofísica: a lei de Stevens e a lei Weber-Fechner	9
1.2.4	Um possível papel para os acoplamentos elétricos	11
1.3	O modelo epidêmico SIRS estocástico na rede	12
1.3.1	Definição	12
1.3.2	A aplicação à Neurociência	14
2	A aproximação de campo médio simples	18
2.1	Solução exata para sítios isolados	18
2.2	Neurônios acoplados	23
2.3	Curvas de resposta	26
2.4	Faixa dinâmica	29
3	A aproximação de pares	34
3.1	Curvas de resposta	45
3.2	Faixa dinâmica	48
4	Simulações	50
4.1	Curvas de resposta	54
4.2	Faixa dinâmica	56

5	Conclusões e perspectivas	59
A	Solução analítica da equação cúbica	61
	Referências Bibliográficas	63

Lista de Figuras

1.1	Sinapse elétrica	4
1.2	Junção de abertura (“ <i>gap junction</i> ”)	4
1.3	Neurônio “real” típico	5
1.4	Interação efática	5
1.5	Neurônios receptores, glomérulos e células mitrais do olfato	6
1.6	Frequência de disparo versus logaritmo da concentração de odorante no neurônio receptor do olfato, figura idêntica à original do artigo de Jean-Pierre Rospars <i>et al.</i> [10]	7
1.7	Cada curva de resposta mostra a atividade de um módulo glomerular individual diferente em função do mesmo estímulo olfativo. Essa figura é idêntica à original do artigo de Rainer W. Friedrich e Sigrun I. Korsching [12].	8
1.8	Diagrama da faixa dinâmica	9
1.9	Magnitude estimada versus nível de pressão sonora em decibéis ($m = 0,6$)	11
1.10	Magnitude estimada versus luminosidade em decibéis ($m = 0,5$)	11
1.11	Figura que representa a discretização que fizemos no potencial de ação	15
1.12	Figura que ilustra as mudanças de estado de um neurônio de acordo com as taxas de transição que aparecem em (1.7)	16
2.1	(a) Espaço de fase, (b) plano de fase e (c) evolução temporal de $P_t(I)$ para $\gamma = 1$, $r = 2$, $P_0(S) = 1$ e $P_0(I) = 0$	22
2.2	Curvas de resposta (taxa média de disparo versus taxa de estímulo) para $\gamma = 1$ de $\sigma = 0$ até 2 (em intervalos de 0,2) com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear (detalhe: atividade estacionária espontânea ($r = 0$) da rede de neurônios versus razão de ramificação)	27
2.3	O mesmo que a figura 2.2, com escalas horizontal e vertical logarítmicas	28

- 2.4 Curvas de resposta experimentais [34] normalizadas (taxa de disparo versus intensidade luminosa) de células ganglionares centrais da retina de rato. Os círculos preenchidos (abertos) são para rato WT (Cx36-KO). A curva contínua (pontilhada) é a ACMS para $\sigma = 0,8$ e $\gamma = 0,012$ ($\sigma = 0$ e $\gamma = 0,4$). Experiência feita *in vitro*. Detalhe: Curva de resposta experimental normalizada (taxa de disparo versus intensidade luminosa) de células ganglionares centrais da retina de rato WT (círculos) e função de r da forma Kr^m (curva), onde $m = 0,58$ (esse expoente é obtido graficamente). 29
- 2.5 Faixa dinâmica versus razão de ramificação para a ACMS 30
- 2.6 Comparação da nossa faixa dinâmica na ACMS com os resultados de O. Kinouchi e M. Copelli [13] 32
- 3.1 (a) Raízes de (3.36) em função de λ , (b) evolução temporal de $P_t(I)$ para $\lambda = 1$ (subcrítico) e (c) evolução temporal de $P_t(I)$ para $\lambda = 3$ (supercrítico). Os três gráficos foram feitos para uma dimensão ($d = 1$), $\gamma = 1$ e $r = 0$. Observe-se que, de (3.40), para esses valores de d e γ temos que $\lambda_c = 2$. 40
- 3.2 (a) Raízes de (3.31) em função de r , em escala logarítmica na horizontal e linear na vertical, (b) evolução temporal de $P_t(I)$ para $r = 10^{-2}$ e (c) evolução temporal de $P_t(I)$ para $r = 10^0$. Os gráficos dessa figura foram feitos para uma dimensão ($d = 1$), $\gamma = 1$ e $\lambda = 2$. 42
- 3.3 $K(d)$ versus d para $\gamma = 1$, com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear 44
- 3.4 Curvas de resposta (taxa média de disparo versus taxa de estímulo) para $\gamma = 1$ de $\lambda = 0$ até $2\lambda_c$ (em intervalos de $0,2\lambda_c$) com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear para uma e duas dimensões (detalhes: atividade estacionária espontânea ($r = 0$) da rede de neurônios versus λ) 46
- 3.5 O mesmo que a figura 3.4, com escalas horizontal e vertical logarítmicas 47
- 3.6 (a) Curvas de resposta na criticalidade, com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear para $\gamma = 1$, (b) o mesmo que (a) com escala vertical logarítmica 48
- 3.7 Comparação de Δ versus λ/λ_c na aproximação de pares para uma, duas e três dimensões com a ACMS para $\gamma = 1$ 49

- 4.1 Densidade instantânea de sítios disparando para uma dimensão ($d = 1$), $L = 5000$, $\gamma = 1$, $\lambda = 7,73 \approx \lambda_c$, $T = 10^5$ e $\bar{n} = 0,1$. Em todas as simulações usamos 5×10^{-7} como sendo a inclinação exigida da reta de ajuste para que o sistema esteja no estado estacionário. No lado esquerdo da figura, vemos o primeiro ajuste linear com $a = 9,347 \times 10^{-9}$ e $b = 9,219 \times 10^{-2}$, que já satisfaz a condição $a < 5 \times 10^{-7}$, portanto a média foi tirada em todos os pontos da curva $\rho(t)$, que foi dada por $\langle \rho \rangle_t = 7,587 \times 10^{-2}$. No lado direito, na primeira tentativa, temos $a_0 = 2,391 \times 10^{-6}$ e $b_0 = 2,295 \times 10^{-2}$. Após várias tentativas, descobrimos que o primeiro ponto do estado estacionário está em $t = 13256 \times \Delta t$ e os parâmetros da reta de ajuste, começando desse ponto, são $a = 4,99965 \times 10^{-7}$ e $b = 8,885 \times 10^{-2}$. Nesse caso, o valor de $\langle \rho \rangle_t$ foi de $1,090 \times 10^{-1}$. 51
- 4.2 O mesmo que 4.1 para duas dimensões ($d = 2$), $L = 100$, $\gamma = 1$, $\lambda = 0,567 \approx \lambda_c$, $T = 10^4$ e $\bar{n} = 0,1$. No lado esquerdo da figura, vemos o primeiro ajuste linear com $a = -2,135 \times 10^{-7}$ e $b = 1,323 \times 10^{-2}$ e obtivemos um valor de $\langle \rho \rangle_t$ igual a $7,973 \times 10^{-3}$. No lado direito, após várias tentativas descobrimos que o primeiro ponto do estado estacionário está em $t = 29 \times \Delta t$ e os parâmetros da reta de ajuste, começando desse ponto, são $a = 4,967 \times 10^{-7}$ e $b = 1,635 \times 10^{-2}$. Nesse caso, o valor de $\langle \rho \rangle_t$ foi de $1,694 \times 10^{-2}$. 52
- 4.3 (a) Curvas de resposta (média da densidade estacionária de neurônios disparando versus taxa de estímulo externo) em escalas horizontal e vertical logarítmicas de $\lambda = 0$ até 15 (em intervalos de 1,25) para uma dimensão ($d = 1$), $L = 5000$, $\gamma = 1$, $T = 10^5$, $\bar{n} = 0,1$ e 5 execuções (as outras curvas são indicadas pela legenda), (b) o mesmo que (a) de $\lambda = 0$ até 1,1 (em intervalos de 0,1) para duas dimensões ($d = 2$), $L = 100$ e $T = 10^4$ 55
- 4.4 O mesmo que 4.3, com escala vertical linear 55
- 4.5 (a) Curva de resposta para para uma dimensão ($d = 1$), $L = 5000$, $\gamma = 1$, $\lambda = 8,75$, $T = 10^5$, $\bar{n} = 0,1$ e 5 execuções e parâmetros relevantes para calcular a faixa dinâmica, (b) ampliação de (a) em torno do ponto $(r_{0,1}, F(r_{0,1}))$ e (c) ampliação de (a) em torno do ponto $(r_{0,9}, F(r_{0,9}))$ 56
- 4.6 Faixa dinâmica versus λ/λ_c nas simulações numéricas para uma ($d = 1$) e duas ($d = 2$) dimensões, $\gamma = 1$, $\bar{n} = 0,1$ e 5 execuções 57

- 4.7 (a) Faixa dinâmica versus λ/λ_c nas simulações numéricas para uma dimensão ($d = 1$) e $\gamma = 1$, (b) o mesmo que (a) na aproximação de pares, (c) o mesmo que (a) para duas dimensões ($d = 2$) e (d) o mesmo que (c) na aproximação de pares

CAPÍTULO 1

Introdução

1.1 Neurociência Teórica

A fim de que se possa entender a abordagem utilizada neste trabalho, para tentar explicar o comportamento de uma população de neurônios disparantes acoplados eletricamente, vamos dar, nesta seção, algum esclarecimento superficial sobre fundamentos de Neurociência Teórica.

1.1.1 Potencial de membrana

O fluxo de informações entre os neurônios é conduzido por sinais elétricos e químicos. A sinalização elétrica é particularmente importante para transferir informações rapidamente. Sinais elétricos—por exemplo: potenciais de ação¹—são produzidos por mudanças transientes na distribuição de cargas dentro e fora da célula que alteram o potencial elétrico através da membrana celular, conhecido como potencial de membrana [2].

Os neurônios mantêm uma diferença de potencial elétrico constante através da membrana plasmática, enquanto o neurônio não receber estímulo. Essa diferença de potencial é definida como potencial de repouso da membrana, que resulta da distribuição desigual dos íons nos dois lados da membrana e da permeabilidade seletiva aos íons de sódio, potássio e cloreto. Esses dois fatores atuam em conjunto para que o interior da célula fique com carga negativa com relação ao meio externo [2].

1.1.2 Canais iônicos

Canais iônicos são proteínas que se estendem transversalmente de um lado a outro da membrana celular e que permitem aos íons viajar de um lado para o outro da membrana. Os canais iônicos atuam como elementos binários, tendo condutância nula, no estado fechado, e condutância fixa diferente de zero, no estado aberto. Em geral, os canais iônicos são passivos, além

¹Veja subseção 1.1.3.

de serem seletivos a alguns íons específicos. Canais passivos são aqueles que estão sempre no estado aberto, enquanto os ativos são aqueles que, sob alguma influência externa (neurotransmissores ou voltagem suficientemente mais alta que o potencial de repouso), têm uma certa probabilidade de mudar de estado (de acordo com o estado em que se encontram e com a influência externa). Os canais iônicos passivos são primordialmente importante na manutenção do potencial de repouso da membrana—o potencial elétrico através da membrana na ausência de sinalização. A maioria dos canais ativos estão fechados, quando a membrana está em repouso. Existem, também, canais iônicos que, além de passivos, não são seletivos² [2].

1.1.3 O potencial de ação de um neurônio

Neste trabalho, concentraremos-nos somente nos neurônios disparantes. Um neurônio desse tipo, quando devidamente estimulado, sofre uma grande e rápida variação em seu potencial de membrana, conhecida como disparo [3] ou potencial de ação. O potencial de ação é conduzido, praticamente sem distorção, ao longo do axônio, que é a principal estrutura condutora do neurônio, pois o impulso é regenerado continuamente, quando se propaga no axônio. A informação levada pelo potencial de ação não é determinada pela amplitude do potencial [2]. Uma vez que todos os disparos são similares, a forma do potencial de ação não carrega informação. Particularmente, é a quantidade e a duração dos disparos que importam. O potencial de ação é a unidade elementar de transmissão de sinal [4].

Os potenciais de ação representam mudanças transientes no potencial da membrana dos neurônios. Uma maneira de provocar um potencial de ação é injetar corrente elétrica através da membrana do neurônio. Em circunstâncias normais, essa corrente seria gerada pela ação de neurotransmissores liberados por outros neurônios³ ou pela conversão de um estímulo externo em regiões especializadas dos neurônios sensoriais (receptores sensoriais na pele, por exemplo). No laboratório, entretanto, uma corrente elétrica apropriada para iniciar um potencial de ação pode ser prontamente produzida, introduzindo-se um microeletrodo dentro de um neurônio, conectando-se o mesmo eletrodo a uma bateria e o segundo eletrodo ao outro terminal da bateria e ao espaço extracelular. Se a corrente empregada dessa maneira é tal que faz o potencial de membrana mais negativo (hiperpolarização), o potencial de membrana muda simplesmente em proporção ao valor da corrente injetada. Tais respostas hiperpolarizantes não requerem nenhuma propriedade exclusiva dos neurônios, sendo chamadas, conseqüentemente,

²Veja subseção 1.1.4.

³Veja subseção 1.1.4.

de respostas elétricas passivas. Um fenômeno muito mais interessante é visto, se uma corrente com polaridade oposta for introduzida, de modo que o potencial da membrana da célula nervosa se torne mais positivo do que o potencial de repouso (despolarização). Nesse caso, a partir de um determinado nível do potencial de membrana, chamado de potencial limiar, um potencial de ação ocorre [5].

Os potenciais de ação em uma seqüência de disparos estão usualmente bem separados. Mesmo com estímulo muito forte, durante ou imediatamente após um disparo, é impossível acontecer um outro. O tempo mínimo entre dois disparos define o período refratário absoluto do neurônio. O período refratário absoluto é seguido por uma fase de refratariedade relativa, onde é difícil, mas não impossível, acontecer um potencial de ação [4].

Os mecanismos fundamentais da geração do potencial de ação foram modelados por Alan Lloyd Hodgkin e Andrew Fielding Huxley⁴ [6], em 1952. Infelizmente, o modelo deles é bastante complicado, pois suas equações formam um sistema não-linear quadridimensional de equações diferenciais acopladas. O comportamento de sistemas não-lineares de alta dimensionalidade de equações diferenciais é difícil de se visualizar—e ainda mais difícil de se analisar. Sistemas de equações diferenciais bidimensionais, contudo, podem ser estudados de uma maneira transparente, por meio de análise do plano de fase [4].

FitzHugh [7], em 1960, e, independentemente, Nagumo, Arimoto e Yoshizawa, em 1962, foram provavelmente os primeiros a propor que, para uma discussão sobre a geração do potencial de ação, as quatro equações de Hodgkin e Huxley podem ser trocadas por duas [3, 4]. Morris e Lecar (1981) [8] propuseram uma descrição bidimensional da dinâmica do disparo do neurônio um pouco mais complicada que a de FitzHugh e Nagumo *et al.* Com esses dois modelos, consegue-se reproduzir potenciais de ação parecidos com os de Hodgkin e Huxley. Este trabalho é baseado numa simplificação ainda maior, sintetizando os três estados possíveis de um neurônio (polarizado, disparando ou refratário) através do modelo epidêmico SIRS estocástico na rede.

1.1.4 Comunicação entre os neurônios

Geralmente, os neurônios se comunicam entre si por meio das sinapses. A célula que transmite o sinal é chamada de célula pré-sináptica e a célula que o recebe, célula pós-sináptica. As sinapses podem ser elétricas ou químicas. Ainda que a maioria das sinapses utilizem transmis-

⁴Devido a esse trabalho, eles foram laureados com o prêmio Nobel de Fisiologia em 1963.

sores químicos, algumas delas funcionam por meios elétricos, como muitas das sinapses dos órgãos sensoriais, por exemplo [2].

Na sinapse química não há continuidade estrutural entre os neurônios pré- e pós-sinápticos. O que existe é uma separação conhecida como fenda sináptica. Os terminais pré-sinápticos têm coleções de vesículas sinápticas que contêm milhares de moléculas de neurotransmissores químicos, de modo que, quando o neurônio pré-sináptico dispara, ele libera esses neurotransmissores na fenda sináptica. Assim, vários neurotransmissores se ligam a receptores da célula pós-sináptica, concluindo a comunicação. A sinapse química é mais lenta que a sinapse elétrica e é unidirecional [2], veja-se figura 1.3.

Embora elas existam em menor número que as sinapses químicas, as sinapses elétricas (veja-se figura 1.1) são encontradas em várias partes do sistema nervoso. As membranas de dois neurônios comunicantes estão extremamente próximas na sinapse elétrica, e estão realmente conectadas por uma estrutura especializada chamada de junção de abertura⁵ (“*gap junction*”), que contém canais unidos precisamente alinhados nas membranas dos neurônios pré- e pós-sináptico, de modo que cada par de canais forma um tubo [5].

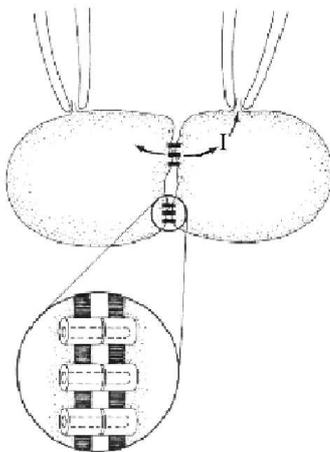


Figura 1.1 Sinapse elétrica

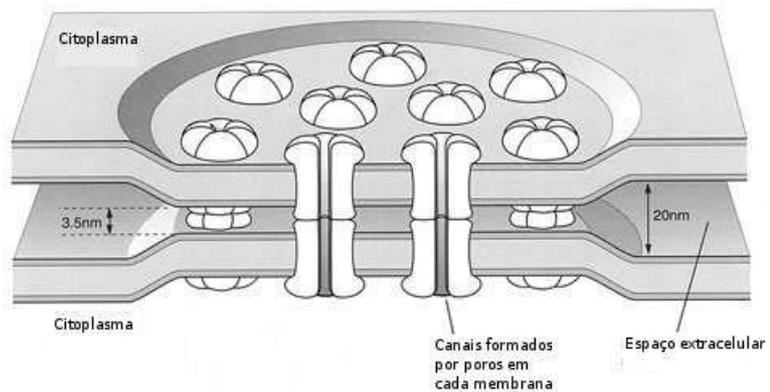


Figura 1.2 Junção de abertura (“*gap junction*”)

O tubo de um canal de junção de abertura é muito mais largo que os poros dos canais iônicos dependentes de voltagem. Devido a isso, uma grande variedade de substâncias pode simplesmente difundir-se entres os citoplasmas dos neurônios pré- e pós-sinápticos [5]. Assim,

⁵Veja-se figura 1.2.

nesse tipo de sinapse, a condução do potencial de ação resulta do fluxo passivo de corrente entre as células pré- e pós-sináptica. Dado que essas sinapses permitem um fluxo direto de corrente entre os neurônios, a mudança no potencial pós-sináptico é virtualmente instantânea depois da excitação pré-sináptica. Esse tipo de sinapse é, diferentemente da sinapse química, geralmente, bidirecional, ou seja, as células pré- e pós-sináptica “trocam de papel” de acordo com a situação [2].

Além das sinapses, outra forma de comunicação entre os neurônios são as interações efáticas (veja-se figura 1.4). O acoplamento efático refere-se às interações entre neurônios por meio de fluxo de corrente através do espaço extracelular. Geralmente, interações efáticas entre axônios são consideradas desprezíveis, por causa do espaço extracelular relativamente grande e das bainhas de mielina (veja-se figura 1.3) que separam a maioria dos axônios. Entretanto, axônios do nervo olfativo são desmielinizados e arranjados em “pacotes firmemente embalados”, características que podem aumentar o acoplamento elétrico. Hemant Bokil *et al.* [9] testaram a hipótese de que interações efáticas ocorrem no nervo olfativo dos mamíferos com o uso de uma abordagem computacional. Eles sugerem que interações efáticas podem ser importantes para a decodificação do olfato.

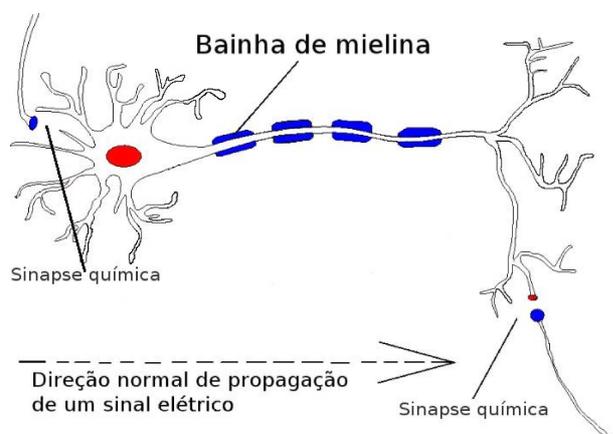


Figura 1.3 Neurônio “real” típico

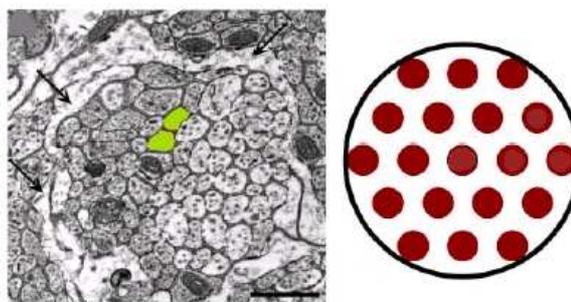


Figura 1.4 Interação efática

1.2 O problema da faixa dinâmica

1.2.1 Função de resposta

Dada uma intensidade de estímulo r apropriadamente definida (por exemplo: intensidade luminosa, ou concentração de odorante no ar), definimos função de resposta $F(r)$ como a média no tempo da densidade de neurônios disparando em um órgão sensorial devido a esse estímulo. Mostramos abaixo algumas curvas de resposta experimentais. Primeiramente, vamos

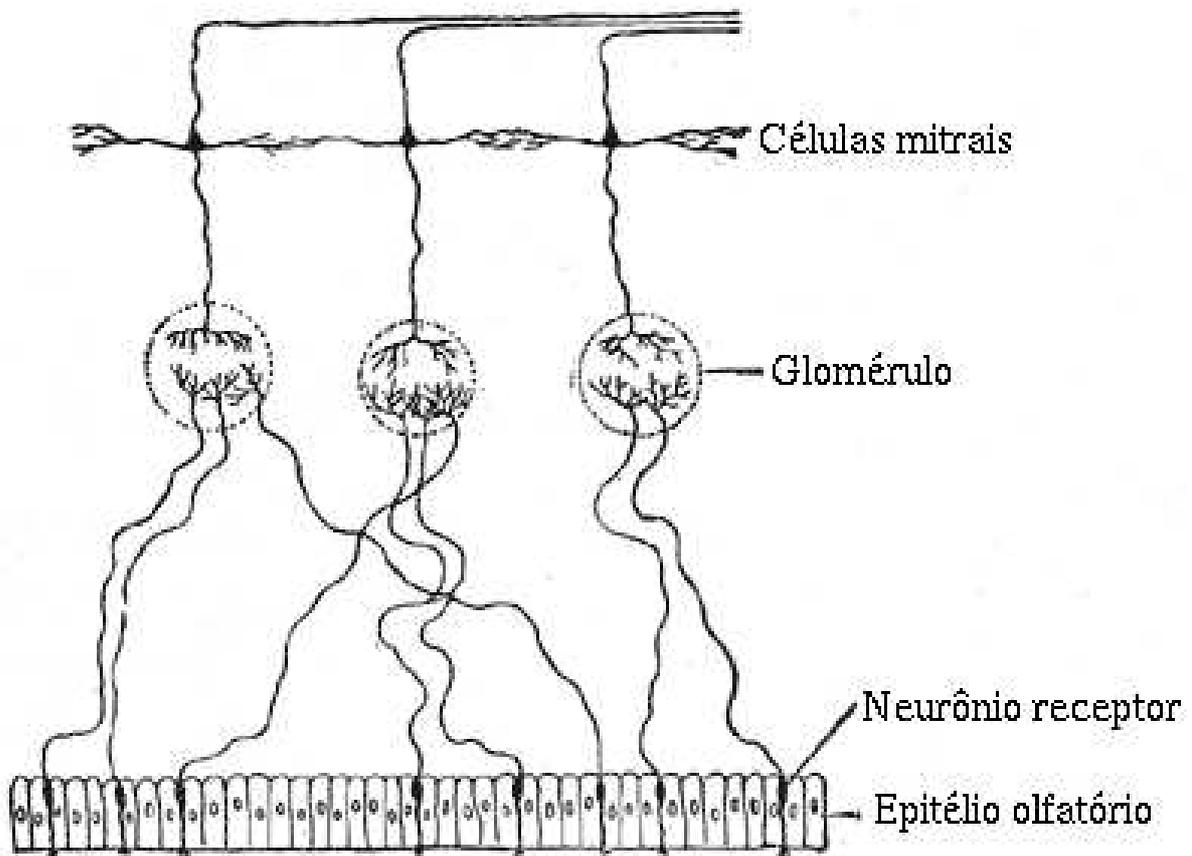


Figura 1.5 Neurônios receptores, glomérulos e células mitrais do olfato

mostrar uma curva de resposta de um único neurônio receptor olfativo (veja-se figura 1.5) de um sapo [10]. As duas linhas na figura 1.6 são ajustes teóricos para que se possa calcular a frequência máxima de disparo F_M , o logaritmo da concentração limiar (“*threshold*”) C_l , o lo-

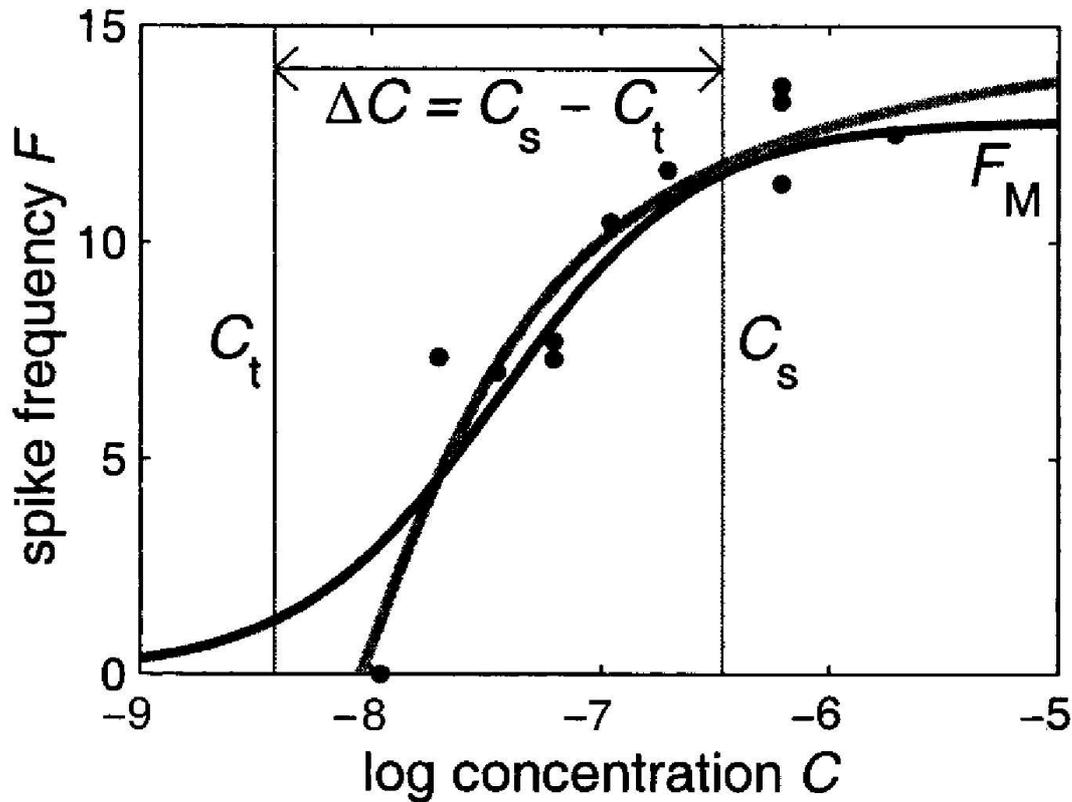


Figura 1.6 Frequência de disparo versus logaritmo da concentração de odorante no neurônio receptor do olfato, figura idêntica à original do artigo de Jean-Pierre Rospars *et al.* [10]

garitmo da concentração de saturação⁶ C_s e a faixa dinâmica ΔC [10]. Nessa curva de resposta, temos $\Delta C \sim 1$ unidade logarítmica (10 dB), que é aproximadamente o mesmo para um neurônio receptor olfativo da salamandra tigre [11]. Agora, vamos mostrar seis curvas de resposta de glomérulos olfatórios (veja-se figura 1.5) de um peixe-zebra. Observe-se que a faixa dinâmica de um glomérulo do olfato (veja-se figura 1.7) é maior que o de um único neurônio receptor olfativo (veja-se figura 1.6).

⁶No artigo de Jean-Pierre Rospars *et al.* [10], há uma definição matemática de C_t e de C_s para cada curva de ajuste. O importante é que se entenda que C_t é um valor mínimo de C para que seja considerado “detectado” e C_s é um valor de C demasiadamente perto da saturação. A definição matemática de faixa dinâmica que usaremos neste trabalho será dada na subseção 1.2.2

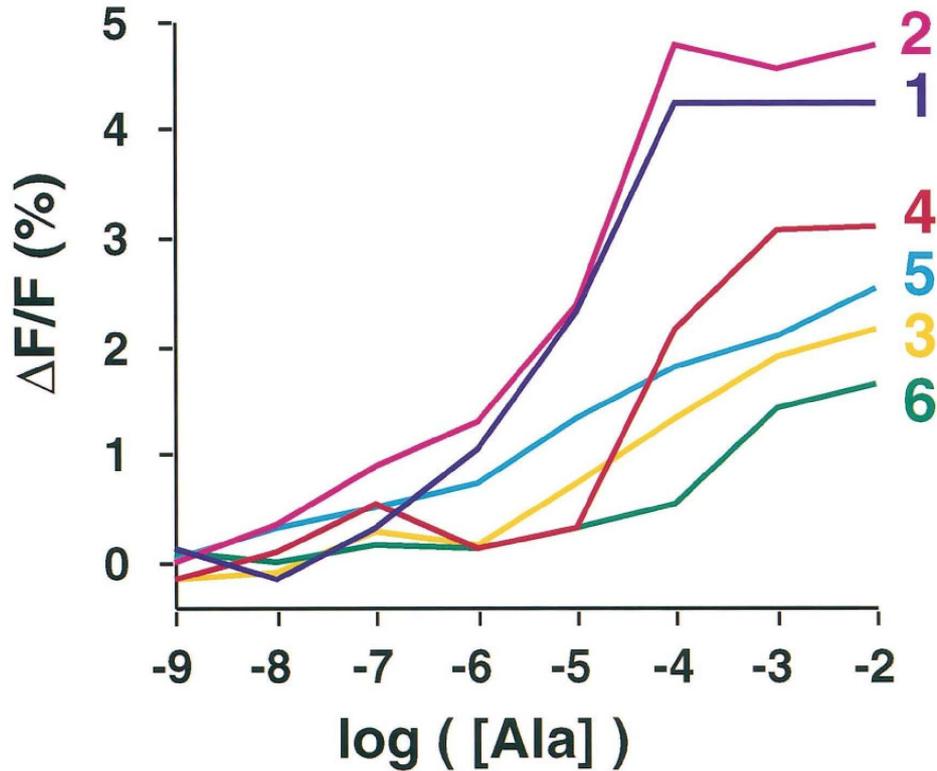


Figura 1.7 Cada curva de resposta mostra a atividade de um módulo glomerular individual diferente em função do mesmo estímulo olfativo. Essa figura é idêntica à original do artigo de Rainer W. Friedrich e Sigrun I. Korsching [12].

1.2.2 Definição de faixa dinâmica

Agora, vamos dar a definição matemática de faixa dinâmica Δ que usaremos neste trabalho. Dada a definição de função de resposta explicada no primeiro parágrafo da subseção 1.2.1, podemos definir r_x como o valor de estímulo que satisfaz a seguinte equação [13]:

$$F(r_x) = F_0 + x\Delta F, \quad (1.1)$$

onde $F_0 \equiv F(0)$ (ou seja, F_0 é o valor da função de resposta na ausência de estímulo⁷) e $\Delta F = F_{max} - F_0$. Assim, definimos faixa dinâmica Δ [10, 11, 13, 14, 15] como:

$$\Delta = 10 \log_{10} \left(\frac{r_{0,9}}{r_{0,1}} \right). \quad (1.2)$$

⁷Esse conceito é aparentemente supérfluo, pois poderíamos pensar que necessariamente $F_0 = 0$, mas, teoricamente, como veremos nos próximos capítulos, poderíamos ter F_0 maior que zero [13].

Em outras palavras, Δ mede aproximadamente o número de décadas em que o estímulo pode ser corretamente discriminado⁸, descartando-se o estímulo pequeno demais para ser considerado “detectado” ($r < r_{0,1}$) ou o demasiadamente perto da saturação ($r > r_{0,9}$). Para uma visualização gráfica desse conceito, veja-se a figura 1.8.

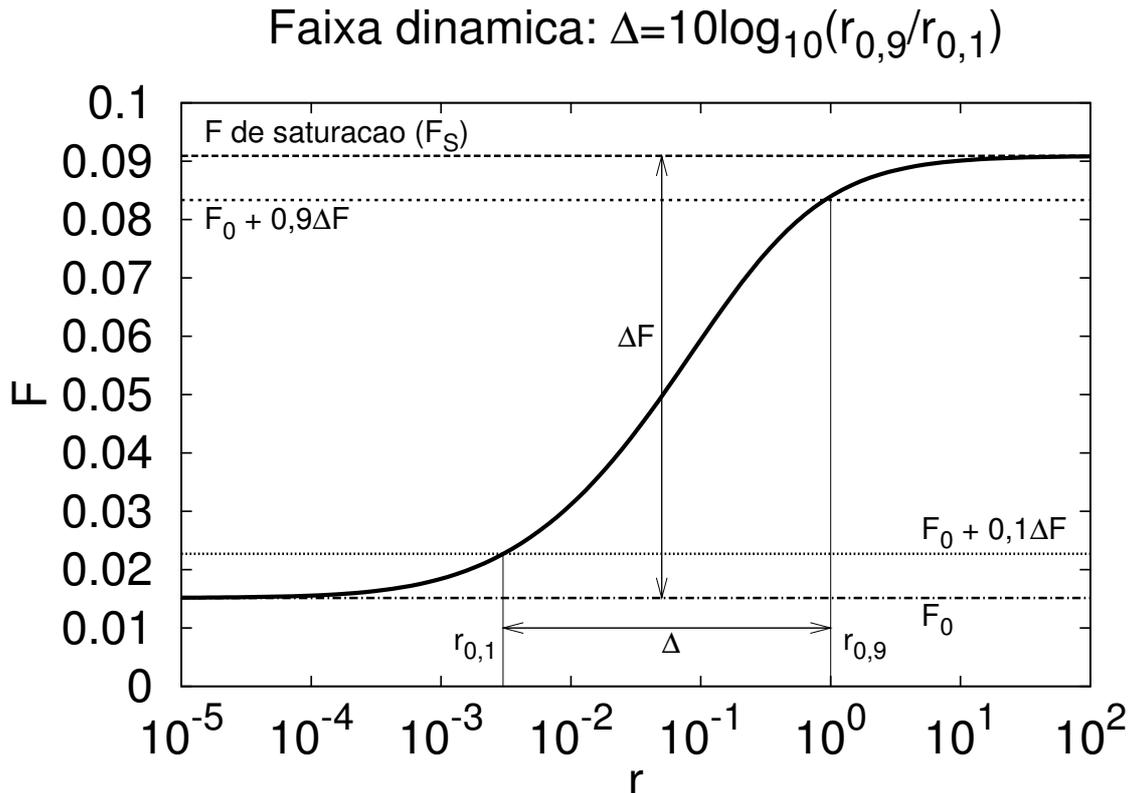


Figura 1.8 Diagrama da faixa dinâmica

1.2.3 Psicofísica: a lei de Stevens e a lei Weber-Fechner

A Psicofísica é uma subdisciplina da Psicologia que trata da relação entre os estímulos físicos e a sua percepção. Gustav Theodor Fechner (1801-1887) criou a Psicofísica, em 1860, quando publicou o “*Elemente der Psychophysik*”⁹. Ele abordou uma pesquisa que relacionava os estímulos físicos com o modo como são percebidos, e estabeleceu os fundamentos filosóficos

⁸“Uma definição alternativa emprega 5% e 95% do valor de ΔF para calcular Δ . Isto é naturalmente apenas uma questão de escolha. Nossos resultados permanecem qualitativamente os mesmos em um ou outro caso.” [14]

⁹Elementos de Psicofísica

da área. Fechner queria desenvolver uma teoria que pudesse relacionar a mente com a matéria, para descrever a relação entre o mundo e o modo como é percebido. O trabalho de Fechner formou a base da Psicofísica como uma ciência. A Psicofísica usualmente estuda estímulos que podem ser objetivamente medidos, como a intensidade da luz ou do som. No entanto, todos os sentidos foram estudados, incluindo-se a visão, a audição, o tato (como a pele e a percepção entérica), o paladar, o olfato e o sentido do tempo. O uso mais comum da Psicofísica é produzir escalas para a percepção humana para várias classes de estímulos físicos [16].

Através da lei de Weber-Fechner tenta-se descrever a relação entre as magnitudes do estímulo físico e a intensidade percebida dos estímulos. Ernst Heinrich Weber (1795-1878) foi uma dos primeiros cientistas a fazer um estudo aproximado da resposta humana a um estímulo físico em uma forma quantitativa. Fechner ofereceu mais tarde uma elaborada interpretação teórica dos achados de Weber, que chamou simplesmente de lei de Weber, embora seus admiradores tenham feito uma hifenização no nome da lei. Na lei de Weber-Fechner, a relação entre o estímulo e a percepção é logarítmica: $F = K \log(r)$ [17], onde F é a intensidade de sensação, K é uma constante e r é a magnitude do estímulo físico.

A lei de potência de Stevens é geralmente considerada melhor para fornecer uma descrição mais exata e/ou mais geral, embora a lei de Weber-Fechner e a lei de potência de Stevens envolvam as suposições implícitas a respeito da medida da intensidade percebida dos estímulos. A lei de potência de Stevens é uma outra relação proposta entre o valor de um estímulo físico e sua intensidade ou força percebida. Embora a idéia de uma lei de potência tenha sido sugerida por pesquisadores do século XIX, Stanley Smith Stevens é creditado por reviver a lei e publicar dados psicofísicos para dar suporte a ela em 1957 [18, 19, 20, 21, 22]. A forma geral da lei é:

$$F = Kr^m,$$

onde F é a intensidade de sensação, K é uma constante, r é a magnitude do estímulo físico e m é um expoente, conhecido como expoente de Stevens. O valor de m é dependente do tipo de estímulo. Embora estejamos usando, nesta seção, a mesma nomenclatura que usaremos para apresentar o modelo usado neste trabalho e os resultados, as grandezas F e r que definimos aqui não possuem necessariamente o mesmo significado conceitual das grandezas de mesmo nome que usaremos posteriormente. Porém os seus conceitos são, pelo menos, análogos e pressupõem que os estímulos são codificados através da frequência média de disparos dos neurônios, de acordo com os trabalhos de Edgar Douglas Adrian e Yngve Zotterman [23, 24, 25, 26, 27, 28, 29]. Seguem abaixo duas figuras com dados experimentais psicofísicos obtidos por S. S. Stevens [18].

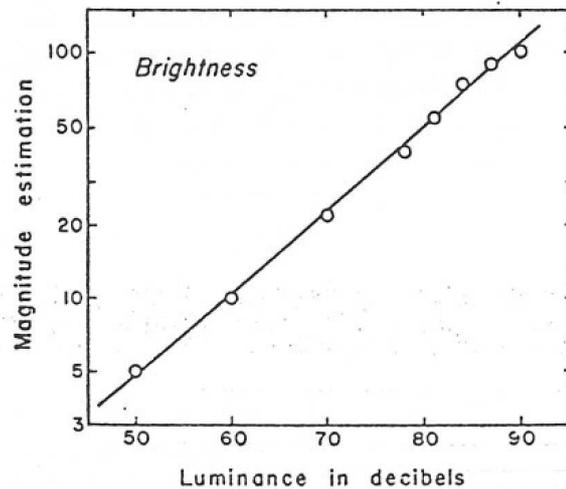
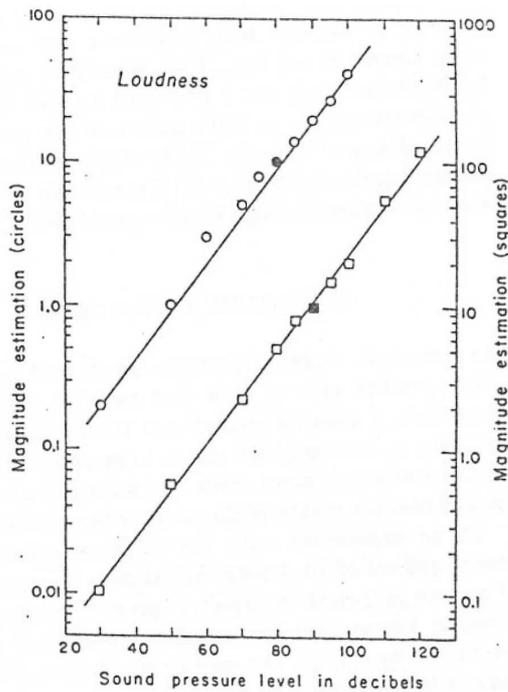


Figura 1.9 Magnitude estimada versus nível de pressão sonora em decibéis ($m = 0,6$) **Figura 1.10** Magnitude estimada versus luminosidade em decibéis ($m = 0,5$)

Mais tarde, outras funções foram propostas para ajustar dados, com faixa de entrada mais prolongada e para estimar a saturação sensorial, em particular, a função de Hill $F(r) = F_{max}r^m / (r^m + r_0^m)$, onde F_{max} é a resposta¹⁰ de saturação e r_0 é o valor de r para uma resposta igual à metade da máxima. Note-se que, tanto a função de Hill quanto a de Stevens têm um regime de lei de potência, sendo, assim, natural representar os expoentes pelo mesmo símbolo m [13, 15]. Veremos mais adiante que o expoente m está relacionado com um expoente crítico.

1.2.4 Um possível papel para os acoplamentos elétricos

Resultados experimentais mostram que neurônios receptores individuais têm uma faixa dinâmica estreita¹¹ [10, 11, 14]. Em células receptoras olfativas da salamandra tigre [11] e do sapo [10], $\Delta \sim 1$ unidade logarítmica (10 dB). Entretanto, a literatura psicofísica mostra que nossa habilidade de discriminar sinais externos de diferentes tipos cobre uma ampla faixa di-

¹⁰Veja subseção 1.2.1.

¹¹Veja figura 1.6.

nâmica [14, 18]. Ou seja, diferentemente dos neurônios sensoriais individuais, os organismos fazem a compressão do sinal, podendo processar os estímulos ambientais cujas intensidades medem geralmente diversas ordens de grandeza. Isso se reflete nas leis fenomenológicas psicofísicas usadas para ajustar dados mencionadas na subseção anterior. Note-se que Δ será tanto maior quanto menor for m . A maioria das tentativas de se explicarem essas leis da Psicofísica consistem basicamente em aproximações que tentam mostrar que elas poderiam ser derivadas de algum critério de otimização para o processamento de informação [17, 30, 31].

Acoplamentos elétricos via junções de abertura ou interações efáticas estão presentes na periferia de diferentes sistemas sensoriais¹² [30, 32, 33]. No entanto, o papel funcional desses acoplamentos elétricos não é conhecido com certeza. Mauro Copelli, Antônio C. Roque, Rodrigo F. Oliveira, Osame Kinouchi e Lucas S. Furtado [13, 14, 15, 30] usaram uma abordagem de mecânica estatística em um modelo de rede para mostrar como esses acoplamentos elétricos podem estar relacionados com as leis da Psicofísica. Neste trabalho, usamos a mesma conjectura que a deles com uma abordagem um pouco diferente, porém completamente análoga.

Um indício a favor de nossa conjectura é o fato de que a resposta dos glomérulos e das células mitrais do olfato pode ter faixa dinâmica duas vezes maior que a de neurônios receptores individuais (veja-se figura 1.7). Além disso, quando o acoplamento elétrico é removido, a função de resposta dos neurônios desacoplados tipicamente apresenta uma diminuição na faixa dinâmica e na sensibilidade [15, 34].

1.3 O modelo epidêmico SIRS estocástico na rede

1.3.1 Definição

Primeiramente, vamos explicar em que consiste o modelo epidêmico suscetível-infectado-recuperado-suscetível (SIRS) estocástico na rede. Um sítio x qualquer da rede pode ser ocupado por um indivíduo em um estado de S (saudável e suscetível), I (infectado) ou R (recuperado, ou seja, saudável e imune). O sistema envolve as seguintes taxas de transição:

$$\begin{aligned} S &\rightarrow I && \text{a taxa } \lambda n(x), \\ I &\rightarrow R && \text{a taxa } \delta, \\ R &\rightarrow S && \text{a taxa } \gamma, \end{aligned} \tag{1.3}$$

¹²Veja subseção 1.1.4.

onde $n(x)$ é o número de vizinhos (mais próximos) infectados de x , λ é a taxa de infecção, δ é a taxa de recuperação e γ é a taxa em que a imunização cessa. O limite $\gamma \rightarrow \infty$ corresponde ao caso em que um sítio recuperado passa instantaneamente através do estado R . Esse é o modelo SIS, também conhecido como processo de contato [35, 36, 37, 38]. Jaewook Joo e Joel L. Lebowitz [1] escolheram a unidade de tempo em que $\delta = 1$, e, assim, o faremos, pois essa escolha é totalmente arbitrária.

A evolução temporal das probabilidades de cada sítio, nesse processo estocástico, pode ser escrita, de acordo com (1.3), na seguinte forma:

$$\frac{dP_t(S_x)}{dt} = -\lambda \sum_{y \in \mathcal{N}(x)} P_t(S_x, I_y) + \gamma P_t(R_x), \quad (1.4)$$

$$\frac{dP_t(I_x)}{dt} = \lambda \sum_{y \in \mathcal{N}(x)} P_t(S_x, I_y) - P_t(I_x), \quad (1.5)$$

$$\frac{dP_t(R_x)}{dt} = P_t(I_x) - \gamma P_t(R_x), \quad (1.6)$$

onde $\mathcal{N}(x)$ é a vizinhança do sítio x , $P_t(\alpha_x)$ é a probabilidade de ter um estado α no sítio x no tempo t , e $P_t(\alpha_x, \beta_x)$ é a probabilidade conjunta de ter um estado α no sítio x e um estado β no sítio y , no tempo t . Sempre temos que $P_t(S_x) + P_t(I_x) + P_t(R_x) = 1$.

Jaewook Joo e Joel L. Lebowitz [1] estudaram detalhadamente o modelo de epidemia SIRS estocástico na rede hipercúbica. Eles obtiveram o comportamento do modelo estocástico através de simulações computacionais e fizeram os cálculos analíticos da aproximação de campo médio simples e da aproximação de pares para o estado estacionário e os cálculos numéricos para o caso dependente do tempo.

Assim como no processo de contato [35, 36, 37, 38], este modelo passa por uma transição de fase de não-equilíbrio, quando a taxa de infecção λ , para um dado γ , atinge um valor maior que uma certa taxa definida como taxa de infecção crítica $\lambda_c(\gamma)$. J. Joo e J. L. Lebowitz [1] descobriram a expressão analítica de $\lambda_c(\gamma)$ na aproximação de campo médio simples e na aproximação de pares e o seu valor numérico para vários valores de γ nas simulações computacionais para uma e duas dimensões. Além disso, eles descobriram as soluções estacionárias em função de λ para vários valores de γ . Esses resultados e, principalmente, os métodos de obtê-los descritos na referência [1] serviram de base para o desenvolvimento deste trabalho.

1.3.2 A aplicação à Neurociência

Neste trabalho, não demos importância à forma do potencial de ação do neurônio, porque estamos interessados em estudar apenas os fenômenos coletivos de uma população de neurônios disparantes acoplados eletricamente. Consideramos apenas três estados possíveis em que o neurônio pode estar: polarizado, disparando ou no período de refratariedade relativa (veja-se figura 1.11). Não modelamos o período refratário absoluto, porque, neste modelo, é impossível reproduzir-se um fenômeno determinístico, exceto os instantâneos. Assim, até mesmo o tempo de disparo no nosso é aleatório. M. Copelli, A. C. Roque, R. F. Oliveira, O. Kinouchi e L. S. Furtado [13, 14, 15, 30] também discretizaram o potencial de ação, com a diferença de que eles usaram o autômato celular de James M. Greenberg e Stuart P. Hastings [39], enquanto usamos o processo epidêmico SIRS estocástico na rede. Eles não modelaram o período de refratariedade relativa. Acreditamos que não é relevante para os resultados que estamos procurando, se vamos modelar o período refratário absoluto ou o período de refratariedade relativa. O importante é que seja modelado pelo menos uma das duas formas de período refratário. Entretanto, o fato de o modelo usado em nosso trabalho ser completamente estocástico facilita muito a realização dos cálculos analíticos das aproximações de campo médio simples e de pares. O das referências [13, 14, 15, 30], apesar de sua relativa simplicidade, rendeu resultados qualitativamente similares a de outros biofisicamente mais realistas: rede de mapas acoplados não-lineares [40, 41, 42] e rede de neurônios modelados pelas equações de Hodgkin-Huxley [30]. Esperamos que este trabalho também renda resultados qualitativamente similares, pois ele é baseado em um modelo análogo ao das referências [13, 14, 15, 30]. É importante salientar que o das referências [13, 14, 15, 30] e o deste trabalho são um tanto quanto abstratos, podendo ser vistos como um modelo de rede de elementos excitáveis.

Este modelo consiste em uma adaptação (para uma rede de neurônios disparantes acoplados eletricamente) do processo epidêmico SIRS estocástico na rede hipercúbica estudado por J. Joo e J. L. Lebowitz [1]. Cada neurônio, neste, corresponde a uma pessoa no citado acima, onde um neurônio polarizado corresponde a uma pessoa suscetível, um neurônio disparando, a uma pessoa infectada e um neurônio refratário, a uma pessoa recuperada. Estendemos o trabalho de Joo-Lebowitz, introduzindo um estímulo sensorial externo, ou seja, uma infecção espontânea nas pessoas suscetíveis, a taxa r , em adição à infecção por contato¹³.

¹³No livro de Joaquín Marro e Ronald Dickman [35], o que chamamos de r , eles chamam de h (“campo externo”).

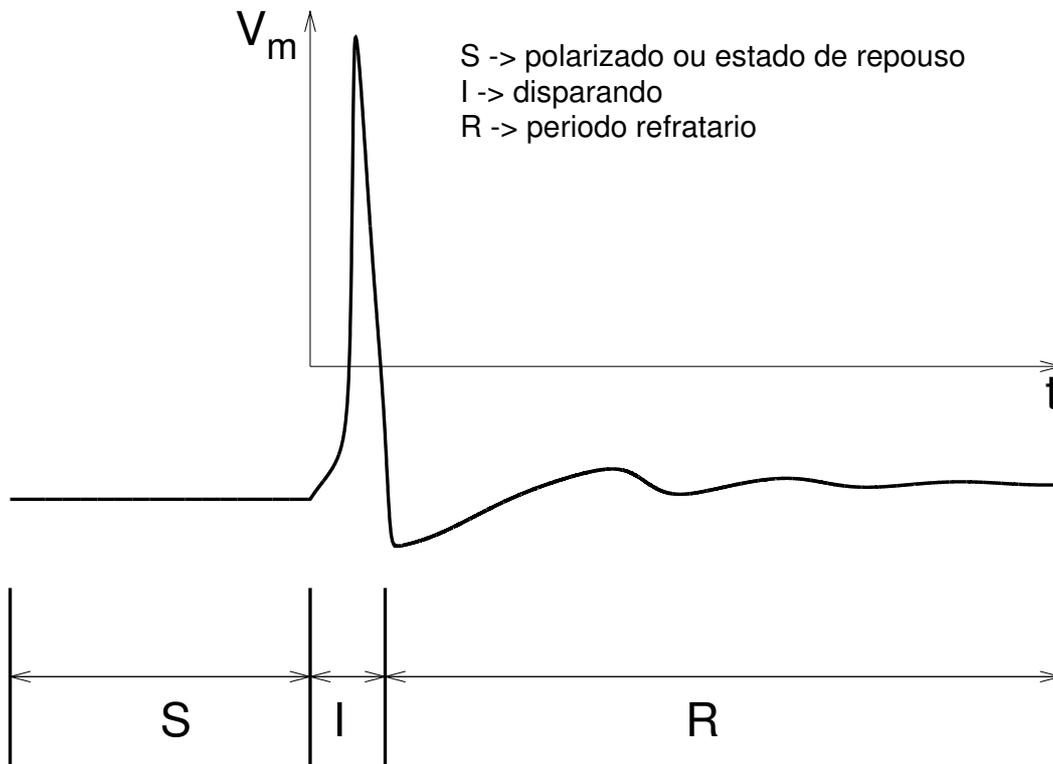


Figura 1.11 Figura que representa a discretização que fizemos no potencial de ação

Assim, o nosso sistema envolve as seguintes taxas de transição:

$$\begin{aligned}
 S \rightarrow I & \text{ a taxa } \lambda n(x) + r, \\
 I \rightarrow R & \text{ a taxa } \delta = 1, \\
 R \rightarrow S & \text{ a taxa } \gamma,
 \end{aligned}
 \tag{1.7}$$

onde $n(x)$ é o número de vizinhos (mais próximos) disparando de x , λ é a taxa de transmissão, δ é o inverso do tempo característico de disparo, γ é o inverso do período característico refratário e r é uma taxa diretamente proporcional ao estímulo externo (veja-se figura 1.12). Como o período refratário de um neurônio é, geralmente, maior que o tempo de disparo, então só é biofisiologicamente relevante realizar os cálculos das aproximações de campo médio simples e de pares, bem como as simulações numéricas para $\gamma \leq 1$.

A evolução temporal das probabilidades de cada sítio, neste processo estocástico, pode ser

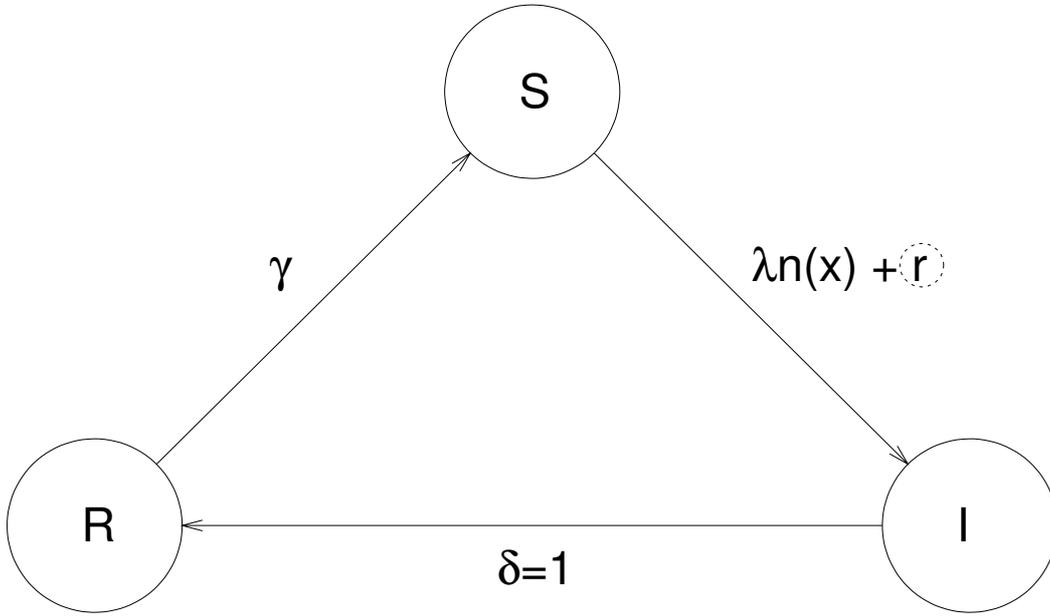


Figura 1.12 Figura que ilustra as mudanças de estado de um neurônio de acordo com as taxas de transição que aparecem em (1.7)

escrita, de acordo com (1.7), na seguinte forma:

$$\frac{dP_t(S_x)}{dt} = -\lambda \sum_{y \in \mathcal{N}(x)} P_t(S_x, I_y) + \gamma P_t(R_x) - \underbrace{r P_t(S_x)}, \quad (1.8)$$

$$\frac{dP_t(I_x)}{dt} = \lambda \sum_{y \in \mathcal{N}(x)} P_t(S_x, I_y) - P_t(I_x) + \underbrace{r P_t(S_x)}, \quad (1.9)$$

$$\frac{dP_t(R_x)}{dt} = P_t(I_x) - \gamma P_t(R_x). \quad (1.10)$$

As equações (1.8)-(1.10) não são, como é usual para equações de momento, um sistema fechado. Pode-se estendê-las, incluindo-se as equações para a evolução temporal de $P_t(S_x, I_y)$, que envolvem, por sua vez, momentos de ordem mais elevada das correlações espaciais. Isso leva a uma hierarquia infinita. Para se resolver tal hierarquia, recorre-se usualmente a algum esquema de aproximação que expressa os momentos de ordem mais elevada em termos dos

momentos de ordem mais baixa e trunca as equações em algum ponto. Isso é conhecido como o método de fechamento de momento. A aproximação de campo médio simples e a aproximação de pares são tais esquemas [1, 13, 15, 35, 36, 38].

Os resultados essenciais que devemos extrair para este trabalho são a evolução temporal de $P_t(I)$ para γ , λ e r fixos, os valores de $\lambda_c(\gamma)$ (que são, por definição, os mesmos encontrados por J. Joo e J. L. Lebowitz [1]) e, principalmente, as curvas $\bar{P}(I) = \bar{P}_I(r)$, que correspondem às nossas curvas de resposta.

Agora, vamos deduzir, de uma maneira geral e independente de qualquer aproximação, a expressão de F_{max} em função de γ . A resposta f de um único neurônio, ou seja, a frequência estacionária de disparo, satura no valor f_{max} para valores suficientemente grandes de r . A resposta máxima f_{max} de um único neurônio depende somente do seu tempo característico de disparo e do seu período característico refratário, da seguinte forma: $f_{max} = 1/(T_I + T_R)$, onde T_I é o tempo característico de disparo e T_R é o período característico refratário. A probabilidade estacionária $\bar{P}(I)$ de encontrarmos um neurônio disparando num sítio qualquer em cada instante de tempo (ou seja, a resposta $F(r)$ da população de neurônios) é igual a $\langle f \rangle T_I$, onde $\langle f \rangle$ é a média de f na população de neurônios. Então a resposta máxima F_{max} da população de neurônios é igual a $f_{max} T_I$, pois $\langle f \rangle_{max} = f_{max}$, portanto $F_{max} = T_I / (T_I + T_R)$. Como, neste modelo, T_I e T_R são dados por (1.7), ou seja, $T_I = 1/\delta$ e $T_R = 1/\gamma$, então $F_{max} = \gamma / (\gamma + \delta)$. Como¹⁴ $\delta = 1$, então:

$$F_{max} = \gamma / (\gamma + 1). \quad (1.11)$$

¹⁴Veja subseção 1.3.1.

A aproximação de campo médio simples

2.1 Solução exata para sítios isolados

Apesar de sua grande simplicidade e de sua aparente falta de importância (uma vez que este caso é uma exceção), estudamos, em grande detalhe, o caso em que os neurônios estão desacoplados, pois o fato de termos a solução exata já justifica que ele seja estudado. Além disso, a faixa dinâmica para este caso serve como padrão de comparação.

Para $\lambda = 0$ temos que as equações (1.8)-(1.10) tornam-se:

$$\frac{dP_t(S_x)}{dt} = \gamma P_t(R_x) - rP_t(S_x), \quad (2.1)$$

$$\frac{dP_t(I_x)}{dt} = -P_t(I_x) + rP_t(S_x), \quad (2.2)$$

$$\frac{dP_t(R_x)}{dt} = P_t(I_x) - \gamma P_t(R_x), \quad (2.3)$$

qualquer que seja o sítio x .

Como as equações acima envolvem somente o sítio x , $\forall x$, então podemos reescrevê-las da seguinte forma:

$$\frac{dP_t(S)}{dt} = \gamma P_t(R) - rP_t(S), \quad (2.4)$$

$$\frac{dP_t(I)}{dt} = -P_t(I) + rP_t(S), \quad (2.5)$$

$$\frac{dP_t(R)}{dt} = P_t(I) - \gamma P_t(R). \quad (2.6)$$

Como $P_t(S) + P_t(I) + P_t(R) = 1$, então:

$$P_t(R) = 1 - P_t(S) - P_t(I), \quad (2.7)$$

portanto há uma redução de dimensionalidade do sistema dinâmico devido a essa normalização. O sistema acima é tridimensional autônomo, e, pela aplicação dessa normalização,

“transforma-se” no sistema bidimensional não-autônomo abaixo:

$$\frac{dP_t(S)}{dt} = \gamma - (\gamma + r)P_t(S) - \gamma P_t(I), \quad (2.8)$$

$$\frac{dP_t(I)}{dt} = rP_t(S) - P_t(I). \quad (2.9)$$

Para encontrar o ponto fixo desse sistema, vamos substituir o lado esquerdo das equações (2.8) e (2.9) por zero [1, 36, 43]. Assim, o ponto fixo é dado por:

$$\bar{P}(S) = \frac{\frac{\gamma}{\gamma+1}}{\frac{\gamma}{\gamma+1} + r} \quad \text{e} \quad \bar{P}(I) = \frac{\frac{\gamma}{\gamma+1}r}{\frac{\gamma}{\gamma+1} + r}. \quad (2.10)$$

Observe-se que, para $r \approx 0$, temos que $\bar{P}(I) \approx r$ e para $r \rightarrow \infty$, o valor de $\bar{P}(I)$ satura para¹ $\gamma/(\gamma+1)$. Como temos a expressão de $\bar{P}(I) = \bar{P}_I(r) = F(r)$, então já podemos encontrar a faixa dinâmica para $\lambda = 0$. Usando as equações (1.1) e (1.2), descobrimos facilmente que o valor da faixa dinâmica para $\lambda = 0$ é $\Delta = 10\log_{10}(81) \sim 19$ dB. Veremos na seção 2.4 que, no pico da faixa dinâmica na aproximação de campo médio simples, temos um valor exatamente 50% maior que esse.

Para ilustrar como a evolução temporal do sistema também pode ser obtida de maneira exata, vamos fazer a seguinte simplificação na notação $P_t(S) = x$ e $P_t(I) = y$, tendo, assim, que as equações (2.8) e (2.9) tornam-se:

$$\dot{x} = \gamma - (\gamma + r)x - \gamma y, \quad (2.11)$$

$$\dot{y} = rx - y. \quad (2.12)$$

O sistema acima é um sistema de equações diferenciais acopladas linear não-homogêneo bidimensional da forma:

$$\dot{\mathbf{x}} = \hat{\mathbf{A}}\mathbf{x} + \mathbf{B}, \quad \text{onde} \quad \mathbf{x} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}, \quad \hat{\mathbf{A}} = \begin{pmatrix} -(\gamma+r) & -\gamma \\ r & -1 \end{pmatrix} \quad \text{e} \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} \gamma \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Como esse sistema é não-homogêneo, devemos encontrar a solução geral do sistema homogêneo e uma solução particular do sistema não-homogêneo, depois, somando as duas soluções, teremos a solução geral desse sistema [44]. O sistema homogêneo é, então:

$$\dot{\mathbf{x}}_H = \hat{\mathbf{A}}\mathbf{x}_H,$$

¹Veja subseção 1.3.2.

cuja solução geral é dada por:

$$\mathbf{x}_H(t) = C_+ e^{\xi_+ t} \mathbf{x}_+ + C_- e^{\xi_- t} \mathbf{x}_-, \quad (2.13)$$

onde ξ_{\pm} são os autovalores de $\hat{\mathbf{A}}$, e \mathbf{x}_{\pm} são os autovetores de $\hat{\mathbf{A}}$ correspondentes a ξ_{\pm} .

Primeiramente, vamos encontrar os autovalores de $\hat{\mathbf{A}}$, fazendo:

$$\begin{vmatrix} -(\gamma+r) - \xi_{\pm} & -\gamma \\ r & -1 - \xi_{\pm} \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow \xi_{\pm}^2 - \tau \xi_{\pm} + \Delta = 0,$$

onde

$$\tau = -\gamma - 1 - r \quad \text{e} \quad \Delta = \gamma + r + \gamma r, \quad (2.14)$$

que são, respectivamente, o traço e o determinante² de $\hat{\mathbf{A}}$. Então

$$\xi_{\pm} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}. \quad (2.15)$$

Agora, antes de continuarmos a resolução da evolução temporal do sistema, é importante comentarmos algo sobre os autovalores de $\hat{\mathbf{A}}$. Como γ e r nunca são negativos, então a parte real de ξ é sempre negativa, portanto o ponto fixo é sempre estável. Não podemos garantir que ξ é sempre real. Se a parte imaginária de ξ for não nula, teremos uma espiral estável como a que aparece na figura (2.1).

Vamos escrever a equação (2.13) de um modo mais explícito:

$$x_H(t) = C_+ e^{\xi_+ t} x_+ + C_- e^{\xi_- t} x_-, \quad (2.16)$$

$$y_H(t) = C_+ e^{\xi_+ t} y_+ + C_- e^{\xi_- t} y_-, \quad (2.17)$$

onde x_{\pm} e y_{\pm} são as coordenadas x e y dos autovetores de $\hat{\mathbf{A}}$ correspondentes a ξ_{\pm} . Então:

$$\begin{pmatrix} -(\gamma+r) & -\gamma \\ r & -1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_{\pm} \\ y_{\pm} \end{pmatrix} = \xi_{\pm} \begin{pmatrix} x_{\pm} \\ y_{\pm} \end{pmatrix}.$$

Logo:

$$\frac{1 + \xi_{\pm}}{r} = -\frac{\gamma}{\gamma + r + \xi_{\pm}} = \frac{x_{\pm}}{y_{\pm}}.$$

Assim, vamos escolher x_{\pm} e y_{\pm} como sendo:

$$x_{\pm} = \frac{1 + \xi_{\pm}}{r} \quad \text{e} \quad y_{\pm} = 1. \quad (2.18)$$

²Não confundir esse Δ com faixa dinâmica.

Agora, vamos encontrar uma solução particular do sistema não-homogêneo. É óbvio que o ponto fixo é uma solução particular do sistema não-homogêneo. Assim, temos que:

$$x_P = x^* = \bar{P}(S) \quad \text{e} \quad y_P = y^* = \bar{P}(I), \quad (2.19)$$

onde $\bar{P}(S)$ e $\bar{P}(I)$ são dados pela equação (2.10).

Pelas equações (2.16), (2.17) e (2.19), temos que a solução geral do sistema de equações diferenciais formado pelas equações (2.11) e (2.12) é dada por:

$$x(t) = C_+ e^{\xi_+ t} x_+ + C_- e^{\xi_- t} x_- + x^*, \quad (2.20)$$

$$y(t) = C_+ e^{\xi_+ t} y_+ + C_- e^{\xi_- t} y_- + y^*. \quad (2.21)$$

Agora, vamos encontrar C_{\pm} para uma condição inicial $x(0) = x_0$ e $y(0) = y_0$. Fazendo $u(t) = x_H(t)$, $v(t) = y_H(t)$, $u(0) = u_0$ e $v(0) = v_0$, temos que:

$$u_0 = x_0 - x^* = C_+ x_+ + C_- x_-, \quad (2.22)$$

$$v_0 = y_0 - y^* = C_+ y_+ + C_- y_-. \quad (2.23)$$

Substituindo (2.18) em (2.22) e (2.23), temos que:

$$C_{\pm} = \frac{ru_0 - v_0(1 + \xi_{\mp})}{\xi_{\pm} - \xi_{\mp}}. \quad (2.24)$$

Vamos fazer:

$$\alpha = \xi_+ - \xi_-. \quad (2.25)$$

Substituindo (2.15) em (2.25), temos que:

$$\alpha = \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}. \quad (2.26)$$

Substituindo (2.26) em (2.15), temos que:

$$\xi_{\pm} = \frac{\tau \pm \alpha}{2}. \quad (2.27)$$

Substituindo (2.25) e (2.27) em (2.24), temos que:

$$C_{\pm} = \pm \frac{2(ru_0 - v_0) - \tau v_0}{2\alpha} + \frac{v_0}{2}. \quad (2.28)$$

Vamos fazer:

$$\beta = \frac{2(ru_0 - v_0) - \tau v_0}{\alpha}. \quad (2.29)$$

Substituindo (2.29) em (2.28), temos que:

$$C_{\pm} = \frac{v_0 \pm \beta}{2}. \quad (2.30)$$

Finalmente, substituindo (2.18), (2.27) e (2.30) em (2.20) e (2.21), temos que:

$$x(t) = \frac{1}{2r} \exp\left(\frac{\tau t}{2}\right) \left\{ (2 + \tau) \left[v_0 \cosh\left(\frac{\alpha t}{2}\right) + \beta \sinh\left(\frac{\alpha t}{2}\right) \right] + \alpha \left[\beta \cosh\left(\frac{\alpha t}{2}\right) + v_0 \sinh\left(\frac{\alpha t}{2}\right) \right] \right\} + x^*, \quad (2.31)$$

$$y(t) = \exp\left(\frac{\tau t}{2}\right) \left[v_0 \cosh\left(\frac{\alpha t}{2}\right) + \beta \sinh\left(\frac{\alpha t}{2}\right) \right] + y^*, \quad (2.32)$$

onde τ , v_0 , α , β , x^* e y^* são definidos pelas equações (2.14), (2.23), (2.26), (2.29) e (2.19), respectivamente, e $x(t) = P_t(S)$ e $y(t) = P_t(I)$.

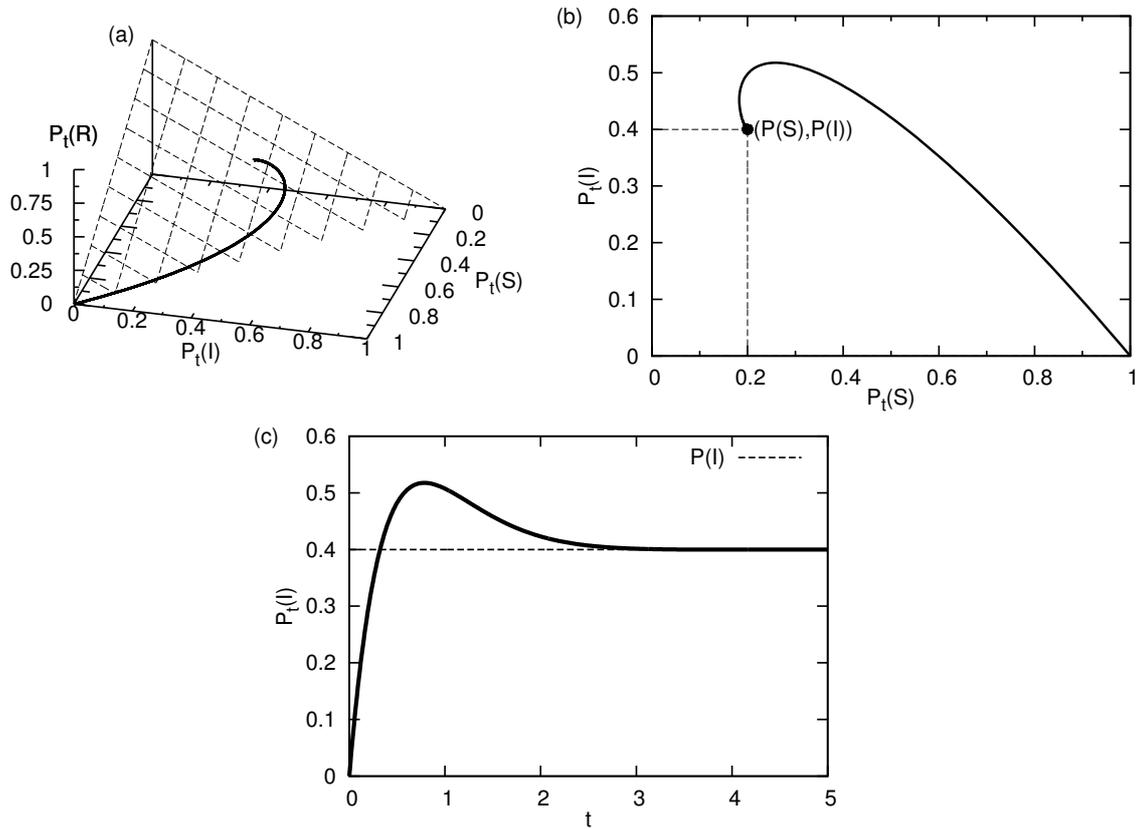


Figura 2.1 (a) Espaço de fase, (b) plano de fase e (c) evolução temporal de $P_t(I)$ para $\gamma = 1$, $r = 2$, $P_0(S) = 1$ e $P_0(I) = 0$

A figura 2.1 (a) nos mostra geometricamente a conservação da probabilidade. A figura 2.1 (b) é a projeção da figura 2.1 (a) no plano $(P_t(S), P_t(I))$ e nos mostra uma espiral estável com uma

“velocidade de decaimento” muito maior que a “velocidade de rotação”. Observe-se que na figura 2.1 (c) não vemos qualquer oscilação na evolução temporal de $P_t(I)$.

2.2 Neurônios acoplados

A aproximação de campo médio simples (ACMS) fornece algum entendimento sobre o diagrama de fase e nos dá um resultado qualitativamente correto, mas (não surpreendentemente) quantitativamente leva a um erro nos expoentes e no valor crítico (λ_c). O erro está em tratar diferentes sítios como independentes. Na verdade, eles estão altamente correlacionados [35]. Além disso, não é possível reproduzirem-se as diferenças qualitativas entre o comportamento dos sistemas unidimensionais e os de dimensão mais alta [1, 45, 46, 47, 48]. Entretanto, a ACMS tem boa concordância qualitativa com um modelo estudado por O. Kinouchi e M. Coppedi [13] numa rede aleatória, que não tem estrutura espacial.

Depois de resolvermos o problema analiticamente para o estado estacionário, verificamos se o expoente³ $1/\delta_h$ é o mesmo calculado na ACMS para o processo de contato [35]. O expoente $1/\delta_h$ calculado na ACMS para o processo de contato é o mesmo encontrado nas simulações em alguns trabalhos teóricos sobre neurônios disparantes acoplados eletricamente [13, 15].

Nesta seção, vamos usar a ACMS para um caso mais geral em que $\lambda > 0$. A ACMS é definida por:

$$P_t(\alpha_x, \beta_y) \approx P_t(\alpha_x)P_t(\beta_y).$$

Como, na ACMS, estamos eliminando toda dependência espacial das probabilidades, então as equações (1.8)-(1.10) tornam-se:

$$\frac{dP_t(S)}{dt} = -\sigma P_t(S)P_t(I) + \gamma P_t(R) - rP_t(S), \quad (2.33)$$

$$\frac{dP_t(I)}{dt} = \sigma P_t(S)P_t(I) - P_t(I) + rP_t(S), \quad (2.34)$$

$$\frac{dP_t(R)}{dt} = P_t(I) - \gamma P_t(R), \quad (2.35)$$

onde⁴ $\sigma = z\lambda$ e z é o número de coordenação da rede (ou seja, o número de primeiros vizinhos

³A definição do expoente $1/\delta_h$ que usamos aqui é a mesma que encontramos no livro de J. Marro e R. Dickman [35]. No ponto crítico, $\lambda = \lambda_c$, temos $\bar{\rho} \propto r^{1/\delta_h}$ quando $r \rightarrow 0$.

⁴Observe que as equações (2.33)-(2.35) não dependem diretamente de λ ou de z . A única dependência em λ ou z é através do produto $z\lambda$. Assim, não é possível extrair informações sobre a mudança qualitativa de comportamento do sistema com a mudança de dimensão [1, 45, 46, 47, 48].

de um sítio numa rede regular: no caso da rede hipercúbica d -dimensional, $z = 2d$).

De (2.7), temos que o sistema acima torna-se:

$$\frac{dP_t(S)}{dt} = \gamma - (\gamma + r)P_t(S) - \gamma P_t(I) - \sigma P_t(S)P_t(I), \quad (2.36)$$

$$\frac{dP_t(I)}{dt} = rP_t(S) - P_t(I) + \sigma P_t(S)P_t(I). \quad (2.37)$$

Para encontrarmos o ponto fixo do sistema acima, vamos substituir o lado esquerdo das equações (2.36) e (2.37) por zero [1, 36, 43]. Assim, os pontos fixos são dados por:

$$\begin{aligned} \bar{P}(S) = 1 + \frac{1}{2\sigma} \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right] \\ \mp \frac{1}{2\sigma} \left\{ \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right]^2 + 4\sigma r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) \right\}^{1/2}, \end{aligned} \quad (2.38)$$

$$\begin{aligned} \bar{P}(I) = -\frac{1}{2\sigma} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right] \\ \pm \frac{1}{2\sigma} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) \left\{ \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right]^2 \right. \\ \left. + 4\sigma r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) \right\}^{1/2}. \end{aligned} \quad (2.39)$$

Vamos descobrir qual dos dois pontos fixos é o estável. Para isso, vamos encontrar a matriz jacobiana no ponto fixo. O sistema formado pelas equações (2.36) e (2.37) é um sistema da forma:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x, y), \\ \dot{y} &= g(x, y), \end{aligned}$$

onde $x = P_t(S)$ e $y = P_t(I)$. A matriz:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(x^*, y^*)}$$

é chamada de matriz jacobiana no ponto fixo (x^*, y^*) (neste caso: $x^* = \bar{P}(I)$ e $y^* = \bar{P}(S)$).

Assim, temos que:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} -\gamma - r - \sigma \bar{P}(I) & -\gamma - \sigma \bar{P}(S) \\ r + \sigma \bar{P}(I) & -1 + \sigma \bar{P}(S) \end{pmatrix}$$

Agora, vamos encontrar os autovalores de \mathbf{J} .

$$\begin{vmatrix} -\gamma - r - \sigma \bar{P}(I) - \xi_{\pm} & -\gamma - \sigma \bar{P}(S) \\ r + \sigma \bar{P}(I) & -1 + \sigma \bar{P}(S) - \xi_{\pm} \end{vmatrix} = 0 \Rightarrow \xi_{\pm}^2 - \tau \xi_{\pm} + \Delta = 0,$$

onde:

$$\tau = -\gamma - 1 - r - \sigma(\bar{P}(I) - \bar{P}(S)), \quad (2.40)$$

$$\Delta = \gamma + r + \gamma r + \sigma[(\gamma + 1)\bar{P}(I) - \gamma\bar{P}(S)]. \quad (2.41)$$

Então:

$$\xi_{\pm} = \frac{\tau \pm \sqrt{\tau^2 - 4\Delta}}{2}. \quad (2.42)$$

Para que um ponto fixo seja estável, é necessário que a parte real de cada autovalor de \mathbf{J} seja negativa (neste caso $\text{Re}(\xi_{\pm}) < 0$), então, no ponto fixo estável, temos que $\tau < 0$ e $\Delta > 0$. Como γ e r são sempre positivos, então, com (2.38)-(2.41), temos que o ponto fixo estável é dado por:

$$\begin{aligned} \bar{P}_S(r, \sigma) &= 1 + \frac{1}{2\sigma} \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right] \\ &\quad - \frac{1}{2\sigma} \left\{ \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right]^2 + 4\sigma r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) \right\}^{1/2}, \end{aligned} \quad (2.43)$$

$$\begin{aligned} \bar{P}_I(r, \sigma) &= -\frac{1}{2\sigma} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right] \\ &\quad + \frac{1}{2\sigma} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) \left\{ \left[r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) + 1 - \sigma \right]^2 \right. \\ &\quad \left. + 4\sigma r \left(\frac{\gamma+1}{\gamma} \right) \right\}^{1/2}. \end{aligned} \quad (2.44)$$

Reescrevendo $\bar{P}_S(r, \sigma)$ e $\bar{P}_I(r, \sigma)$ na forma

$$\frac{f(\sigma)}{g(\sigma)}, \quad \text{onde } f(0) = g(0) = 0,$$

e aplicando o teorema de L'Hospital quando $\sigma \rightarrow 0$, temos que as equações (2.43) e (2.44) se reduzem à equação (2.10), como não poderia deixar de ser.

Para encontrarmos o λ_c na ACMS, devemos fazer $r = 0$ nas equações acima. Neste caso, elas tornam-se:

$$\bar{P}_S(r=0, \sigma) = 1 + \frac{1}{2\sigma}(1 - \sigma) - \frac{1}{2\sigma}|1 - \sigma|, \quad (2.45)$$

$$\bar{P}_I(r=0, \sigma) = -\frac{1}{2\sigma} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) (1 - \sigma) + \frac{1}{2\sigma} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) |1 - \sigma|. \quad (2.46)$$

É evidente que, para $\sigma \leq 1$, temos que $\bar{P}_I(r=0, \sigma) = 0$, então $\lambda_c = 1/z$.

Expandindo $\bar{P}_I(r, \sigma)$ para r muito pequeno, temos que:

$$\bar{P}_I(r, \sigma) \stackrel{r \approx 0}{\cong} \frac{1}{1-\sigma} r, \quad \text{para } \lambda < \lambda_c, \quad (2.47)$$

$$\bar{P}_I(r, \sigma) \stackrel{r \approx 0}{\cong} \frac{\sigma-1}{\sigma} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right), \quad \text{para } \lambda > \lambda_c, \quad (2.48)$$

$$\bar{P}_I(r, \sigma) \stackrel{r \approx 0}{\cong} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right)^{1/2} r^{1/2} \quad \text{para } \lambda = \lambda_c. \quad (2.49)$$

De (2.49), temos que o expoente $1/\delta_h$ é igual a $1/2$ que é, realmente, o mesmo calculado na ACMS para o processo de contato [35], como esperado. O expoente $1/\delta_h$ é, também, o mesmo encontrado nos trabalhos teóricos de L. S. Furtado, O. Kinouchi e M. Copelli sobre neurônios disparantes acoplados eletricamente com a diferença fundamental de que nesses trabalhos o expoente é de fato $1/\delta_h = 1/2$ [13, 15].

A resposta máxima da rede de neurônios⁵ na ACMS neste modelo é $F_{max} = \gamma/(\gamma+1)$, um resultado que é facilmente obtido, calculando-se o limite de F quando $r \rightarrow \infty$, usando-se a equação (2.44). Observe-se que o valor de F_{max} independe de σ . Isso acontece porque, quando o estímulo externo é muito alto, a transmissão entre os neurônios torna-se pouco relevante.

2.3 Curvas de resposta

Nesta seção, vamos fazer algumas observações sobre as curvas de resposta obtidas na ACMS. Daqui até o fim deste capítulo, vamos fazer $\bar{P}(I) = \bar{P}_I(r) = F$, onde F é a resposta da rede de neurônios [13, 14, 15].

Observe-se que, nas figuras 2.2 e 2.3, todas as curvas de resposta convergem para o mesmo valor F_{max} sobre o qual acabamos de comentar na seção anterior. No detalhe da figura 2.2, temos a atividade estacionária espontânea ($r=0$) da rede de neurônios versus a razão de ramificação. Essa figura foi inserida com o objetivo de se mostrar, de maneira clara, a transição de fase de não-equilíbrio e a dependência da resposta da rede em σ na ausência de estímulo externo ($r=0$) depois que ela ocorre. Sem a figura inserida, isso já poderia ser visto de uma maneira não tão clara pelos valores das respostas em $r = 10^{-5} \approx 0$, uma vez que esses valores são aproximadamente os valores de F_0 e são muito próximos de zero para $\sigma \leq 1 = \sigma_c$ e claramente maiores que zero para $\sigma > \sigma_c$. Pela figura 2.3, vemos que o expoente de Stevens-Hill m

⁵Veja subseção 1.3.2.

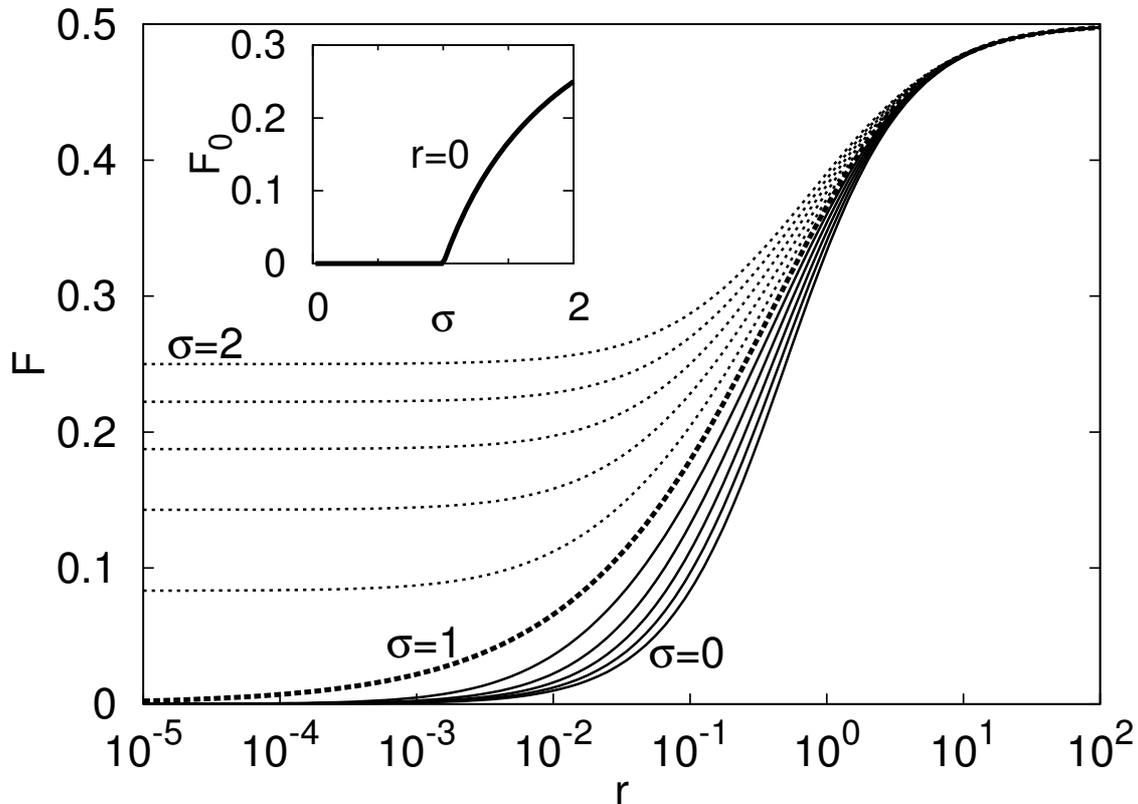


Figura 2.2 Curvas de resposta (taxa média de disparo versus taxa de estímulo) para $\gamma = 1$ de $\sigma = 0$ até 2 (em intervalos de 0,2) com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear (detalhe: atividade estacionária espontânea ($r = 0$) da rede de neurônios versus razão de ramificação)

subcrítico é igual a 1 e o crítico é $1/2$ (ou seja, $1/\delta_h = 1/2$), que são os expoentes calculados nas equações (2.47) e (2.49).

Pela figura 2.4, temos que, assim como no trabalho de L. S. Furtado e M. Copelli [15], o comportamento estacionário desse modelo na ACMS tem uma concordância razoável com resultados experimentais. As curvas de resposta experimentais⁶ foram obtidas para um rato normal (“wild type” - WT) e para um rato em que a expressão da proteína conexina-36 (responsável pelos canais intercelulares de junção de abertura) foi geneticamente eliminada (“conexin36 knocked out” - Cx36-KO). A diferença nas curvas de resposta pode ser vista na figura 2.4. Elas exibem um aumento na faixa dinâmica na presença de acoplamento elétrico.

Os valores de r para as nossas curvas foram deslocados em três ordens de grandeza para

⁶Forte suporte experimental para nossa conjectura na regra de interações elétricas está na retina dos mamíferos. Deans et al. [34] mediram a taxa de disparos de células ganglionares centrais para intensidade luminosa variando.

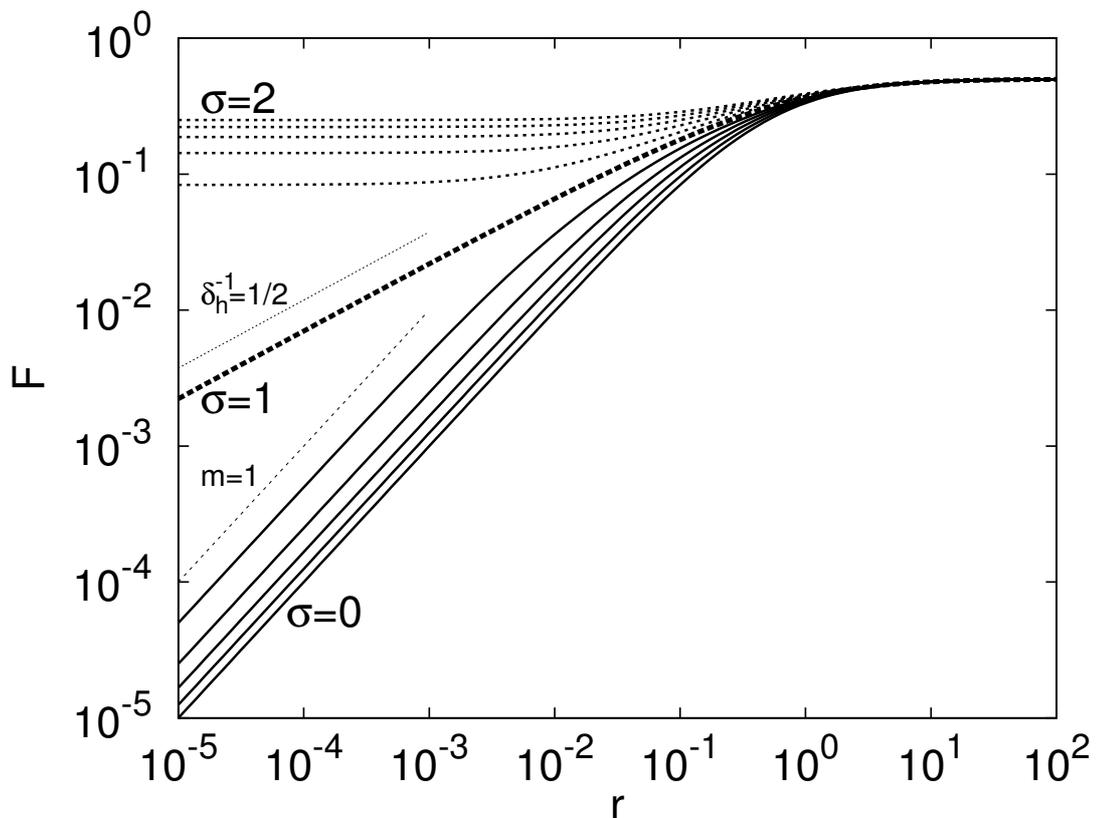


Figura 2.3 O mesmo que a figura 2.2, com escalas horizontal e vertical logarítmicas

a direita, para se ajustar com as curvas experimentais. Infelizmente, assim como no trabalho de L. S. Furtado e M. Copelli [15], a concordância experimental não saiu naturalmente, pois nós usamos valores diferentes de γ (ou seja, períodos refratários diferentes) para o casos desacoplado e acoplado. Além disso, a curva para o caso acoplado não é uma curva crítica e sim uma sub-crítica. Conforme veremos a seguir, seria razoável esperar-se que a rede biológica se encontrasse no regime crítico [13, 49]. No entanto, o expoente m da curva de resposta do rato normal⁷ é de $\sim 0,58 > 1/2$, possivelmente um efeito de tamanho finito dessa rede.

⁷Esse expoente é encontrado graficamente (veja-se detalhe da figura 2.4).

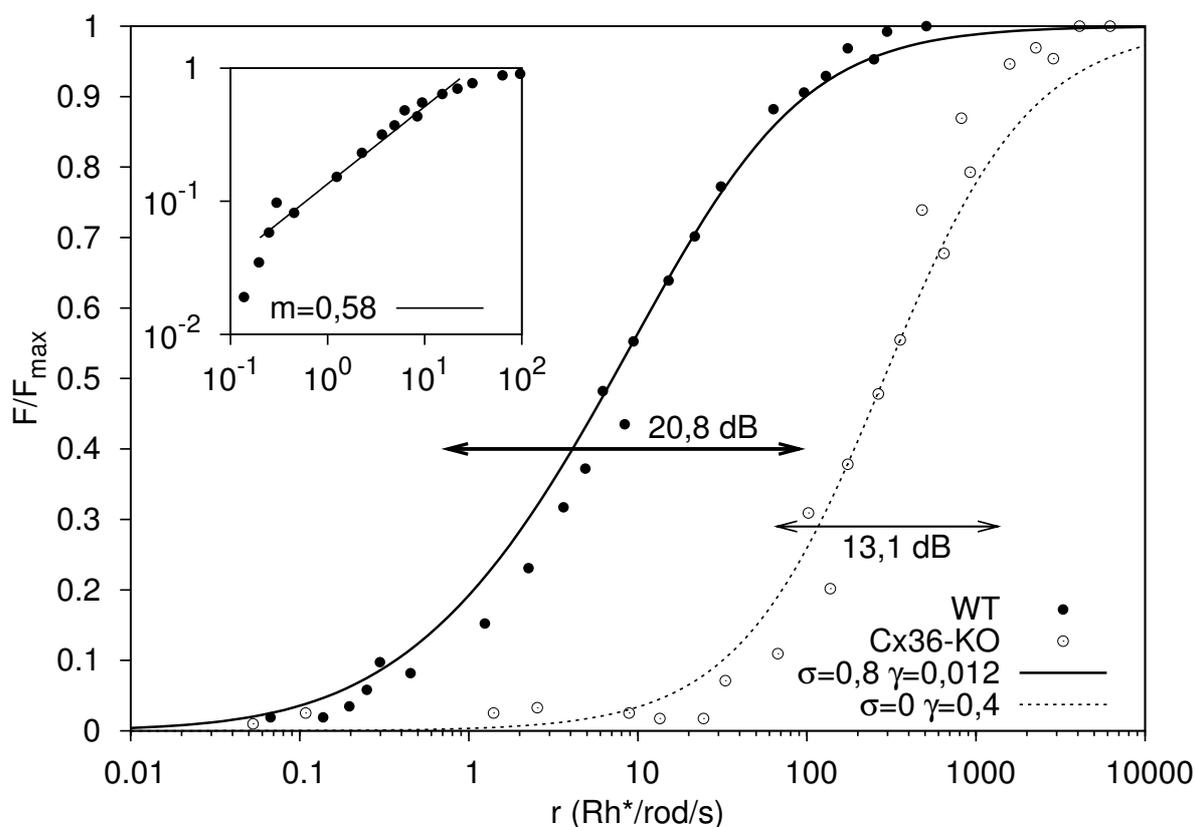


Figura 2.4 Curvas de resposta experimentais [34] normalizadas (taxa de disparo versus intensidade luminosa) de células ganglionares centrais da retina de rato. Os círculos preenchidos (abertos) são para rato WT (Cx36-KO). A curva contínua (pontilhada) é a ACMS para $\sigma = 0,8$ e $\gamma = 0,012$ ($\sigma = 0$ e $\gamma = 0,4$). Experiência feita *in vitro*. Detalhe: Curva de resposta experimental normalizada (taxa de disparo versus intensidade luminosa) de células ganglionares centrais da retina de rato WT (círculos) e função de r da forma Kr^m (curva), onde $m = 0,58$ (esse expoente é obtido graficamente).

2.4 Faixa dinâmica

Agora, vamos calcular a expressão da faixa dinâmica Δ em função de σ para a ACMS com base na definição que aparece na Introdução⁸. Primeiramente, devemos zerar o primeiro membro das equações (2.36) e (2.37) para descobirmos o valor de r em função de $\bar{P}(I) = F$ e, assim, calcular as expressões de $r_{0,1}$ e $r_{0,9}$ (usando (1.1)) em função de γ e σ em cada um dos casos abaixo.

⁸Veja subseção 1.2.

Para $\sigma \leq \sigma_c$, temos que:

$$r_x = \begin{cases} \frac{1}{9} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) (1 - 0,9\sigma) & \text{para } x = 0,1, \\ 9 \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) (1 - 0,1\sigma) & \text{para } x = 0,9. \end{cases} \quad (2.50)$$

Assim, temos que:

$$\frac{r_{0,9}}{r_{0,1}} = 81 \left(\frac{1 - 0,1\sigma}{1 - 0,9\sigma} \right). \quad (2.51)$$

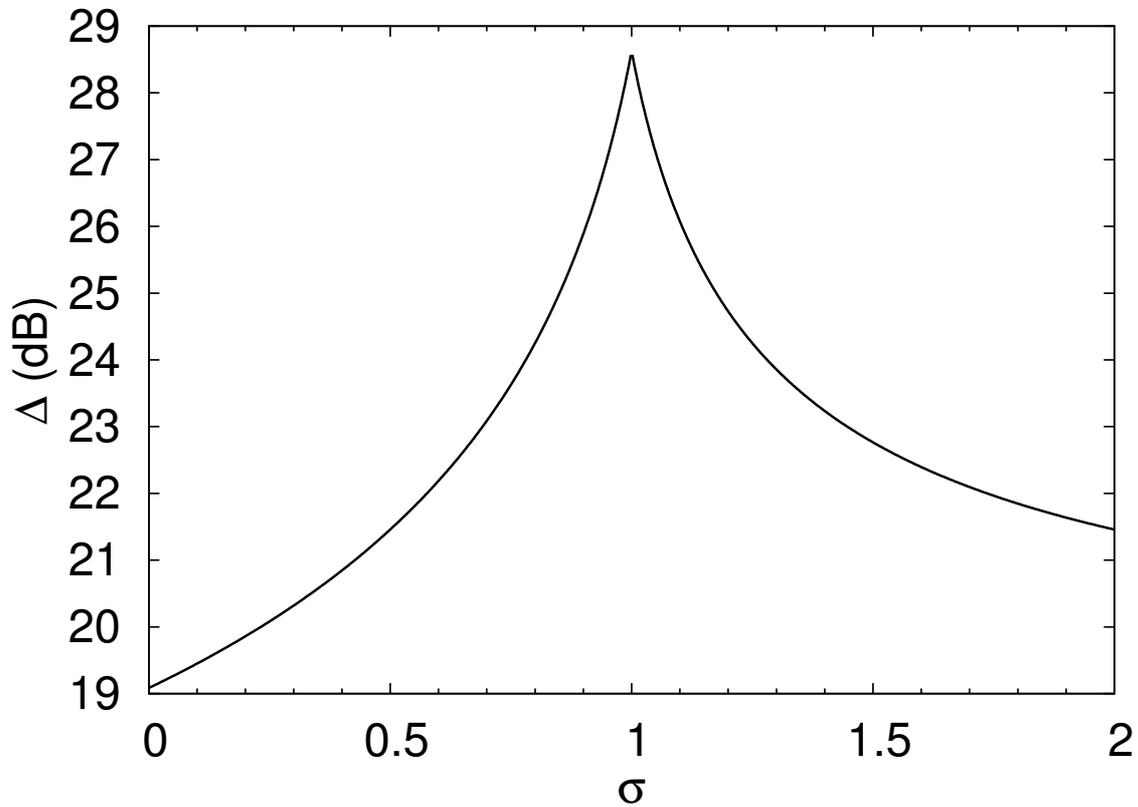


Figura 2.5 Faixa dinâmica versus razão de ramificação para a ACMS

Para $\sigma \geq \sigma_c$, temos que:

$$r_x = \begin{cases} \frac{1}{9} \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) (\sigma - 0,9) & \text{para } x = 0,1, \\ 9 \left(\frac{\gamma}{\gamma+1} \right) (\sigma - 0,1) & \text{para } x = 0,9. \end{cases} \quad (2.52)$$

Assim, temos que:

$$\frac{r_{0,9}}{r_{0,1}} = 81 \left(\frac{\sigma - 0,1}{\sigma - 0,9} \right). \quad (2.53)$$

Então, a expressão de $\Delta(\sigma)$ é dada por:

$$\Delta(\sigma) = \begin{cases} 10 \log \left[81 \left(\frac{1 - 0,1\sigma}{1 - 0,9\sigma} \right) \right] & \text{para } \sigma \leq \sigma_c, \\ 10 \log \left[81 \left(\frac{\sigma - 0,1}{\sigma - 0,9} \right) \right] & \text{para } \sigma \geq \sigma_c. \end{cases} \quad (2.54)$$

Observe-se que $\Delta(\sigma)$ é contínua, mas apresenta uma descontinuidade na derivada em σ_c . Além disso, na ACMS, Δ não depende de γ . O fato mais importante é que a faixa dinâmica é máxima em $\sigma = \sigma_c$. É muito fácil ver que o valor de $\Delta(\sigma_c)$ é exatamente 50% maior que $\Delta(0)$, ou seja, tem um valor⁹ de $15 \log_{10}(81) \sim 28,5$ dB.

Agora, vamos comparar $\Delta(\sigma)$ que calculamos para a ACMS com o encontrado recentemente via ACMS e simulações por O. Kinouchi e M. Copelli [13] numa rede aleatória. Pela figura 2.6, vemos que há uma ótima concordância qualitativa entre a curva $\Delta(\sigma)$ que calculamos via ACMS com a que eles encontraram via ACMS e simulações. O motivo por que ocorreu a concordância qualitativa está relacionado com o fato de que eles usaram uma rede aleatória [50], que não tem estrutura espacial. A rede aleatória que eles usaram tem N elementos com $NK/2$ ligações, sendo designadas para pares de elementos escolhidos aleatoriamente. Isso produz uma conectividade média K , onde cada elemento i ($i = 1, \dots, N$) é conectado aleatoriamente a K_i vizinhos. A distribuição $P(K_i)$ de vizinhos é uma distribuição binomial com média K . A probabilidade de que um vizinho ativo j excite um elemento i é dada por p_{ij} , uma variável aleatória com distribuição uniforme no intervalo $[0, p_{\max}]$. Os pesos são simétricos ($p_{ij} = p_{ji}$) e são mantidos fixos em todas as simulações (“desordem congelada”). A razão local de ramificação $\sigma_j = \sum_i^{K_j} p_{ij}$ corresponde à média do número de excitações criadas no próximo passo de tempo pelo j -ésimo elemento [51]. A distribuição $P(\sigma_j)$ das razões locais de ramificação é uma distribuição unimodal com média $\sigma = \langle \sigma_j \rangle$. A média da razão de ramificação σ é o parâmetro de controle relevante. Nas simulações, eles controlam o valor de σ , escolhendo $p_{\max} = 2\sigma/K$ e mantendo $\sigma < K/2$. Observe-se que o σ deles é análogo ao nosso. Como no modelo deles os parâmetros relevantes são médias (K e σ) de grandezas locais (k_j e p_{ij}), sendo, então, a ACMS uma boa aproximação no modelo citado para valores suficientemente grandes

⁹Veja seção 2.1.

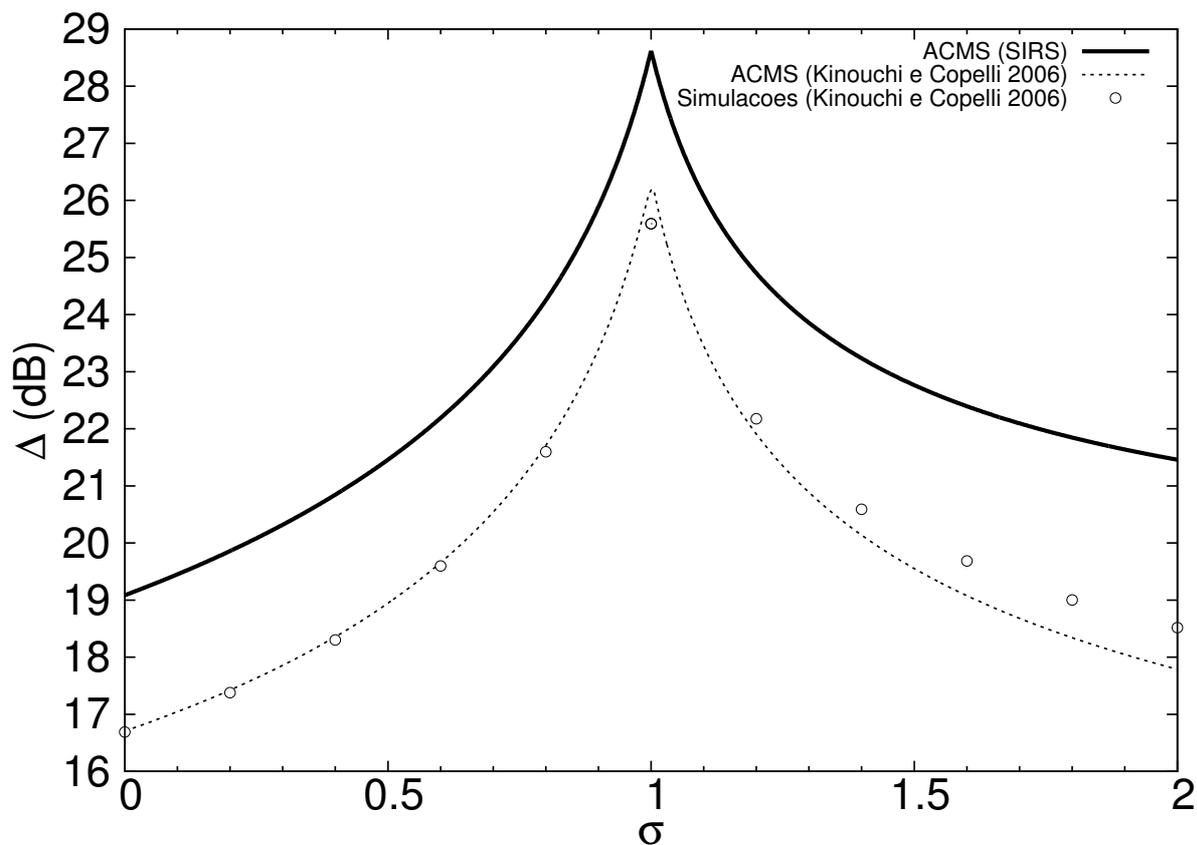


Figura 2.6 Comparação da nossa faixa dinâmica na ACMS com os resultados de O. Kinouchi e M. Copelli [13]

de conectividade média¹⁰, por isso a ACMS da referência [13] concordou tão bem com as suas simulações.

Apesar da ótima concordância qualitativa da faixa dinâmica que calculamos via ACMS com a deles, há uma nada desprezível discordância numérica. O motivo por que ocorreu a discordância numérica está relacionado com o fato de que eles usaram um autômato celular, que tem tempo discreto [15, 35, 38, 39], enquanto aqui usamos um modelo com tempo contínuo [35, 38, 53, 54]. Devido a esse fato, usamos taxas de transição, que variam de zero a infinito, enquanto os autores referidos usam probabilidades que variam de zero a um. Como o estímulo externo agindo na rede de neurônios (que no contexto biológico, pode ser relacionado,

¹⁰A ACMS também pode ser uma boa aproximação para redes hipercúbicas, “mais precisamente, os expoentes de campo médio são incorretos para dimensões espaciais $d < d_c = 4$ (Obukhov 1980) [52]. d_c denota a dimensão super-crítica, sobre as quais flutuações são fracas demais para mudar os expoentes críticos de seus valores de campo médio.” [35]

por exemplo, com a concentração de um dado odorante presente em um epitélio olfativo [10], ou a intensidade luminosa estimulando uma retina [34]) pode variar de zero a infinito, então, no autômato celular, deve ser usada uma função que relacione uma grandeza que varie de zero a infinito com uma que varie de zero a um. No modelo estudado por O. Kinouchi e M. Copelli [13] (bem como em outros modelos de neurônios disparantes acoplados eletricamente [14, 15]), eles usaram um processo de Poisson ($p_r = 1 - \exp(-r\Delta t)$) para fazer essa relação. Isso faz com que este modelo estudado aqui não concorde quantitativamente com o deles para alto estímulo, pois, no limite quando $r \rightarrow \infty$ no modelo SIRS, temos que $\bar{P}(S) = 0$, enquanto que no autômato celular $\bar{P}(S)$ atinge um valor mínimo maior que zero¹¹.

¹¹Há uma óbvia adaptação de notação aqui, pois no artigo de O. Kinouchi e M. Copelli [13] não existe essa notação $\bar{P}(S)$. Entretanto, assim como no nosso modelo, no modelo deles, $\bar{P}(S)$ seria a probabilidade de encontrar um sítio no estado de repouso.

A aproximação de pares

Como não é possível a extração de informações sobre a dependência qualitativa do comportamento do sistema com a dimensão¹ na aproximação de campo médio simples² [1, 45, 46, 47, 48], então vamos fazer a aproximação de pares para estudarmos a influência da dimensão sobre Δ . Para isso, complementamos as equações (1.8)-(1.10) com as equações para as probabilidades conjuntas $P_t(\alpha_x, \beta_y)$ para o conjunto dos primeiros vizinhos de x e y baseadas na regra de transição que descrevemos em (1.7) [1]. Estas são:

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(S_x, I_y)}{dt} &= \gamma P_t(R_x, I_y) - (\lambda + 1 + r)P_t(S_x, I_y) + rP_t(S_x, S_y) \\ &\quad + \sum_{w \in \mathcal{N}^x(y)} \lambda P_t(S_x, S_y, I_w) - \sum_{w \in \mathcal{N}^y(x)} \lambda P_t(I_w, S_x, I_y), \end{aligned} \quad (3.1)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(S_x, R_y)}{dt} &= P_t(S_x, I_y) + \gamma P_t(R_x, R_y) - (\gamma + r)P_t(S_x, R_y) \\ &\quad - \sum_{w \in \mathcal{N}^y(x)} \lambda P_t(I_w, S_x, R_y), \end{aligned} \quad (3.2)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(R_x, I_y)}{dt} &= -(\gamma + 1)P_t(R_x, I_y) + P_t(I_x, I_y) + rP_t(R_x, S_y) \\ &\quad + \sum_{w \in \mathcal{N}^x(y)} \lambda P_t(R_x, S_y, I_w), \end{aligned} \quad (3.3)$$

onde $\mathcal{N}^x(y)$ é o conjunto de sítios vizinhos mais próximos de y , excluindo-se o sítio x . O valor de $P_t(\alpha_x, \beta_y, \chi_w)$ é a probabilidade conjunta de ter estado α no sítio x , estado β no sítio y e estado χ no sítio w no tempo t . A equação (3.1) é encontrada, considerando-se todas as transições que saem ou que entram na configuração do par (S_x, I_y) , as quais listamos a seguir:

- Um par (R_x, I_y) muda para um par (S_x, I_y) com uma taxa γ .
- Um par (S_x, I_y) muda para um par (I_x, I_y) com uma taxa λ (nesse caso, o sítio x muda do estado S para o estado I , devido ao sítio y , com uma taxa λ), que também muda para um par (S_x, R_y) com uma taxa 1 e ainda muda para um par (I_x, I_y) com uma taxa r .

¹Número de vizinhos

²Mais precisamente, na aproximação de campo médio simples, não é possível reproduzirem-se as diferenças qualitativas entre o comportamento dos sistemas unidimensionais e os de dimensão mais alta [1, 45, 46, 47, 48].

- Um par (S_x, S_y) muda para um par (S_x, I_y) com uma taxa r .
- A configuração da trinca (S_x, S_y, I_w) muda para uma trinca (S_x, I_y, I_w) com uma taxa λ (nesse caso, o sítio y muda do estado S para o estado I , devido ao sítio w , com uma taxa λ) tal que uma configuração (S_x, S_y) é mudada para (S_x, I_y) .
- Uma trinca (I_w, S_x, I_y) muda para uma trinca (I_w, I_x, I_y) com uma taxa λ (nesse caso, o sítio x muda do estado S para o estado I , devido ao sítio w , com uma taxa λ).

As equações para $P_t(S_x, R_y)$ e $P_t(R_x, I_y)$ são obtidas de uma maneira análoga [1]. Observe-se que estamos considerando dinâmicas tais que, a cada instante de tempo, só um sítio pode ser atualizado [38].

Para fechar os sistemas formados pelas equações (1.8)-(1.10) e (3.1)-(3.3) e para derivar um conjunto de equações autônomas para $P_t(\alpha_x)$ e $P_t(\alpha_x, \beta_y)$, aproximamos a probabilidade conjunta de trinca $P_t(\alpha_x, \beta_y, \chi_w)$, sendo x e w vizinhos mais próximos de y , pelo produto de duas probabilidades de par $P_t(\alpha_x, \beta_y)$ e $P_t(\beta_y, \chi_w)$ dividido pela probabilidade $P_t(\beta_y)$ [1, 35, 36, 38], ou seja, fazemos:

$$P_t(\alpha_x, \beta_y, \chi_w) = \frac{P_t(\alpha_x, \beta_y)P_t(\beta_y, \chi_w)}{P_t(\beta_y)}. \quad (3.4)$$

Note-se que fizemos uso aqui da estrutura da rede hipercúbica. Em tais redes, três sítios adjacentes— x, y, w —não podem formar um triângulo, mas somente cadeias abertas. Isso não acontece em outras redes, como a rede triangular, onde outras configurações também precisam ser consideradas [1]. Para deduzirmos a equação (3.4), usamos a definição de probabilidade condicional [38]:

$$\begin{aligned} P_t(\alpha_x, \beta_y, \chi_w) &= P_t(\alpha_x | \beta_y, \chi_w) P_t(\beta_y, \chi_w), \\ P_t(\alpha_x, \beta_y) &= P_t(\alpha_x | \beta_y) P_t(\beta_y), \end{aligned}$$

e fazemos a seguinte aproximação $P_t(\alpha_x | \beta_y, \chi_w) \approx P_t(\alpha_x | \beta_y)$, que consiste em levar em consideração somente as correlações entre os primeiros vizinhos, daí a grande importância do fato de três sítios adjacentes— x, y, w —formarem somente cadeias abertas.

Para fazer os cálculos com a aproximação de pares, assumiremos, de agora em diante, que o nosso sistema é espacialmente uniforme. O sítio x , nas equações (1.8)-(1.10) e (3.1)-(3.3), pode ser escolhido para ser a origem [1, 35, 38]. Assim, podemos usar as seguintes definições:

$$P_t(S, I) = \frac{1}{z} \sum_{y \in \mathcal{N}(x)} P_t(S_x, I_y), \quad (3.5)$$

$$P_t(\alpha, \beta, \chi) = \frac{1}{z-1} \sum_{w \in \mathcal{N}^x(y)} P_t(\alpha_x, \beta_y, \chi_w), \quad (3.6)$$

onde $z = 2d$ é o número de primeiros vizinhos de um sítio na rede hipercúbica d -dimensional.

Substituindo (3.5) em (1.8)-(1.10), temos que:

$$\frac{dP_t(S)}{dt} = -z\lambda P_t(S, I) + \gamma P_t(R) - rP_t(S), \quad (3.7)$$

$$\frac{dP_t(I)}{dt} = z\lambda P_t(S, I) - P_t(I) + rP_t(S), \quad (3.8)$$

$$\frac{dP_t(R)}{dt} = P_t(I) - \gamma P_t(R). \quad (3.9)$$

E substituindo (3.5) e (3.6) em (3.1)-(3.3), temos que:

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(S, I)}{dt} &= \gamma P_t(R, I) - (\lambda + 1 + r)P_t(S, I) + rP_t(S, S) \\ &\quad + (z-1)\lambda P_t(S, S, I) - (z-1)\lambda P_t(I, S, I), \end{aligned} \quad (3.10)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(S, R)}{dt} &= P_t(S, I) + \gamma P_t(R, R) - (\gamma + r)P_t(S, R) \\ &\quad - (z-1)\lambda P_t(I, S, R), \end{aligned} \quad (3.11)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(R, I)}{dt} &= -(\gamma + 1)P_t(R, I) + P_t(I, I) + rP_t(R, S) \\ &\quad + (z-1)\lambda P_t(R, S, I). \end{aligned} \quad (3.12)$$

Aplicando a condição de normalização (2.7), podemos “eliminar” a equação (3.9) do sistema (3.7)-(3.9) e reescrever as equações (3.7) e (3.8) da seguinte forma:

$$\frac{dP_t(S)}{dt} = \gamma - (\gamma + r)P_t(S) - \gamma P_t(I) - z\lambda P_t(S, I), \quad (3.13)$$

$$\frac{dP_t(I)}{dt} = rP_t(S) - P_t(I) + z\lambda P_t(S, I). \quad (3.14)$$

Como o nosso sistema é isotrópico, ou seja, $P_t(\alpha, \beta) = P_t(\beta, \alpha)$, então nos restam apenas seis probabilidades de pares independentes: $P_t(S, I)$, $P_t(S, R)$, $P_t(R, I)$, $P_t(S, S)$, $P_t(I, I)$ e $P_t(R, R)$. Como $P_t(\alpha) = P_t(\alpha, S) + P_t(\alpha, I) + P_t(\alpha, R)$, então $P_t(S, S)$, $P_t(I, I)$ e $P_t(R, R)$ dependem de $P_t(S)$, $P_t(I)$, $P_t(S, I)$, $P_t(S, R)$ e $P_t(R, I)$, portanto podemos reescrever as equações (3.10)-(3.12) em função exclusivamente de $P_t(S)$, $P_t(I)$, $P_t(S, I)$, $P_t(S, R)$ e $P_t(R, I)$:

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(S, I)}{dt} &= rP_t(S) - (\lambda + 1 + 2r)P_t(S, I) - rP_t(S, R) + \gamma P_t(R, I) \\ &\quad + (z-1)\lambda \frac{P_t(S, I)}{P_t(S)} [P_t(S) - 2P_t(S, I) - P_t(S, R)], \end{aligned} \quad (3.15)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(S, R)}{dt} &= \gamma - \gamma P_t(S) - \gamma P_t(I) + P_t(S, I) - (2\gamma + r)P_t(S, R) - \gamma P_t(R, I) \\ &\quad - (z-1)\lambda \frac{P_t(S, I)P_t(S, R)}{P_t(S)}, \end{aligned} \quad (3.16)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_t(R,I)}{dt} = & P_t(I) - P_t(S,I) + rP_t(S,R) - (2 + \gamma)P_t(R,I) + \\ & (z-1)\lambda \frac{P_t(S,I)P_t(S,R)}{P_t(S)}. \end{aligned} \quad (3.17)$$

O sistema formado pelas equações (3.13)-(3.17) é um conjunto fechado de cinco equações diferenciais acopladas. Agora, vamos encontrar as soluções estacionárias para esse sistema. Para isso, vamos zerar o primeiro membro de todas as equações [1, 36, 43]. Fazendo $x = \bar{P}(I)$, temos que:

$$\gamma - (\gamma + r)\bar{P}(S) - \gamma x - z\lambda\bar{P}(S,I) = 0, \quad (3.18)$$

$$r\bar{P}(S) - x + z\lambda\bar{P}(S,I) = 0, \quad (3.19)$$

$$\begin{aligned} r\bar{P}(S) - (\lambda + 1 + 2r)\bar{P}(S,I) - r\bar{P}(S,R) + \gamma\bar{P}(R,I) + \\ (z-1)\lambda \frac{\bar{P}(S,I)}{\bar{P}(S)} [\bar{P}(S) - 2\bar{P}(S,I) - \bar{P}(S,R)] = 0, \end{aligned} \quad (3.20)$$

$$\begin{aligned} \gamma - \gamma\bar{P}(S) - \gamma x + \bar{P}(S,I) - (2\gamma + r)\bar{P}(S,R) - \\ \gamma\bar{P}(R,I) - (z-1)\lambda \frac{\bar{P}(S,I)\bar{P}(S,R)}{\bar{P}(S)} = 0, \end{aligned} \quad (3.21)$$

$$\begin{aligned} x - \bar{P}(S,I) + r\bar{P}(S,R) - (2 + \gamma)\bar{P}(R,I) + \\ (z-1)\lambda \frac{\bar{P}(S,I)\bar{P}(S,R)}{\bar{P}(S)} = 0, \end{aligned} \quad (3.22)$$

onde $\bar{P}(\alpha, \beta)$ é a probabilidade aproximada de haver estados α e β em sítios vizinhos.

Somando (3.18) e (3.19), temos que:

$$\bar{P}(S) = \frac{\gamma - (\gamma + 1)x}{\gamma}. \quad (3.23)$$

Substituindo (3.23) em (3.19), temos que:

$$\bar{P}(S,I) = \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{z\lambda\gamma}. \quad (3.24)$$

E substituindo (3.23) e (3.24) em (3.20)-(3.22), temos que:

$$\begin{aligned} \frac{r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{\gamma} - \frac{(\lambda + 1 + 2r)\{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]\}}{z\lambda\gamma} \\ - r\bar{P}(S,R) + \gamma\bar{P}(R,I) + \\ \frac{z-1}{z} \left\{ \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{\gamma - (\gamma + 1)x} \right\} \left\{ \frac{\gamma - (\gamma + 1)x}{\gamma} - \right. \\ \left. \frac{2\{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]\}}{z\lambda\gamma} - \bar{P}(S,R) \right\} = 0, \end{aligned} \quad (3.25)$$

$$x + \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{z\lambda\gamma} - (2\gamma + r)\bar{P}(S, R) - \gamma\bar{P}(R, I) - \frac{z-1}{z} \left\{ \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{\gamma - (\gamma + 1)x} \right\} \bar{P}(S, R) = 0, \quad (3.26)$$

$$x - \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{z\lambda\gamma} + r\bar{P}(S, R) - (2 + \gamma)\bar{P}(R, I) + \frac{z-1}{z} \left\{ \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{\gamma - (\gamma + 1)x} \right\} \bar{P}(S, R) = 0. \quad (3.27)$$

Somando (3.26) e (3.27), temos que:

$$\bar{P}(R, I) = \frac{x - \gamma\bar{P}(S, R)}{\gamma + 1}. \quad (3.28)$$

Substituindo (3.28) em (3.26), temos que:

$$\bar{P}(S, R) = \frac{\frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{z\lambda\gamma} + \frac{x}{\gamma + 1}}{r + \gamma \left(1 + \frac{1}{\gamma + 1}\right) + \frac{z-1}{z} \left\{ \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{\gamma - (\gamma + 1)x} \right\}}. \quad (3.29)$$

Substituindo (3.29) em (3.28), temos que:

$$\bar{P}(R, I) = \frac{1}{\gamma + 1} \left\{ x - \frac{\gamma \left\{ \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{z\lambda\gamma} + \frac{x}{\gamma + 1} \right\}}{r + \gamma \left(1 + \frac{1}{\gamma + 1}\right) + \frac{z-1}{z} \left\{ \frac{\gamma x - r[\gamma - (\gamma + 1)x]}{\gamma - (\gamma + 1)x} \right\}} \right\}. \quad (3.30)$$

Substituindo (3.29) e (3.30) em (3.25) e fazendo muitas simplificações, descobrimos que x satisfaz a equação cúbica abaixo:

$$A_1x^3 + A_2x^2 + A_3x + A_4 = 0, \quad (3.31)$$

onde:

$$\begin{aligned} A_1 = & \gamma^2 \{ \gamma^3 [z^2(z-1)\lambda - z] + \gamma^2 [z(2z^2 - 2z - 1)\lambda - 2z - 1] + \gamma [2z(z^2 - z - 1)\lambda - \\ & 2z - 1] + z[(z^2 - z - 1)\lambda - 1] \} - \\ & r \{ r^2(\gamma + 1)^4 + \\ & r[\gamma^5 z + \gamma^4(z\lambda + 4z + 3) + \gamma^3(4z\lambda + 7z + 9) + \gamma^2(6z\lambda + 7z + 9) + \\ & \gamma(4z\lambda + 4z + 3) + z\lambda + z] + \\ & \gamma \{ \gamma^4(z^2\lambda + 2z) + \gamma^3[z(3z + 2)\lambda + 6z + 3] + 2\gamma^2[z(2z + 3)\lambda + 4z + 3] + \\ & 3\gamma[z(z + 2)\lambda + 2z + 1] + z[(z + 2)\lambda + 2] \} \}, \end{aligned} \quad (3.32)$$

$$\begin{aligned}
A_2 = & \gamma \left\{ z\gamma^2 \{ \gamma^2 [-2z(z-1)\lambda + z + 1] + \gamma [-(3z^2 - 4z - 1)\lambda + z + 3] - (2z^2 - 3z - 1)\lambda + \right. \\
& z + 1 \} + \\
& r \left\{ 3r^2(\gamma + 1)^3 + \right. \\
& r[3\gamma^4 z + \gamma^3(3z\lambda + 11z + 6) + \gamma^2(9z\lambda + 16z + 12) + \gamma(9z\lambda + 11z + 6) + \\
& 3z\lambda + 3z] + \\
& \gamma \{ \gamma^3 [3z^2\lambda + z(z + 4)] + \gamma^2 [4z(2z + 1)\lambda + \\
& 2z(z + 6) + 3] + \gamma [z(9z + 8)\lambda + 2z(z + 6) + 3] + \\
& \left. \left. z[4(z + 1)\lambda + z + 4] \} \right\} \right\}, \tag{3.33}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
A_3 = & \gamma^2 \left\{ z^2 \gamma^2 \{ \gamma [(z-1)\lambda - 1] + (z-2)\lambda - 1 \} - \right. \\
& r \left\{ 3r^2(\gamma + 1)^2 + \right. \\
& r[3\gamma^3 z + \gamma^2(3z\lambda + 10z + 3) + \gamma(6z\lambda + 10z + 3) + 3z\lambda + 3z] + \\
& z\gamma \{ \gamma^2 [3z\lambda + 2(z + 1)] + \gamma [(7z + 2)\lambda + 3(z + 2)] + (5z + 2)\lambda + \\
& \left. \left. 2(z + 1) \} \right\} \right\}, \tag{3.34}
\end{aligned}$$

$$A_4 = r\gamma^3 \{ r^2(\gamma + 1) + rz[\gamma^2 + \gamma(\lambda + 3) + \lambda + 1] + z^2\gamma[\gamma(\lambda + 1) + 2\lambda + 1] \}. \tag{3.35}$$

Para encontrarmos o $\lambda_c(\gamma)$ na aproximação de pares, devemos fazer $r = 0$ nas equações (3.31)-(3.35). Neste caso, elas tornam-se [1]:

$$x(a_1 x^2 + a_2 x + a_3) = 0, \tag{3.36}$$

onde:

$$\begin{aligned}
a_1 = & \gamma^3 [z^2(z-1)\lambda - z] + \gamma^2 [z(2z^2 - 2z - 1)\lambda - 2z - 1] + \gamma [2z(z^2 - z - 1)\lambda - 2z - 1] + \\
& z[(z^2 - z - 1)\lambda - 1], \tag{3.37}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
a_2 = & z\gamma \{ \gamma^2 [-2z(z-1)\lambda + z + 1] + \gamma [-(3z^2 - 4z - 1)\lambda + z + 3] - (2z^2 - 3z - 1)\lambda + \\
& z + 1 \}, \tag{3.38}
\end{aligned}$$

$$a_3 = z^2 \gamma^2 \{ \gamma [(z-1)\lambda - 1] + (z-2)\lambda - 1 \}. \tag{3.39}$$

Uma das raízes do fator quadrático da equação (3.36) está sempre acima do valor de satura-

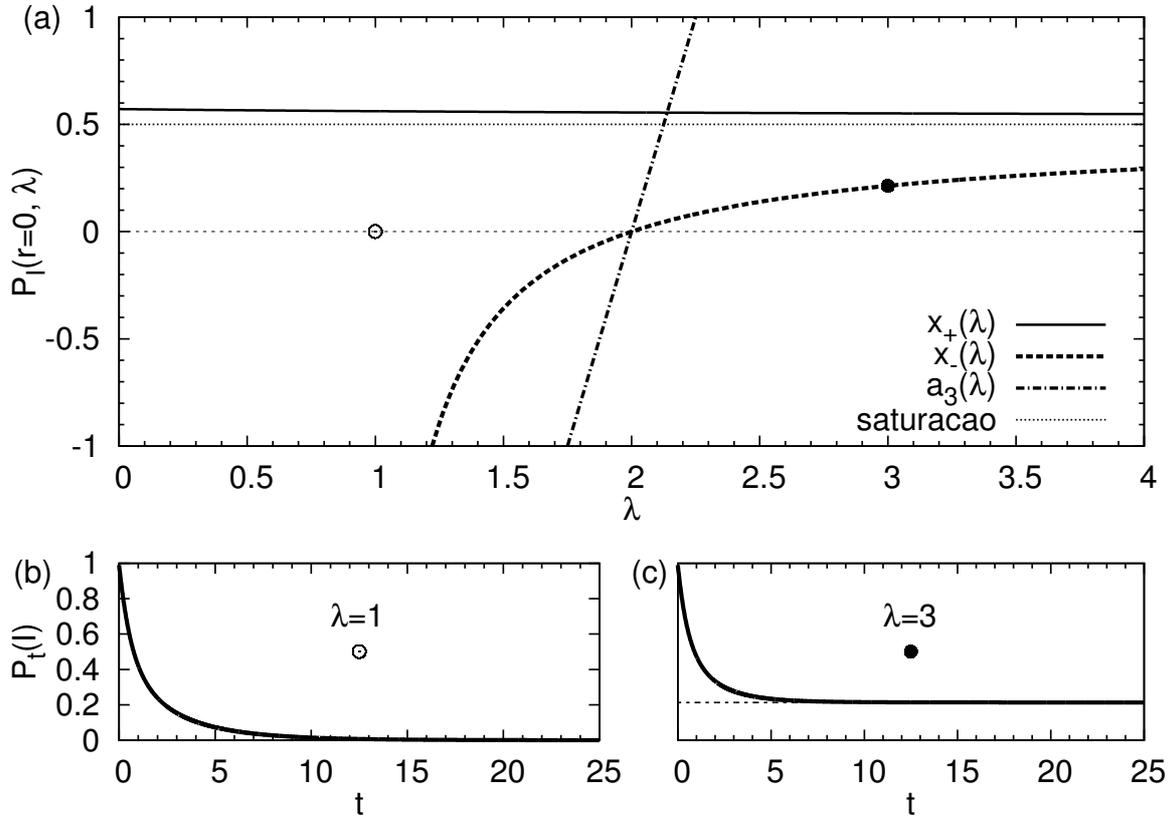


Figura 3.1 (a) Raízes de (3.36) em função de λ , (b) evolução temporal de $P_I(t)$ para $\lambda = 1$ (subcrítico) e (c) evolução temporal de $P_I(t)$ para $\lambda = 3$ (supercrítico). Os três gráficos foram feitos para uma dimensão ($d = 1$), $\gamma = 1$ e $r = 0$. Observe-se que, de (3.40), para esses valores de d e γ temos que $\lambda_c = 2$.

$\zeta\tilde{\rho}^3 \bar{P}_I(r = 0, \lambda \rightarrow \infty) = \gamma/(\gamma + 1)$ (veja-se figura 3.1), portanto nunca tem significado físico para este modelo. A outra raiz do fator quadrático é negativa, para $a_3 < 0$, então, para $a_3 \leq 0$, só a raiz zero tem significado físico. Para $a_3 > 0$, temos duas raízes com significado físico⁴. Assim, a expressão de $\lambda_c(\gamma)$ é encontrada fazendo $a_3 = 0$ [1], então:

$$\lambda_c(\gamma) = \frac{\gamma + 1}{2d - 2 + (2d - 1)\gamma}, \quad d = 1, 2, 3, \dots, \quad (3.40)$$

³A saturação para $r = 0$ acontece quando λ é tão grande que qualquer sítio no estado S passa instantaneamente para o estado I (veja-se definição (1.7)), assim, é fácil encontrar $\bar{P}_I(r = 0, \lambda \rightarrow \infty)$ fazendo $\bar{P}(S) = 0$ na equação (3.23), lembrando que $x = \bar{P}(I)$. Observe-se que esse é o mesmo valor de saturação para $r \rightarrow \infty$, pois a equação (3.23) independe de λ ou r .

⁴Observe-se que, de (3.39), temos que a_3 é monotonicamente crescente com λ , portanto a_3 é negativo para $\lambda < \lambda_c$ e positivo para $\lambda > \lambda_c$.

lembrando que na rede hipercúbica $z = 2d$. A expressão de $\lambda_c(\gamma)$, bem como as equações (3.36)-(3.39) são, como não poderiam deixar de ser, as mesmas encontradas no artigo de J. Joo e J. L. Lebowitz [1]. Fazendo o limite $d \rightarrow \infty$, na equação acima, obtemos $2d\lambda_c = z\lambda_c \equiv \sigma_c = 1$, o mesmo resultado da ACMS, como esperado.

Para estudar a estabilidade do estado estacionário na aproximação de pares para $r = 0$, J. Joo e J. L. Lebowitz [1] linearizaram o sistema de equações diferenciais acopladas que eles encontraram⁵ nos valores do estado estacionário. Então, eles descobriram o sinal da parte real de cada autovalor da matriz jacobiana do sistema linearizado. Como esperado, a solução do estado estacionário positiva que tem significado físico é estável para $\lambda > \lambda_c$. A solução zero do estado estacionário é estável para $\lambda \leq \lambda_c$ e instável para $\lambda > \lambda_c$. Resolvemos numericamente o sistema (3.13)-(3.17) para $r = 0$ para o caso dependente do tempo, usando o método de Runge-Kutta de quarta ordem e ilustramos, na figura 3.1, um caso particular do sistema, evoluindo para o estado estacionário estável previsto para os casos subcrítico e supercrítico.

Agora, vamos retornar para o caso geral em que $r \geq 0$. Infelizmente, não é possível fatorar-se a equação (3.31), sem se conhecer as suas raízes, razão pela qual, para resolvê-la vamos precisar usar o algoritmo de Cardano. Assim, temos a solução analítica do sistema (3.13)-(3.17) para o estado estacionário (veja apêndice A).

Ao fazermos o gráfico das raízes de (3.31) em função de r em escala logarítmica na horizontal e linear na vertical (veja figura 3.2 (a)), percebemos uma peculiaridade muito interessante. Há uma linha que tem a forma típica de uma curva de resposta [13, 15, 30] formada pelas raízes x_3 e x_2 . Observe-se que a raiz x_1 (que não participa para qualquer valor de r da curva de resposta) está sempre acima do valor de saturação⁶ $\bar{P}_I(r \rightarrow \infty) = \gamma/(\gamma + 1)$, portanto não tem significado físico para este problema. Para $A_1 > 0$ (veja-se detalhe da figura 3.2 (a)), temos que x_2 é negativo, o que também não tem significado físico para o problema. Então, nesse caso, só nos resta a raiz x_3 , que pertence à curva de resposta nesse intervalo. Para $A_1 < 0$ (veja-se detalhe da figura 3.2 (a)), temos que x_3 está acima do valor de saturação, que é mais um caso que não tem significado físico para o problema, só restando-nos, nesse caso, a raiz x_2 , que pertence a curva de resposta nesse intervalo.

Nas figuras 3.2 (b)-(c) vemos, para um caso particular que, como não poderia deixar de ser, as soluções estáveis são as que têm significado físico para o problema em cada intervalo. Assim como nas figuras 3.1 (b)-(c), esses gráficos da evolução temporal de $P_t(I)$ da figura 3.2

⁵Se fizermos $r = 0$ no sistema (3.13)-(3.17) encontramos um sistema que, apesar de não estar escrito exatamente da mesma forma que o encontrado por eles, é completamente equivalente ao deles.

⁶Veja equação (3.49).

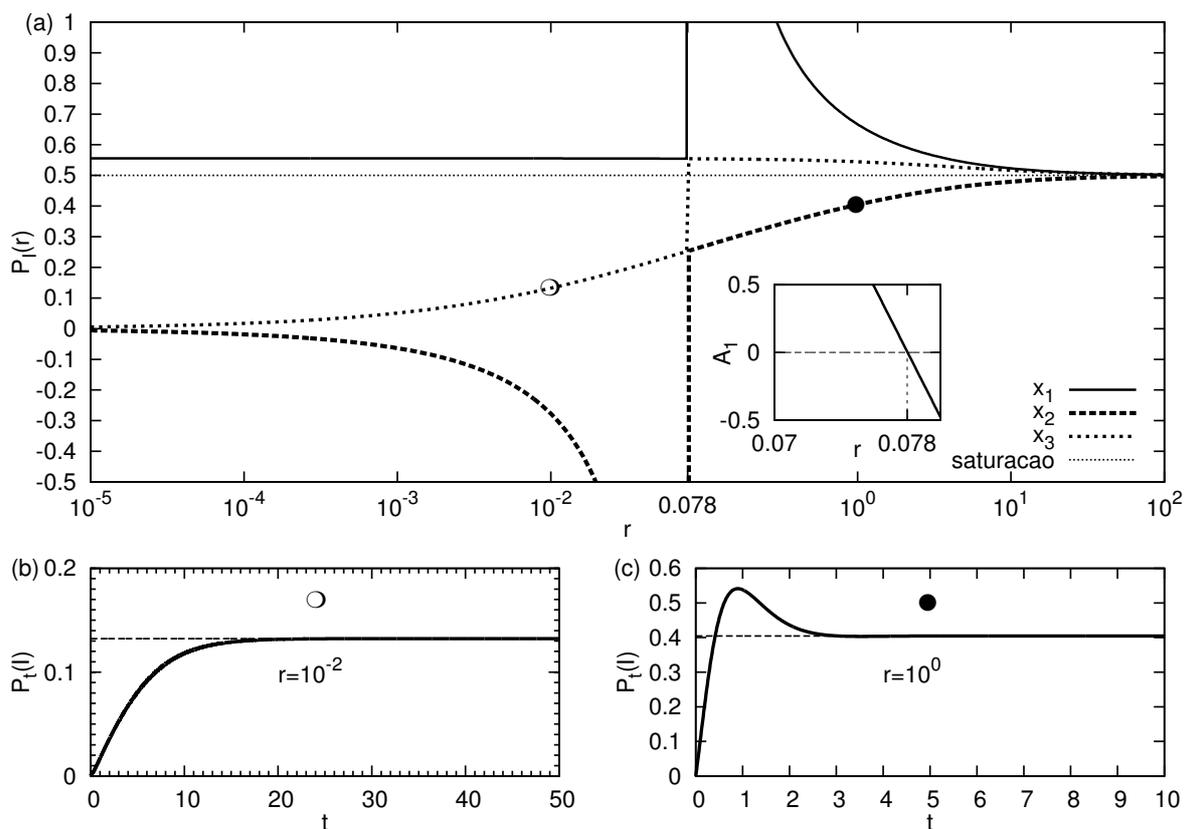


Figura 3.2 (a) Raízes de (3.31) em função de r , em escala logarítmica na horizontal e linear na vertical, (b) evolução temporal de $P_t(I)$ para $r = 10^{-2}$ e (c) evolução temporal de $P_t(I)$ para $r = 10^0$. Os gráficos dessa figura foram feitos para uma dimensão ($d = 1$), $\gamma = 1$ e $\lambda = 2$.

foram obtidos por meio da solução numérica do sistema (3.13)-(3.17), usando-se o método de Runge-Kutta, de quarta ordem.

Neste trabalho, não fizemos o estudo da estabilidade do estado estacionário na aproximação de pares, por isso, não podemos garantir que, para todo caso, as raízes que têm significado físico para o problema em cada intervalo são sempre estáveis. É possível que, como em outro trabalho teórico sobre neurônios disparantes acoplados eletricamente [13], haja oscilações permanentes e periódicas em torno do estado estacionário que tem realidade física. Para isso, basta que alguma das soluções com significado físico seja instável em algum caso, então, provavelmente, teremos ciclo limite e, conseqüentemente, oscilações permanentes e periódicas nesse caso. Entretanto, é importante salientar que nunca verificamos, até agora, um caso neste modelo em que essas oscilações apareçam na aproximação de pares nem nas simulações.

O nosso próximo passo será descobrir os expoentes de Stevens-Hill m subcrítico e crítico. Esperamos que o valor de m subcrítico seja sempre 1, tanto nas aproximações quanto nas simulações. Como a aproximação de pares também é uma aproximação de campo médio, então é de se esperar que o valor de m crítico (que podemos chamar de $1/\delta_h$) seja 1/2, ou seja, o mesmo valor encontrado na aproximação de campo médio simples.

Com (3.32)-(3.35) e (3.37)-(3.39), temos que a equação (3.31) pode ser reescrita da seguinte forma:

$$[Ca_1 + \mathcal{A}_1(r)]x^3 + [Ca_2 + \mathcal{A}_2(r)]x^2 + [Ca_3 + \mathcal{A}_3(r)]x + \mathcal{A}_4(r)x = 0, \quad (3.41)$$

onde $C = \gamma^2$, $\mathcal{A}_i(r) = r(b_i r^2 + c_i r + d_i)$ e a_1, a_2 e a_3 são dados pelas equações (3.37)-(3.39) e b_i, c_i e d_i são dados pelas equações (3.31)-(3.35).

Primeiramente, vamos encontrar o expoente m subcrítico, ou seja, o expoente para $\lambda < \lambda_c$. Para isso, vamos supor que para $r \approx 0$ teremos $x \approx Kr^m$, onde $m > 0$. Para $r \approx 0$, temos que $\mathcal{A}_i(r) \approx d_i r$. Novamente, para $r \approx 0$ temos que $Ca_1 \gg \mathcal{A}_1(r)$, $Ca_2 \gg \mathcal{A}_2(r)$ e $Ca_3 \gg \mathcal{A}_3(r)$, então $Ca_1 + \mathcal{A}_1(r) \approx Ca_1$, $Ca_2 + \mathcal{A}_2(r) \approx Ca_2$ e $Ca_3 + \mathcal{A}_3(r) \approx Ca_3$. Assim, a equação (3.41), torna-se:

$$r(Ca_1 K^3 r^{3m-1} + Ca_2 K^2 r^{2m-1} + Ca_3 K r^{m-1} + d_4) = 0.$$

Como $r > 0$, então:

$$Ca_1 K^3 r^{3m-1} + Ca_2 K^2 r^{2m-1} + Ca_3 K r^{m-1} + d_4 = 0. \quad (3.42)$$

Agora, vamos descobrir qual é o menor expoente não nulo de r na equação acima:

$$\begin{aligned} m > 0 &\Rightarrow 3m > 2m \Rightarrow 3m - 1 > 2m - 1 \\ m > 0 &\Rightarrow 2m > m \Rightarrow 2m - 1 > m - 1. \end{aligned}$$

Assim, temos que o menor expoente não nulo de r na equação (3.42) é $m - 1$, então essa equação torna-se:

$$Ca_3 K r^{m-1} = -d_4.$$

Como C, a_3, K e d_4 não dependem de r , para que a igualdade acima seja satisfeita para todo r maior que zero, devemos ter:

$$m - 1 = 0 \Rightarrow m = 1. \quad (3.43)$$

Agora, vamos encontrar o expoente $1/\delta_h$, ou seja, o expoente m para $\lambda = \lambda_c$. Para isso, vamos supor que para $r \approx 0$ teremos $x \approx Kr^{\delta_h^{-1}}$, onde $0 < \delta_h^{-1} < 1$. Para $\lambda = \lambda_c$, temos que $a_3 = 0$. Analogamente ao caso anterior, temos que a equação (3.41), torna-se:

$$Ca_1 K^3 r^{3\delta_h^{-1}-1} + Ca_2 K^2 r^{2\delta_h^{-1}-1} r^2 + d_3 K r^{\delta_h^{-1}} + d_4 = 0. \quad (3.44)$$

Agora, vamos descobrir qual é o menor expoente não nulo de r na equação acima:

$$\begin{aligned}\delta_h^{-1} < 1 &\Rightarrow \delta_h^{-1} - 1 < 0 \Rightarrow 2\delta_h^{-1} - 1 < \delta_h^{-1} \\ \delta_h^{-1} > 0 &\Rightarrow 3\delta_h^{-1} > 2\delta_h^{-1} \Rightarrow 3\delta_h^{-1} - 1 > 2\delta_h^{-1} - 1.\end{aligned}$$

Assim, temos que o menor expoente não nulo de r na equação (3.44) é $2\delta_h^{-1} - 1$, então essa equação torna-se:

$$Ca_2K^2r^{2\delta_h^{-1}-1} = -d_4. \quad (3.45)$$

Como C , a_2 , K e d_4 não dependem de r , para que a igualdade acima seja satisfeita para todo r maior que zero, devemos ter:

$$2\delta_h^{-1} - 1 = 0 \Rightarrow 1/\delta_h = 1/2. \quad (3.46)$$

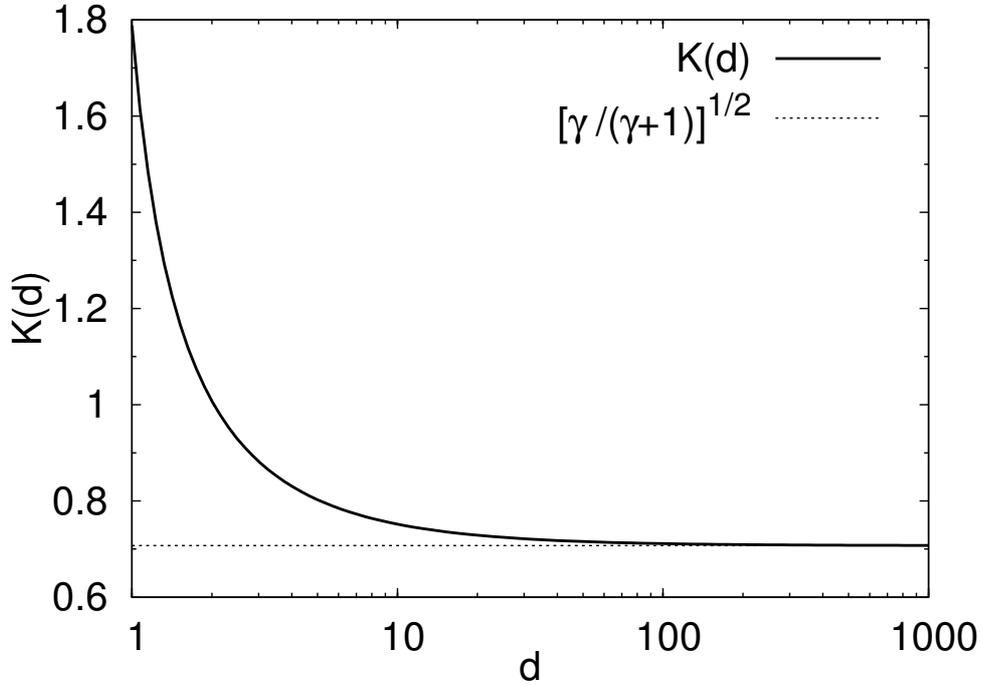


Figura 3.3 $K(d)$ versus d para $\gamma = 1$, com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear

Como o expoente crítico $1/\delta_h$ na aproximação de pares é sempre $1/2$ independentemente da dimensão, então, para descobrir a dependência da função de resposta $\bar{P}(I) = \bar{P}_I(r)$ com a dimensão no baixo estímulo ($r \approx 0$), devemos calcular $K(d)$. Usando as definições de d_4 e C a partir de (3.31)-(3.35) e (3.41) e substituindo (3.38) e (3.46) em (3.45), temos que:

$$K(d) = \sqrt{\frac{4d^2\gamma(\gamma+1)^2}{(2d-1)[\gamma^3(2d-1) + \gamma^2(6d-4) + \gamma(6d-5) + 2d-1]}}. \quad (3.47)$$

Fazendo o limite $d \rightarrow \infty$, obtemos $K = \sqrt{\gamma/(\gamma+1)}$, o mesmo resultado encontrado na ACMS (veja equação (2.49)), como esperado. Para interpretar a dependência do valor máximo da faixa dinâmica Δ com a dimensão, é importante descobrir se $K(d)$ é crescente ou decrescente. Para isso, calculamos a sua função derivada $K'(d)$:

$$K'(d) = -\frac{4d\gamma(\gamma+1)^2[d(\gamma+1)^3 + (d-1)(\gamma^3 + 4\gamma^2 + 5\gamma + 1)]}{\{(2d-1)[\gamma^3(2d-1) + \gamma^2(6d-4) + \gamma(6d-5) + 2d-1]\}^2} \times \left\{ \frac{4d^2\gamma(\gamma+1)^2}{(2d-1)[\gamma^3(2d-1) + \gamma^2(6d-4) + \gamma(6d-5) + 2d-1]} \right\}^{-1/2}. \quad (3.48)$$

Como $\gamma \geq 0$, então para $d \geq 1$, temos que $K'(d) < 0$, ou seja, $K(d)$ diminui com a dimensão (veja figura 3.3).

Vamos verificar se a expressão do valor de saturação de $\bar{P}(I) = \bar{P}_I(r)$ em função de γ para $r \rightarrow \infty$ (ou seja, o valor de $F_{max}(\gamma)$) é a mesma que a encontrada no caso dos neurônios desacoplados e na ACMS. Para $r \rightarrow \infty$, temos que $\mathcal{A}_i(r) = b_i r^3$. Novamente, para $r \rightarrow \infty$, temos que $\mathcal{A}_i(r) \gg Ca_i$, então $Ca_i + \mathcal{A}_i(r) \approx \mathcal{A}_i(r)$. Assim, a equação (3.41) torna-se:

$$b_1 x^3 + b_2 x^2 + b_3 x + b_4 = 0.$$

Usando a definição de b_i e as equações (3.32)-(3.35) na equação acima e após poucas simplificações, temos que:

$$[(\gamma+1)x - \gamma]^3 = 0 \Rightarrow x = \frac{\gamma}{\gamma+1}, \quad (3.49)$$

que é, realmente, a mesma expressão do valor de saturação $F_{max}(\gamma)$ calculada no caso dos neurônios desacoplados e na ACMS. Como já foi observado antes, o valor de F_{max} não depende de λ nem da dimensão da rede⁷.

3.1 Curvas de resposta

Assim como foi feito na seção 2.3 para a ACMS, vamos fazer algumas observações sobre as curvas de resposta obtidas na aproximação de pares. Por uma questão de interpretação biológica, daqui até o fim deste capítulo, vamos chamar sempre $\bar{P}(I) = \bar{P}_I(r)$ de F , onde F é a resposta da rede de neurônios [13, 14, 15].

Observe-se que, como não poderia deixar de ser, nas figuras 3.4 e 3.5, todas as curvas de resposta convergem para o mesmo valor F_{max} calculado em (3.49). Nos detalhes da figura 3.4

⁷Veja seção 2.2.

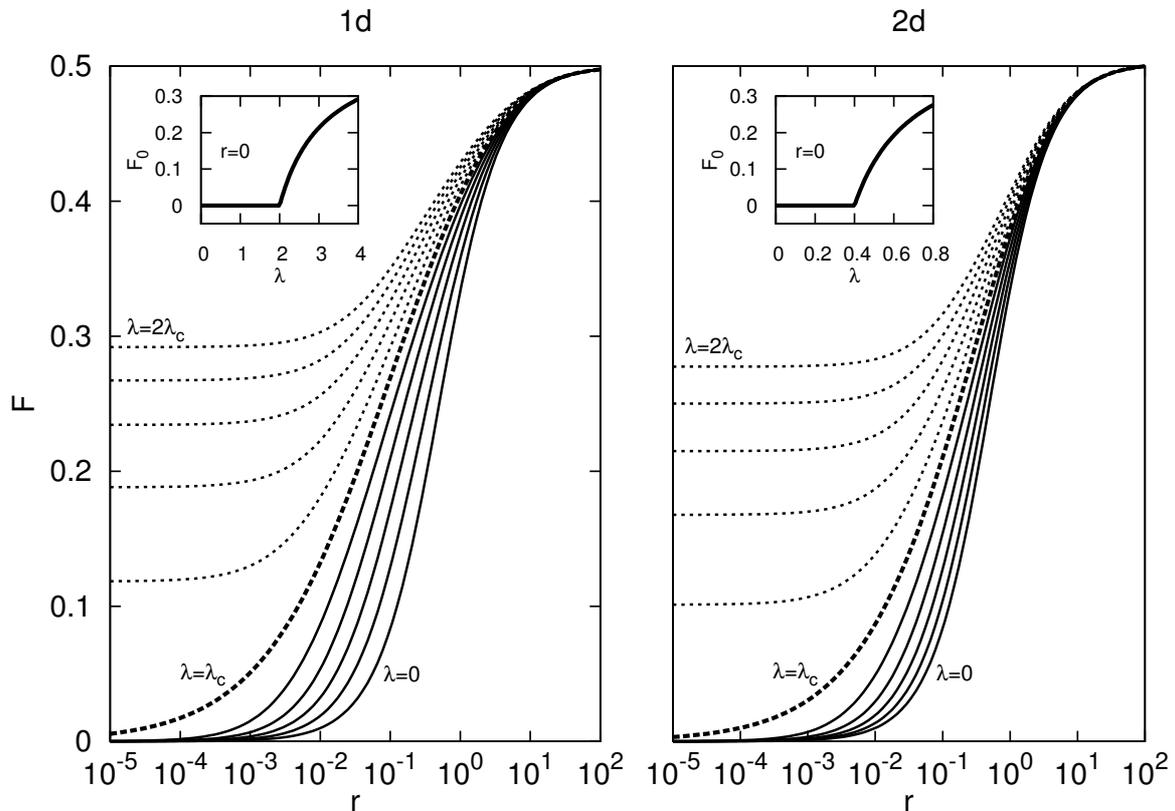


Figura 3.4 Curvas de resposta (taxa média de disparo versus taxa de estímulo) para $\gamma = 1$ de $\lambda = 0$ até $2\lambda_c$ (em intervalos de $0,2\lambda_c$) com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear para uma e duas dimensões (detalhes: atividade estacionária espontânea ($r = 0$) da rede de neurônios versus λ)

temos a atividade estacionária espontânea ($r = 0$) da rede de neurônios versus λ . Essas figuras foram inseridas com o objetivo de mostrar, de maneira clara, a transição de fase de não-equilíbrio e a dependência da resposta da rede em λ , na ausência de estímulo externo ($r = 0$), depois que ela ocorre. Como já foi dito na seção 2.3, sem as figuras inseridas, isso já poderia ser visto de uma maneira não tão clara pelos valores das respostas em $r = 10^{-5} \approx 0$, uma vez que esses valores são aproximadamente os valores de F_0 e são muito próximos de zero para $\lambda \leq \lambda_c$ e claramente maiores que zero para $\lambda > \lambda_c$. Na figura 3.5, vemos graficamente que o expoente m é igual a 1 abaixo da criticalidade e o expoente $1/\delta_h$ é $1/2$, que são os expoentes calculados nas equações (3.43) e (3.46).

Vimos neste capítulo que, na criticalidade, o baixo estímulo é mais amplificado quanto mais baixa for a dimensão (vejam-se equações (3.47) e (3.48) e figura 3.3). Isso leva a funções de resposta que, na criticalidade, vão a zero mais lentamente com a diminuição do estímulo nas

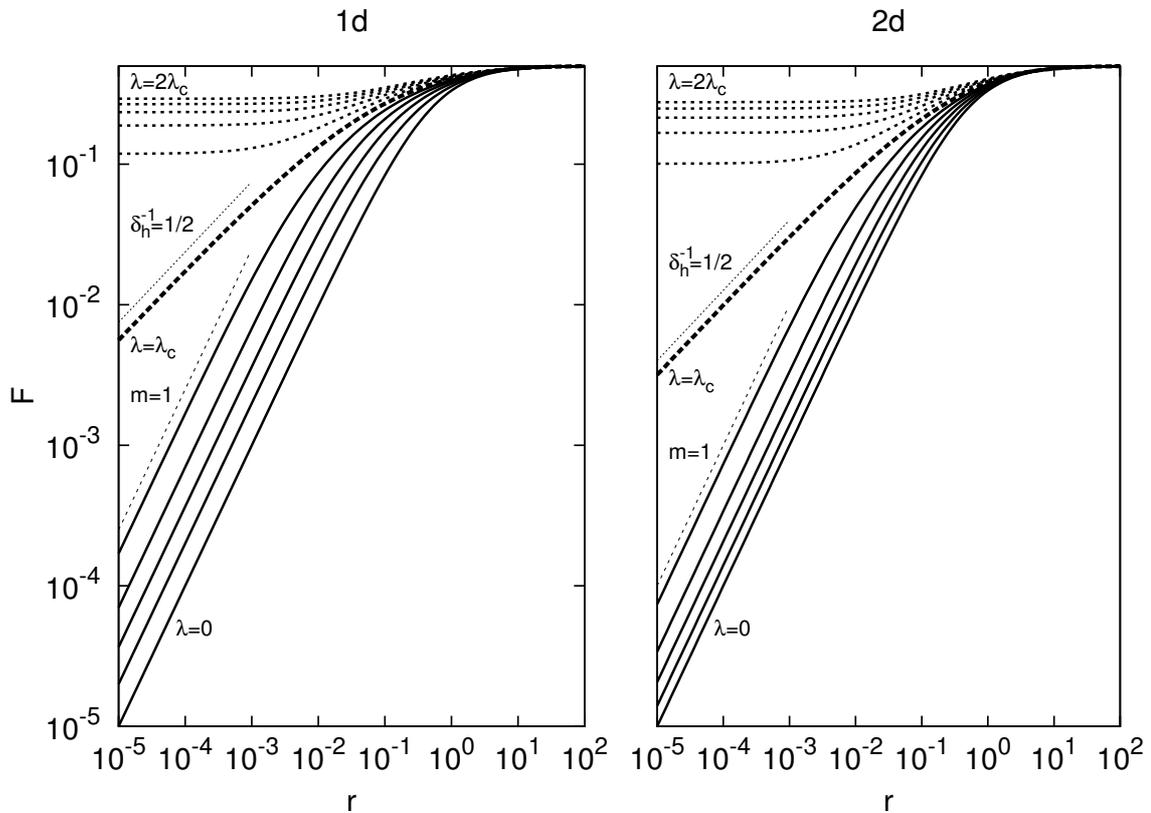


Figura 3.5 O mesmo que a figura 3.4, com escalas horizontal e vertical logarítmicas

dimensões mais baixas. Podemos ver isso graficamente na figura 3.6. Observe-se que, como era de se esperar, pela figura 3.3, a curva de resposta na criticidade para uma dimensão é razoavelmente afastada das curvas de resposta para uma e duas dimensões e para a ACMS. Essas três últimas estão próximas umas das outras. Isso se reflete na razoável diferença entre a curva de faixa dinâmica $\Delta(\lambda/\lambda_c)$ para uma dimensão e as curvas $\Delta(\lambda/\lambda_c)$ para dimensões mais altas que veremos na figura 3.7.

Olhando novamente as equações (3.40) e (3.48), podemos ver que era de se esperar que o caso unidimensional fosse razoavelmente diferente dos casos de dimensão mais alta. Encontramos uma expressão $2d - 2$ somando no denominador do segundo membro de (3.40), que leva a um valor consideravelmente maior de λ_c para $d = 1$ do que para dimensões mais altas. Além disso, encontramos um fator $d - 1$, numa expressão somando no numerador do primeiro fator de (3.48), levando a um valor notavelmente maior em módulo de $K'(d)$ para uma dimensão que para outras dimensões e, conseqüentemente, a um valor razoavelmente maior de $K(d)$ para o caso unidimensional que para dimensões mais altas.

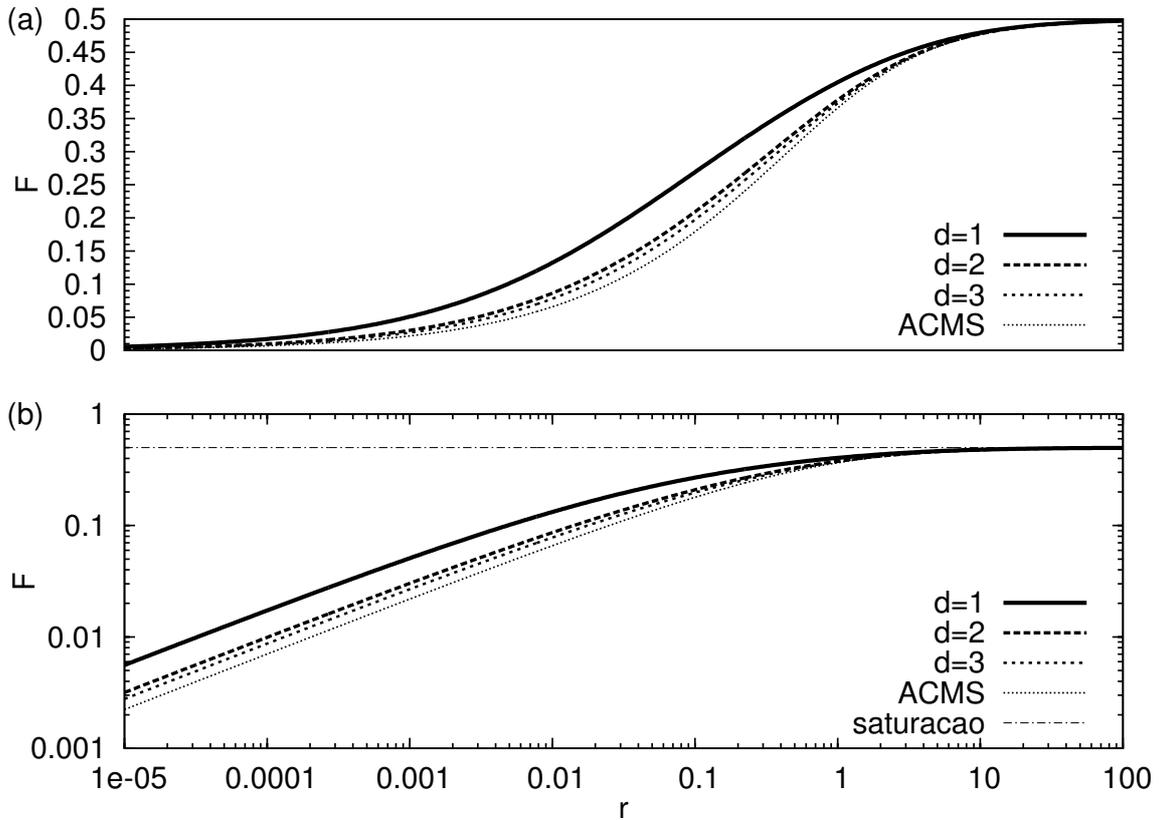


Figura 3.6 (a) Curvas de resposta na criticalidade, com escala horizontal logarítmica e escala vertical linear para $\gamma = 1$, (b) o mesmo que (a) com escala vertical logarítmica

3.2 Faixa dinâmica

Apesar de termos a expressão analítica de $F(r)$, não foi possível obtermos a expressão analítica da faixa dinâmica versus λ/λ_c na aproximação de pares, pois não conseguimos encontrar analiticamente a função inversa de $F(r)$. Para encontrarmos os valores de $r_{0,1}$ e $r_{0,9}$, para cada curva de resposta, resolvemos a equação (1.1) pelo método da bissecção. Foi assim que obtivemos os gráficos da figura 3.7.

Como esperado, assim como na ACMS, a faixa dinâmica é máxima na criticalidade na aproximação de pares. Observe-se que as curvas $\Delta(\lambda/\lambda_c)$ para duas e três dimensões são qualitativamente muito parecidas. Para dimensões muito altas, elas convergem para a curva de campo médio simples, como esperado. A curva para uma dimensão tem a peculiaridade de ter uma leve concavidade para baixo para valores de λ/λ_c menores que 0,5 e, depois, passa a ter uma concavidade para cima como as outras curvas e, além disso, enquanto as curvas para duas

e três dimensões e para ACMS estão bem próximas entre si, a curva para uma dimensão está razoavelmente afastada das outras. Como já tínhamos dito antes, o valor máximo da faixa dinâmica diminui com a dimensão até o valor encontrado na ACMS. Além disso, o valor da faixa dinâmica para $\lambda = 0$ é, como não poderia deixar de ser, sempre⁸ ~ 19 dB, independentemente da aproximação que estamos usando.

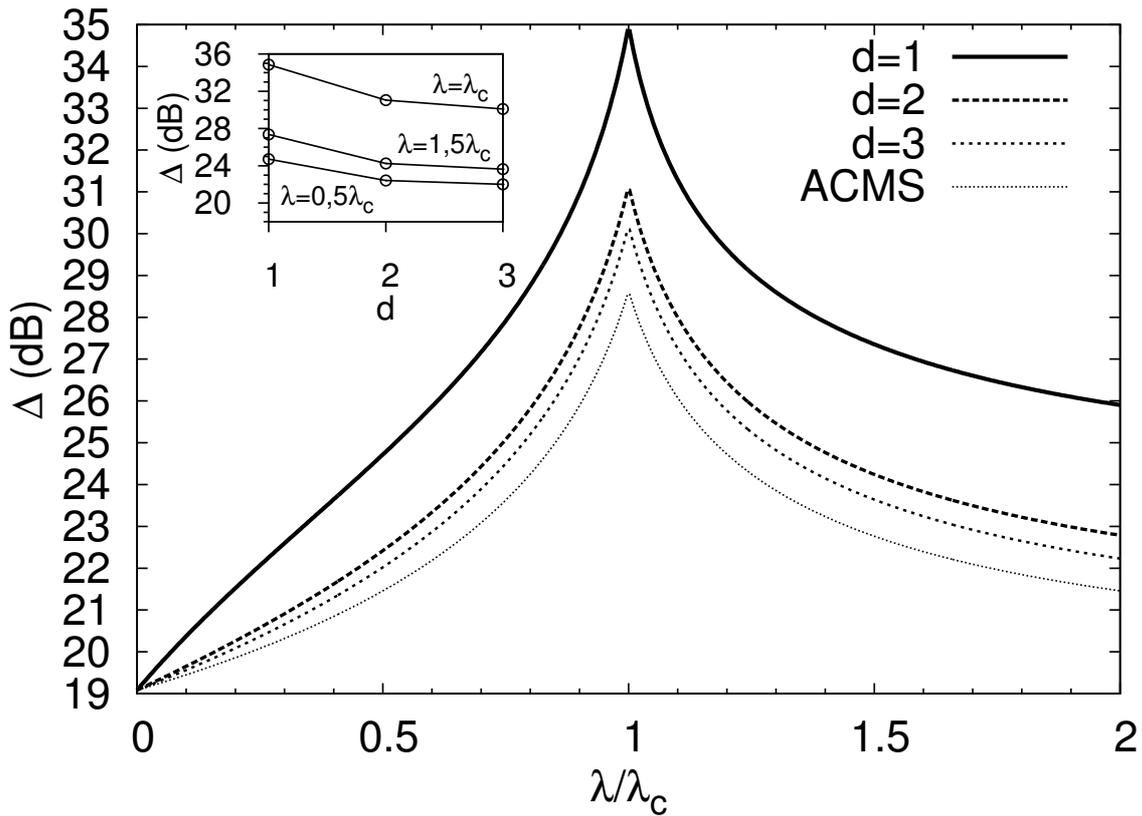


Figura 3.7 Comparação de Δ versus λ/λ_c na aproximação de pares para uma, duas e três dimensões com a ACMS para $\gamma = 1$

Como o valor de F_{max} não depende da dimensão da rede (vejam-se equação (3.49) e figura 3.6), então, para um valor fixo de γ , Δ é dominado por $r_{0,1}$, portanto o valor máximo da faixa dinâmica ($\Delta(\lambda = \lambda_c)$) é monotonicamente crescente com $K(d)$, logo $\Delta(\lambda = \lambda_c)$ diminui com a dimensão até o valor encontrado na ACMS. Vemos isso graficamente na figura 3.7.

⁸Esse valor foi calculado exatamente na seção 2.1.

CAPÍTULO 4

Simulações

Em nossas simulações numéricas, optamos por um método completamente análogo ao usado por J. Joo e J. L. Lebowitz [1]. Usamos redes com condições de contorno periódicas, ou seja, anéis em uma dimensão e toróides em duas dimensões. A diferença fundamental entre nosso método de simulação e o deles é que não tivemos de nos preocupar com o estado absorvente, pois o estímulo externo (ou seja, a infecção espontânea nos sítios sãos, a taxa r , em adição à infecção por contato) obviamente elimina o estado absorvente. O estímulo externo remove a transição de fase de não-equilíbrio, da mesma forma que um campo magnético externo no modelo de Ising [35, 55, 56].

Uma configuração inicial em que todos os sítios estão polarizados (suscetíveis)¹ é desenvolvida de acordo com as taxas de transição descritas na definição (1.7). Na prática, um sítio é escolhido aleatoriamente e um número aleatório no intervalo aberto entre 0 e 1 é também escolhido. Se esse número for menor que uma dada probabilidade de transição para esse sítio, que é igual a $\text{taxa} \times \Delta t$, o estado dele é alterado, senão o estado dele permanece o mesmo. Escolhemos Δt tão pequeno para a probabilidade de transição nunca exceder a unidade, dados λ , γ , z e r [1, 57]. Assim, definimos Δt como sendo $1/(1 + z\lambda + \gamma + r)$. O tempo é incrementado em Δt depois de cada N passos, bem sucedidos ou não, onde N é o número de sítios da rede [35].

Para obter o estado estacionário deste processo, fazemos o sistema evoluir até um certo tempo $t_{max} \times \Delta t$, sendo $t_{max} = \max(T, \bar{n}/r)$, escolhendo \bar{n} , de modo que $\bar{n}/r_{min} = 10T$, com T fixado em cada simulação^{2,3}. Obtemos a curva $\rho(t)$, que é a densidade instantânea de sítios no estado disparando (ou seja, o número de sítios no estado disparando dividido pelo número total de sítios da rede). Descobrimos em qual instante $i \times \Delta t$, onde i é um inteiro, o sistema entrou

¹Como, devido ao estímulo externo, só há um estado estacionário para cada conjunto de parâmetros, a escolha da densidade inicial de sítios no estado disparando (infectado) ρ_0 é totalmente arbitrária. Escolhemos $\rho_0 = 0$ para facilitar as simulações no baixo estímulo $r \approx 0$.

²Esse artifício na escolha do tempo de evolução do sistema foi usado para que se pudesse ter uma precisão aceitável nos valores de $\langle \rho \rangle_t$ no baixo estímulo $r \approx 0$. Veja definição de $\rho(t)$ no texto a seguir.

³O valor de r_{min} é o menor valor de r que usamos em uma simulação para encontrar uma curva de resposta.

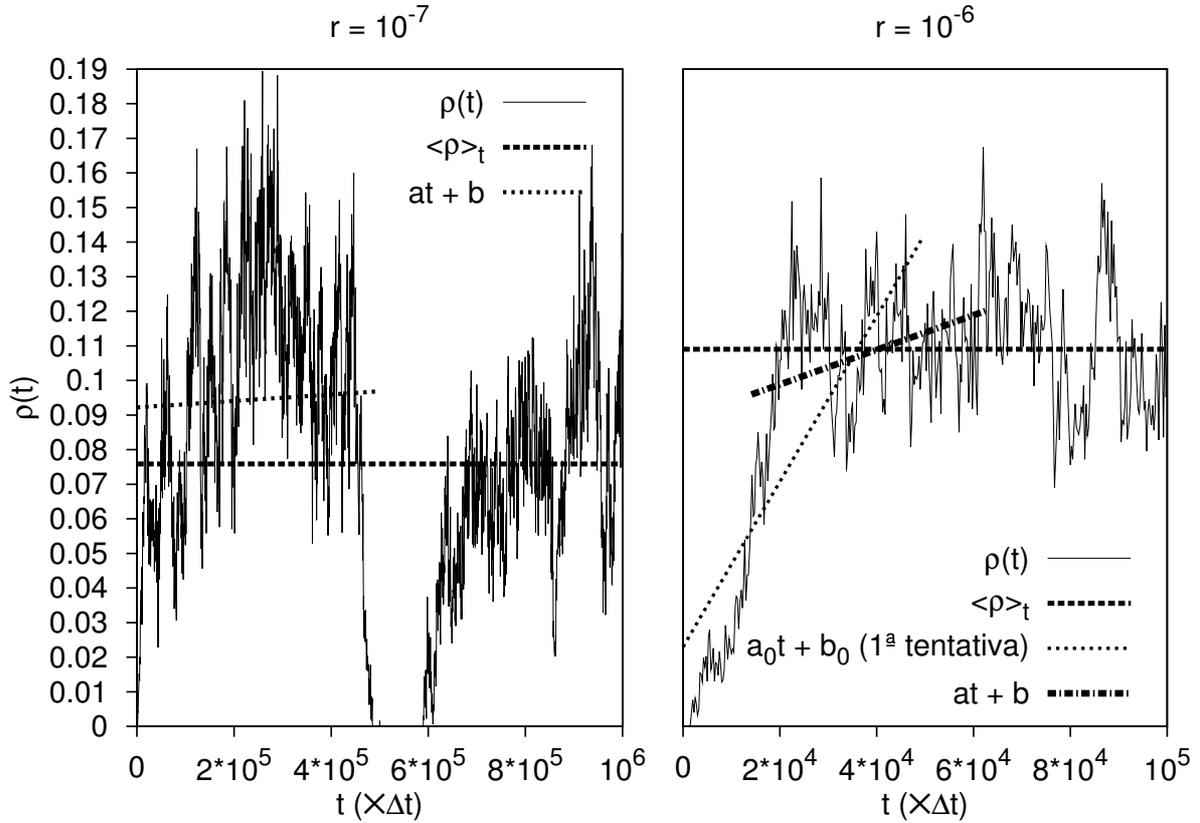


Figura 4.1 Densidade instantânea de sítios disparando para uma dimensão ($d = 1$), $L = 5000$, $\gamma = 1$, $\lambda = 7,73 \approx \lambda_c$, $T = 10^5$ e $\bar{n} = 0,1$. Em todas as simulações usamos 5×10^{-7} como sendo a inclinação exigida da reta de ajuste para que o sistema esteja no estado estacionário. No lado esquerdo da figura, vemos o primeiro ajuste linear com $a = 9,347 \times 10^{-9}$ e $b = 9,219 \times 10^{-2}$, que já satisfaz a condição $a < 5 \times 10^{-7}$, portanto a média foi tirada em todos os pontos da curva $\rho(t)$, que foi dada por $\langle \rho \rangle_t = 7,587 \times 10^{-2}$. No lado direito, na primeira tentativa, temos $a_0 = 2,391 \times 10^{-6}$ e $b_0 = 2,295 \times 10^{-2}$. Após várias tentativas, descobrimos que o primeiro ponto do estado estacionário está em $t = 13256 \times \Delta t$ e os parâmetros da reta de ajuste, começando desse ponto, são $a = 4,99965 \times 10^{-7}$ e $b = 8,885 \times 10^{-2}$. Nesse caso, o valor de $\langle \rho \rangle_t$ foi de $1,090 \times 10^{-1}$.

no estado estacionário e calculamos a média temporal $\langle \rho \rangle_t$ de $\rho(t)$ nesse estado. Repetimos esse procedimento algumas vezes para os mesmos valores de λ , γ , r e ρ_0 , na mesma rede, e encontramos a média nas execuções (amostras) de $\langle \rho \rangle_t$ [1, 35], que chamaremos de $F(r)$ [13, 14, 15, 30].

O algoritmo que usamos para descobrir em qual instante $i \times \Delta t$ o sistema entrou no estado estacionário foi fazer um ajuste linear com os $t_{max}/2$ primeiros pontos da curva $\rho(t)$, veri-

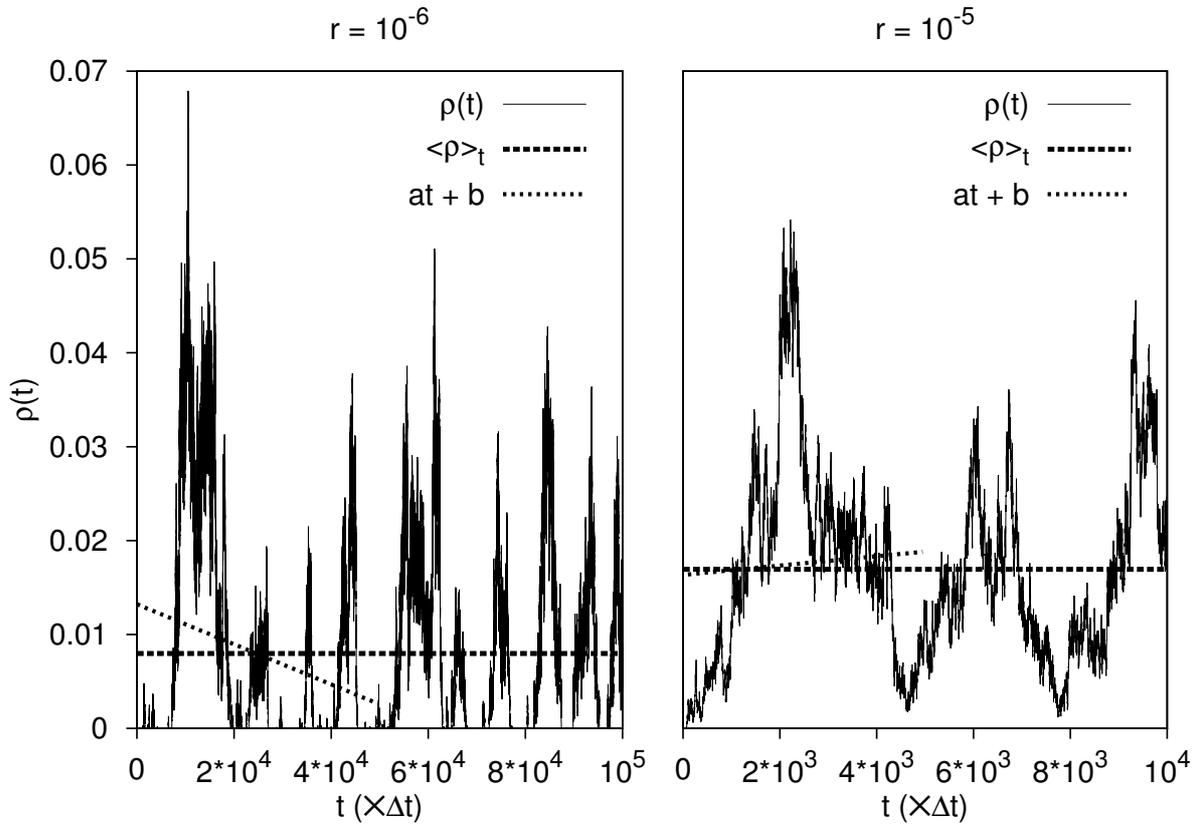


Figura 4.2 O mesmo que 4.1 para duas dimensões ($d = 2$), $L = 100$, $\gamma = 1$, $\lambda = 0,567 \approx \lambda_c$, $T = 10^4$ e $\bar{n} = 0,1$. No lado esquerdo da figura, vemos o primeiro ajuste linear com $a = -2,135 \times 10^{-7}$ e $b = 1,323 \times 10^{-2}$ e obtivemos um valor de $\langle \rho \rangle_t$ igual a $7,973 \times 10^{-3}$. No lado direito, após várias tentativas descobrimos que o primeiro ponto do estado estacionário está em $t = 29 \times \Delta t$ e os parâmetros da reta de ajuste, começando desse ponto, são $a = 4,967 \times 10^{-7}$ e $b = 1,635 \times 10^{-2}$. Nesse caso, o valor de $\langle \rho \rangle_t$ foi de $1,694 \times 10^{-2}$.

ficando se o módulo da inclinação da reta de ajuste é menor que uma determinada inclinação exigida, que é, obviamente, arbitrária. Se for maior ou igual, faz-se um ajuste linear com $t_{max}/2$ pontos consecutivos, começando do segundo ponto da curva $\rho(t)$, repetindo a verificação. Se, novamente, for maior ou igual, faz-se o ajuste começando do terceiro ponto da curva $\rho(t)$, e assim por diante. Esse procedimento se repete até que o módulo da inclinação da reta de ajuste seja menor que a inclinação exigida ou até chegar aos últimos $t_{max}/2$ pontos. Quando isso ocorrer, o primeiro ponto usado para se fazer o ajuste linear será considerado o primeiro ponto do estado estacionário.

De agora em diante, vamos usar a seguinte nomenclatura: N é o número de sítios da rede, L

é o comprimento e d é a dimensão, tal que $N = L^d$. Nas figuras 4.1 e 4.2, ilustramos o algoritmo descrito acima para descobrir em qual instante $i \times \Delta t$ o sistema entrou no estado estacionário e a dependência de t_{max} em r . Escolhemos deliberadamente valores de λ próximos dos valores de λ_c , para mostrar as flutuações violentas que acontecem nesse caso [35]. Também vemos claramente nas figuras 4.1 e 4.2 que realmente é necessário um tempo de evolução cerca de dez vezes maior para uma taxa $r = 10^{-7}$ que para $r = 10^{-6}$ para $d = 1$ (o mesmo ocorrendo para $r = 10^{-6}$ e $r = 10^{-5}$ para $d = 2$), pois $\rho(t)$ apresenta flutuações cada vez mais violentas quanto mais baixa for a taxa r . Ao sair da região de baixo estímulo, podemos utilizar um tempo de evolução cerca de dez vezes menor na rede bidimensional que na rede unidimensional.

Para obtermos o λ_c , não usamos a teoria de escala de tamanho finito [1, 35, 58], pois consideramos o fato de que o modelo epidêmico SIRS estocástico na rede está na mesma classe de universalidade do processo de contato [35, 36, 37, 38], isto é, possui os mesmos expoentes críticos. Assim, usamos um método heurístico para obter o λ_c . Como o expoente $1/\delta_h$ é conhecido com alta precisão ($1/\delta_h = 0.111$ em $d = 1$ e $1/\delta_h = 0.285$ em $d = 2$) [35, 59], então, depois de obter várias curvas de resposta para um mesmo γ (geralmente, começamos encontrando dez curvas para valores de λ no intervalo em que sabemos que está o λ_c [1]), escolhemos as duas curvas mais próximas de ter o expoente crítico conhecido (uma subcrítica e uma supercrítica) para fazer uma busca um pouco mais refinada. Calculamos a média aritmética entre os dois valores de λ e encontramos a curva de resposta para esse valor. Pelo comportamento no baixo estímulo, descobrimos se essa nova curva de resposta é subcrítica ou supercrítica e excluimos a curva do mesmo tipo (subcrítica ou supercrítica), ficando, novamente, com apenas duas curvas (uma subcrítica e uma supercrítica). Repetimos esse procedimento até obtermos uma curva de resposta tão próxima do expoente crítico quanto a nossa precisão permita, ou seja, até encontrarmos uma curva de resposta que não conseguimos mais distinguir se é subcrítica ou supercrítica. Assim, obtemos uma aproximação grosseira do valor de λ_c , que, para nossos objetivos, é uma aproximação mais que suficiente.

O método que usamos para identificar rapidamente se uma curva é subcrítica ou supercrítica é observar sua dependência em r no baixo estímulo (ou seja, quando $r \approx 0$). Em um gráfico da função de resposta versus taxa de estímulo externo em escalas horizontal e vertical logarítmicas, verificamos se a resposta cresce linearmente com r (ou seja, se tem expoente de Stevens-Hill⁴ m igual a 1)—caso em que a curva é subcrítica— ou se é constante em r —nesse caso, a curva é supercrítica [13].

⁴Veja subseção 1.2.3.

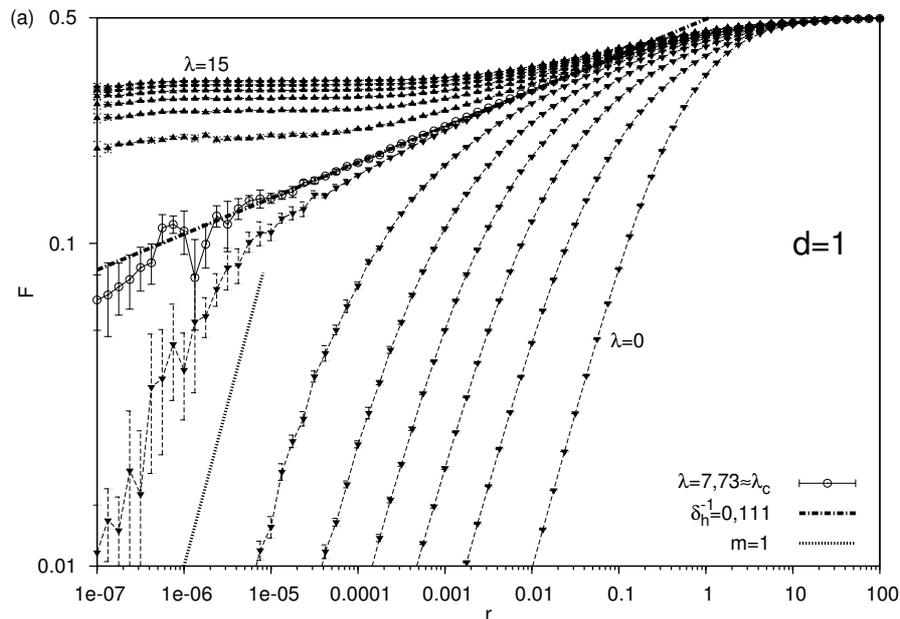
O erro no valor aproximado de λ_c é a diferença mínima necessária no valor de λ perto da criticidade para que se possa perceber uma mudança relevante na dependência da função de resposta em r no baixo estímulo, ou seja, para que não se confunda uma curva subcrítica com uma crítica ou uma supercrítica com uma crítica. Assim, os valores encontrados de λ_c para $\gamma = 1$ foram:

$$\lambda_c = \begin{cases} 7,73 \pm 0,08, & \text{para } d = 1, \\ 0,567 \pm 0,002, & \text{para } d = 2, \end{cases}$$

que parecem corroborar os resultados de J. Joo e J. L. Lebowitz [1], como esperado.

4.1 Curvas de resposta

Neste capítulo, as figuras que contêm os gráficos das curvas de resposta têm uma utilidade extra. Elas são úteis para ilustrar o método explicado acima para encontrar o valor aproximado de λ_c .



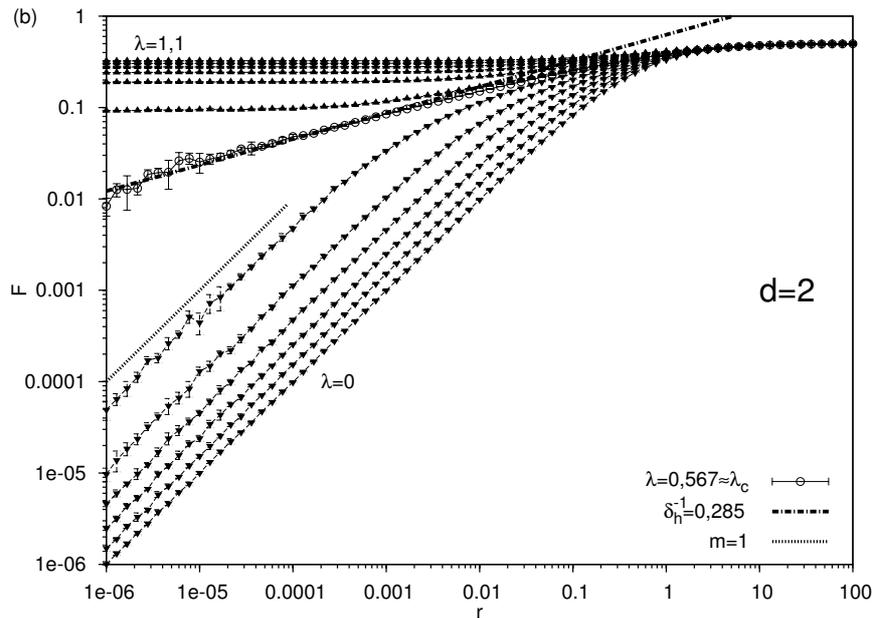


Figura 4.3 (a) Curvas de resposta (média da densidade estacionária de neurônios disparando versus taxa de estímulo externo) em escalas horizontal e vertical logarítmicas de $\lambda = 0$ até 15 (em intervalos de 1,25) para uma dimensão ($d = 1$), $L = 5000$, $\gamma = 1$, $T = 10^5$, $\bar{n} = 0, 1$ e 5 execuções (as outras curvas são indicadas pela legenda), (b) o mesmo que (a) de $\lambda = 0$ até 1,1 (em intervalos de 0,1) para duas dimensões ($d = 2$), $L = 100$ e $T = 10^4$

Observe-se, nas figuras 4.3 e 4.4, que o erro no valor da resposta no baixo estímulo cresce, quando o valor de λ se aproxima do valor de λ_c . Esse foi mais um critério que usamos para saber se o valor de λ está próximo do valor de λ_c [35].

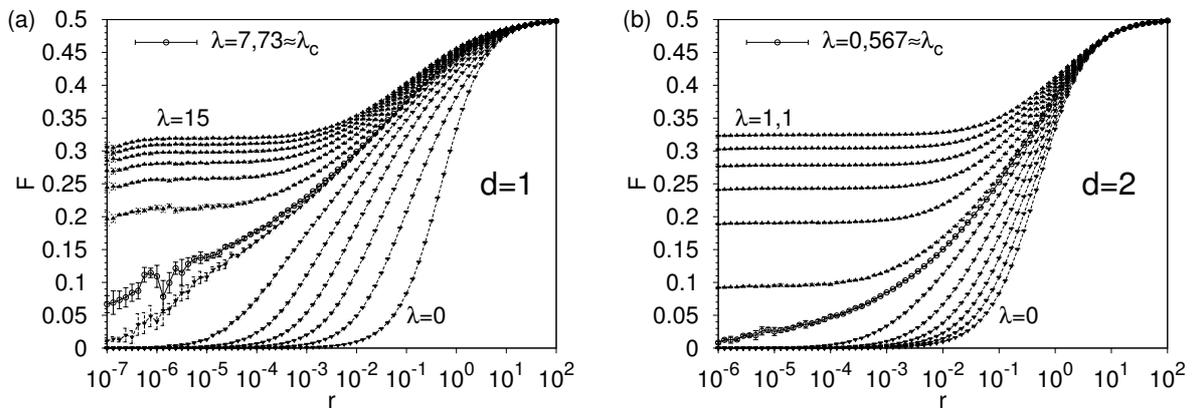


Figura 4.4 O mesmo que 4.3, com escala vertical linear

Observe-se que, como não poderia deixar de ser, nas figuras 4.3 e 4.4, todas as curvas de resposta convergem para o mesmo valor F_{max} calculado em (1.11).

4.2 Faixa dinâmica

Para obtermos a faixa dinâmica, calculamos analiticamente F_{max} pela equação (1.11), descobrimos o valor de F_0 para cada curva de resposta obtida, encontramos $r_{0,1}$ e $r_{0,9}$ de acordo com a definição (1.1) e, finalmente, aplicamos a definição (1.2). Para encontrarmos o valor de F_0 para cada curva de resposta, usamos um método um pouco mais complicado para uma dimensão ($d = 1$) que para duas dimensões ($d = 2$). Para duas dimensões, fazemos simplesmente $F_0 = F(r = 10^{-6})$, uma vez que essa é uma boa aproximação, nesse caso. Para uma

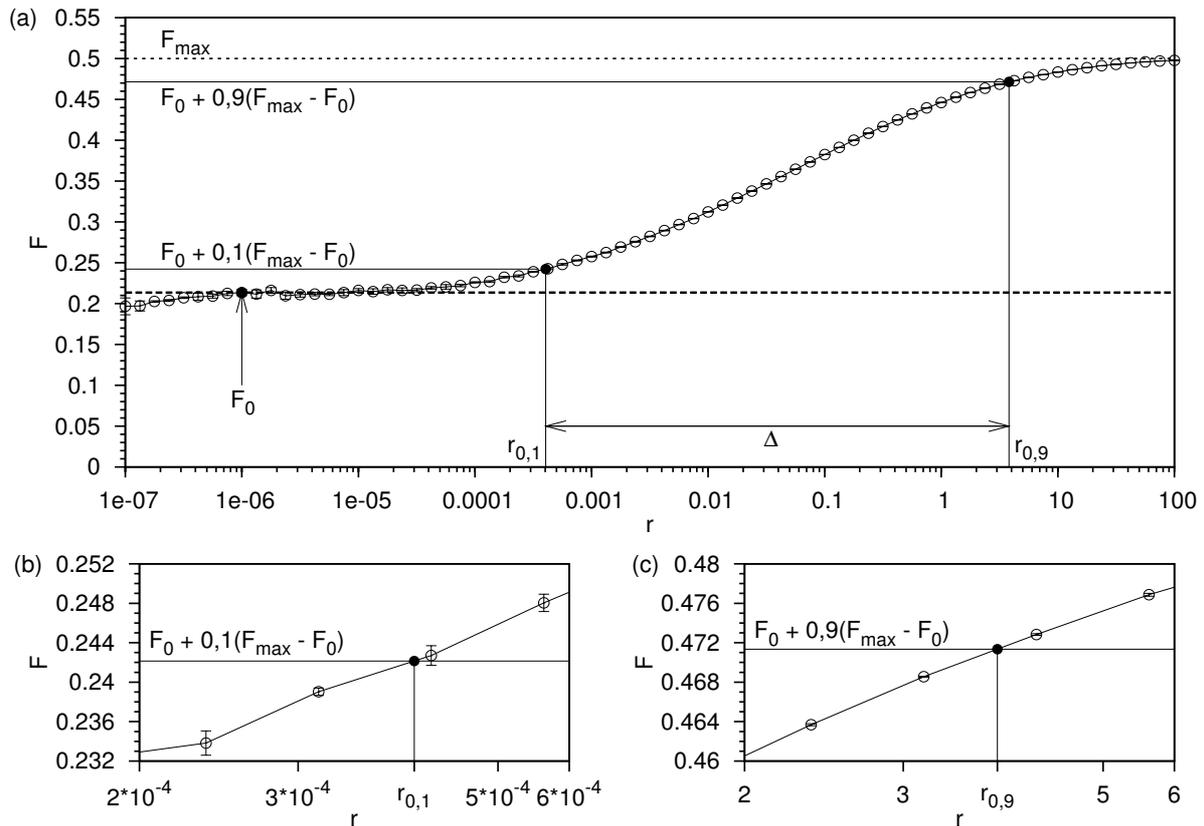


Figura 4.5 (a) Curva de resposta para para uma dimensão ($d = 1$), $L = 5000$, $\gamma = 1$, $\lambda = 8,75$, $T = 10^5$, $\bar{n} = 0,1$ e 5 execuções e parâmetros relevantes para calcular a faixa dinâmica, (b) ampliação de (a) em torno do ponto $(r_{0,1}, F(r_{0,1}))$ e (c) ampliação de (a) em torno do ponto $(r_{0,9}, F(r_{0,9}))$

dimensão, fazemos $F_0 = F(r = 10^{-7})$, para $\lambda \leq \lambda_c$ e, $F_0 = F(r = 10^{-6})$, para $\lambda > \lambda_c$, pois há uma imprecisão que não pode ser desprezada nas curvas de resposta supercríticas quando a taxa de estímulo externo é baixa demais⁵. Para encontrarmos $r_{0,1}$ e $r_{0,9}$ de acordo com a definição (1.1) para cada curva de resposta, fazemos um ajuste logarítmico⁶ com os dois pontos logo abaixo e acima do valor de $F(r_x)$ (para $x = 0,1$ e $x = 0,9$, respectivamente) e descobrimos o valor da coordenada r no ponto onde a curva de ajuste antige o valor $F(r_x)$, como mostramos na figura 4.5. Assim, temos os seguintes resultados mostrados nas figuras 4.6 e 4.7.

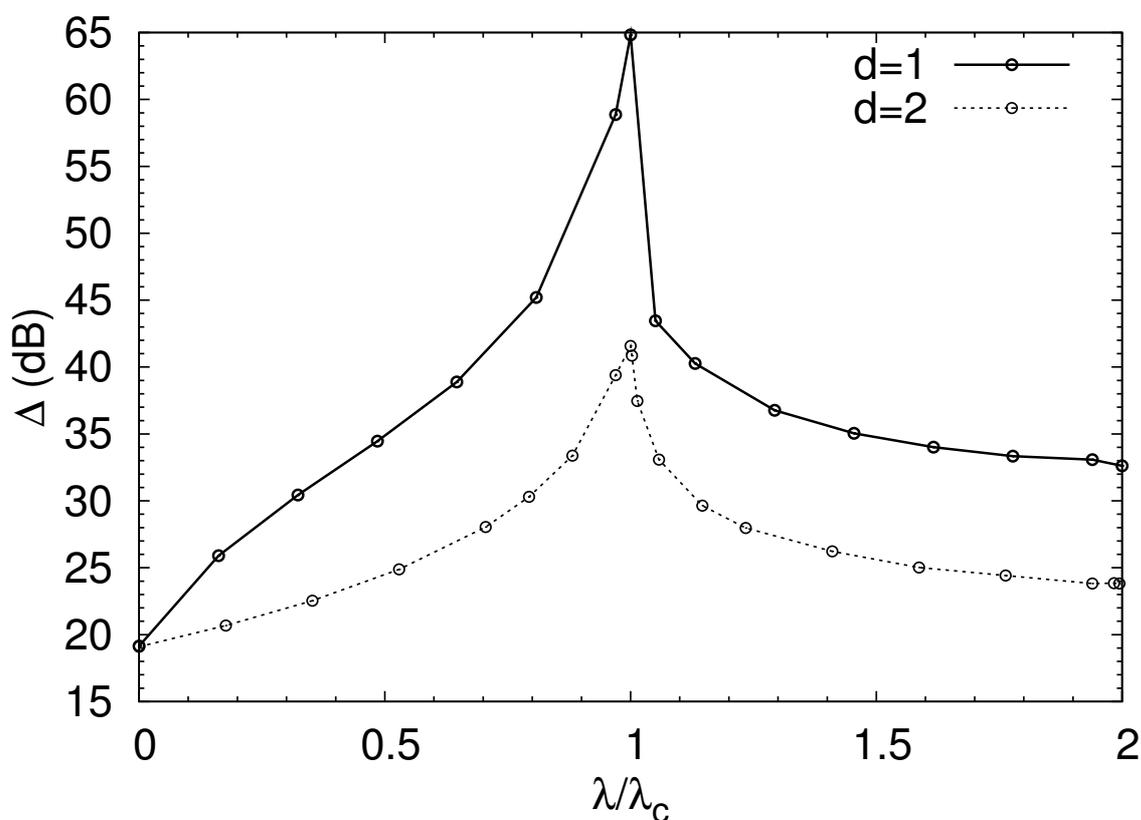


Figura 4.6 Faixa dinâmica versus λ/λ_c nas simulações numéricas para uma ($d = 1$) e duas ($d = 2$) dimensões, $\gamma = 1$, $\bar{n} = 0,1$ e 5 execuções

Na figura 4.6, vemos que, assim como na aproximação de pares, o valor máximo da faixa dinâmica diminui com a dimensão. Na aproximação de pares a influência de d sobre Δ estava

⁵Veja-se figura 4.4 (a).

⁶Estamos supondo que a lei de Weber-Fechner (veja subseção 1.2.3) é válida em boa aproximação no intervalo $[r_{0,1}, r_{0,9}]$. Observe que essa suposição parece ser razoável de acordo com as figuras 4.4 e 4.5.

contida em $K(d)$. Aqui está no expoente, uma vez que o expoente de Stevens-Hill na criticidade ($1/\delta_h$) cresce com a dimensão [35, 59]. Devido a esse fato, o valor máximo da faixa dinâmica para o mesmo conjunto de parâmetros (inclusive a dimensão) é muito maior nas simulações que na aproximação de pares. No entanto, as curvas $\Delta(\lambda/\lambda_c)$ para as simulações e para a aproximação de pares são qualitativamente muito parecidas, como mostramos na figura 4.7. Assim como na aproximação de pares, a curva para $d = 1$ tem a peculiaridade de apresentar uma leve concavidade para baixo para valores de λ/λ_c menores que 0,5 e depois passa a ter uma concavidade para cima. Além disso, o valor da faixa dinâmica para $\lambda = 0$ é, como não poderia deixar de ser, sempre⁷ ~ 19 dB, independentemente da dimensão. Embora a aproximação de pares erre os expoentes $1/\delta_h$ e, conseqüentemente, subestime Δ , prevê qualitativamente a forma de $\Delta(\lambda/\lambda_c)$ e a diminuição do pico com d .

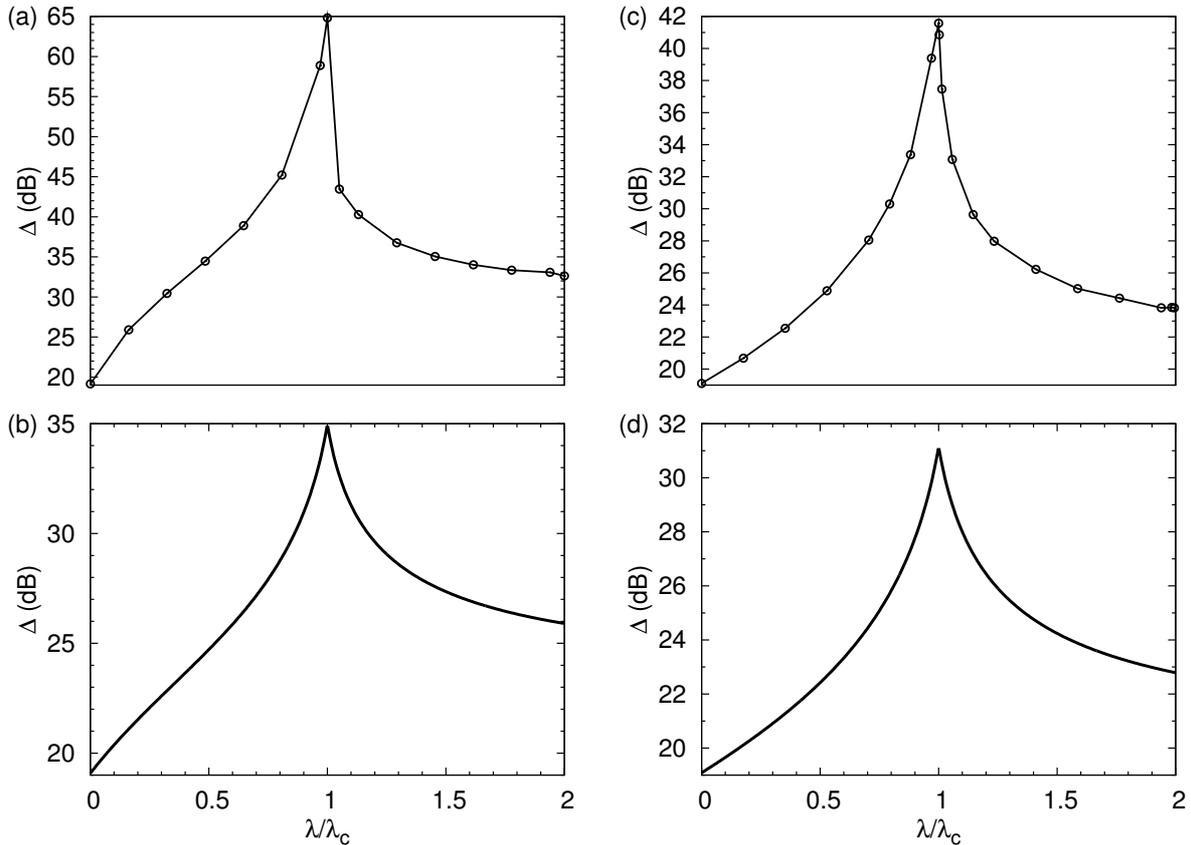


Figura 4.7 (a) Faixa dinâmica versus λ/λ_c nas simulações numéricas para uma dimensão ($d = 1$) e $\gamma = 1$, (b) o mesmo que (a) na aproximação de pares, (c) o mesmo que (a) para duas dimensões ($d = 2$) e (d) o mesmo que (c) na aproximação de pares

⁷Esse valor foi calculado exatamente na seção 2.1.

Conclusões e perspectivas

Nesta Dissertação, estudamos o comportamento da população de neurônios disparantes acoplados eletricamente através do modelo epidêmico SIRS estocástico na rede hipercúbica, que, como já foi dito, pode ser visto como um modelo estocástico simples de um meio excitável.

O valor da faixa dinâmica Δ depende da taxa de transmissão λ (o acoplamento) e da dimensão d da rede (a estrutura espacial), que têm papel decisivo para a forma da curva de resposta no baixo estímulo ($r \approx 0$). Assim como no artigo de O. Kinouchi e M. Copelli [13], tanto nas aproximações de campo médio simples e de pares como nas simulações, a maior faixa dinâmica é obtida precisamente na criticalidade. O valor máximo da função de resposta depende somente do período característico refratário $1/\gamma$, mas esse parâmetro não tem, na aproximação de campo médio simples¹, qualquer influência no valor de Δ .

A aproximação de campo médio simples feita teve uma boa concordância qualitativa com os resultados de Kinouchi-Copelli [13], como esperado. Aparentemente, conseguimos encontrar valores de λ_c nas simulações próximos aos encontrados por J. Joo e J. L. Lebowitz [1] para $\gamma = 1$ em uma ($d = 1$) e duas ($d = 2$) dimensões com pouca, porém, suficiente precisão para nossos objetivos.

O valor do expoente de Stevens-Hill crítico que encontramos nas aproximações de campo médio simples e de pares foi $1/\delta_h = 1/2$, como esperado. Entretanto, embora a aproximação de pares erre o expoente $1/\delta_h$ e, conseqüentemente, subestime Δ , prevê qualitativamente a forma de $\Delta(\lambda/\lambda_c)$ e a diminuição do valor máximo de Δ com d .

Propomos que o principal papel funcional das sinapses elétricas e das interações efáticas seja aumentar a faixa dinâmica, conseqüentemente, permitindo a codificação da informação que mede diversas ordens de grandeza. Elas podem fornecer a base neural microscópica para as leis da Psicofísica.

Pretendemos fazer um estudo da dependência de Δ com γ nas simulações numéricas. Para

¹Não testamos se isso é verdade na aproximação de pares ou nas simulações numéricas, pois não conseguimos resultados com uma precisão aceitável nas simulações em uma dimensão ($d = 1$) para $\gamma < 1$, lembrando que $\gamma \leq 1$ é a região biofísicamente relevante.

isso, devemos obter resultados com uma precisão aceitável nas simulações em uma dimensão ($d = 1$) para $\gamma < 1$. Também pretendemos realizar as simulações para três e quatro dimensões, e linearizar o sistema de equações diferenciais acopladas para a aproximação de pares. Em trabalhos futuros, desejamos realizar os cálculos das aproximações de pares e as simulações em topologias possivelmente mais realistas.

APÊNDICE A

Solução analítica da equação cúbica

A solução analítica da equação $A_1x^3 + A_2x^2 + A_3x + A_4 = 0$ é encontrada usando-se o algoritmo de Cardano [60], como mostramos abaixo. Primeiramente, definimos:

$$B_1 = \frac{A_2}{A_1}, \quad (\text{A.1})$$

$$B_2 = \frac{A_3}{A_1}, \quad (\text{A.2})$$

$$B_3 = \frac{A_4}{A_1}. \quad (\text{A.3})$$

Agora, definimos:

$$p = \frac{3B_2 - B_1^2}{3}, \quad (\text{A.4})$$

$$q = \frac{2B_1^3 - 9B_1B_2 + 27B_3}{27}. \quad (\text{A.5})$$

Fazemos¹:

$$\Delta = \frac{q^2}{4} + \frac{p^3}{27}. \quad (\text{A.6})$$

Definimos:

$$A = \sqrt[3]{-\frac{q}{2} + \sqrt{\Delta}}, \quad (\text{A.7})$$

$$B = \sqrt[3]{-\frac{q}{2} - \sqrt{\Delta}}. \quad (\text{A.8})$$

Novamente, definimos:

$$Y_1 = A + B, \quad (\text{A.9})$$

$$Y_2 = \frac{-(A + B) + \sqrt{-3}(A - B)}{2}, \quad (\text{A.10})$$

$$Y_3 = \frac{-(A + B) - \sqrt{-3}(A - B)}{2}. \quad (\text{A.11})$$

¹Não confundir esse Δ com faixa dinâmica.

As raízes da equação são, finalmente:

$$x_1 = Y_1 - \frac{B_1}{3}, \quad (\text{A.12})$$

$$x_2 = Y_2 - \frac{B_1}{3}, \quad (\text{A.13})$$

$$x_3 = Y_3 - \frac{B_1}{3}. \quad (\text{A.14})$$

Referências Bibliográficas

- [1] J. Joo and J. L. Lebowitz. Pair approximation of the stochastic susceptible-infected-recovered-susceptible epidemic model on the hypercubic lattice. *Phys. Rev. E*, 70:036114, 2004.
- [2] E. R. Kandel, J. H. Schwartz, and T. M. Jessell, editors. *Essentials of Neural Science and Behavior*. Appleton & Lange, Norwalk, 1995.
- [3] C. Koch. *Biophysics of Computation*. Oxford University Press, New York, 1999.
- [4] W. Gerstner and W. Kistler. *Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity*. Cambridge University Press, 2002.
- [5] D. Purves, G. J. Augustine, D. Fitzpatrick, W. C. Hall, A.-S. Lamantia, J. O. McNamara, and S. M. Williams. *Neuroscience*. Sinauer Associates, second edition, 2000.
- [6] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Neurophysiol.*, 117:500–544, 1952.
- [7] R. FitzHugh. Thresholds and plateaus in the Hodgkin-Huxley nerve equations. *J. Gen. Physiol.*, 43:867–896, 1960.
- [8] C. Morris and H. Lecar. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophys. J.*, 35:193–213, 1981.
- [9] H. Bokil, N. Laaris, K. Blinder, M. Ennis, and A. Keller. Ephaptic interactions in the mammalian olfactory system. *J. Neurosci.*, 21:RC173, 2001.
- [10] J.-P. Rospars, P. Lánský, P. Duchamp-Viret, and A. Duchamp. Spiking frequency versus odorant concentration in olfactory receptor neurons. *BioSystems*, 58:133–141, 2000.
- [11] S. Firestein, C. Picco, and A. Menini. The relation between stimulus and response in olfactory receptor cells of the tiger salamander. *Journal of Physiology*, 468:1–10, 1993.

- [12] R. W. Friedrich and S. I. Korsching. Combinatorial and chemotopic odorant coding in the zebrafish olfactory bulb visualized by optical imaging. *Neuron*, 18:737–752, 1997.
- [13] O. Kinouchi and M. Copelli. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. *Nat. Phys.*, 2(5):348–352, 2006.
- [14] M. Copelli and O. Kinouchi. Intensity coding in two-dimensional excitable neural networks. *Physica A*, 349(3-4):431–442, 2005.
- [15] L. S. Furtado and M. Copelli. Response of electrically coupled spiking neurons: a cellular automaton approach. *Phys. Rev. E*, 73:011907, 2006.
- [16] J. G. Snodgrass. *Experimental Sensory Psychology*. B Scharf., 1975.
- [17] L. E. Krueger. Reconciling Fechner and Stevens: toward a unified psychophysical law. *Behav. Brain Sci.*, 12(2):251–267, 1989.
- [18] S. S. Stevens. *Psychophysics: Introduction to its Perceptual, Neural and Social Prospects*. Wiley, New York, 1975.
- [19] S. S. Stevens. On the psychophysical law. *Psychol. Rev.*, 64(3):153–181, 1957.
- [20] D.M. Green and R.D. Luce. Variability of magnitude estimates: a timing theory analysis. *Perception & Psychophysics*, 15:291–300, 1974.
- [21] L. Narens. A theory of magnitude estimation. *Journal of Mathematical Psychology*, 40:109–129, 1996.
- [22] N. J. Smelser and P. B. Baltes. *International encyclopedia of the social & behavioral sciences*. Amsterdam; New York: Elsevier, 2001.
- [23] F. Rieke, D. Warland, R. R. van Steveninck, and W. Bialek. *Spikes: Exploring the Neural Code*. MIT Press, 1999.
- [24] E. D. Adrian. The impulses produced by sensory nerve endings: Part i. *J. Physiol. (Lond.)*, 61:49–72, 1926.
- [25] E. D. Adrian. *The basis of sensation: the action of the sense organs*. W. W. Norton, New York, 1928.

- [26] E. D. Adrian. *The Mechanism of Nervous Action: Electrical Studies of the Neurone*. University of Pennsylvania Press, Philadelphia, 1932.
- [27] E. D. Adrian. *The Physical Background of Perception*. Oxford University Press, Oxford, 1947.
- [28] E. D. Adrian and Y. Zotterman. The impulses produced by sensory nerve endings: Part ii: The response of a single end organ. *J. Physiol. (Lond.)*, 61:151–171, 1926.
- [29] E. D. Adrian and Y. Zotterman. The impulses produced by sensory nerve endings: Part iii: Impulses set up by touch and pressure. *J. Physiol. (Lond.)*, 61:465–483, 1926.
- [30] M. Copelli, A. C. Roque, R. F. Oliveira, and O. Kinouchi. Physics of Psychophysics: Stevens and Weber-Fechner laws are transfer functions of excitable media. *Phys. Rev. E*, 65:060901(R), 2002.
- [31] Brown G. D. A. Chater N. Scale-invariance as a unifying psychological principle. *Cognition*, 69(3):B17–24, 1999.
- [32] K. M. Dorries and J. S. Kauer. Relationships between odor-elicited oscillations in the salamander olfactory epithelium and olfactory bulb. *J. Neurophysiol.*, 83(2):754–765, 2000.
- [33] D.-Q. Zhang and D. G. McMahon. Direct gating by retinoic acid of retinal electrical synapses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 97:14754–14759, 2000.
- [34] M. R. Deans, B. Volgyi, D. A. Goodenough, S. A. Bloomfield, and D. L. Paul. Connexin36 is essential for transmission of rod-mediated visual signals in the mammalian retina. *Neuron*, 36:703–712, 2002.
- [35] J. Marro and R. Dickman. *Nonequilibrium Phase Transitions in Lattice Models*. Cambridge University Press, Cambridge, 1999.
- [36] S. Levin and R. Durrett. From individuals to epidemics. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B*, 351:1615–1621, 1996.
- [37] T. E. Harris. Contact interactions on a lattice. *Ann. Prob.*, 2(6):969–988, 1974.
- [38] T. Tomé and M. J. Oliveira. *Dinâmica Estocástica e Irreversibilidade*. EDUSP, São Paulo, 2001.

- [39] J. M. Greenberg and S. P. Hastings. Spatial patterns for discrete models of diffusion in excitable media. *SIAM J. Appl. Math.*, 34:515–523, 1978.
- [40] M. Copelli, R. F. Oliveira, A. C. Roque, and O. Kinouchi. Signal compression in the sensory periphery. *Neurocomputing*, 65-66:691–696, 2005.
- [41] S. M. Kuva, G. F. Lima, O. Kinouchi, M. H. R. Tragtenberg, and A. C. Roque. A minimal model for excitable and bursting elements. *Neurocomputing*, 38-40:255–261, 2001.
- [42] M. Copelli, M. H. R. Tragtenberg, and O. Kinouchi. Stability diagrams for bursting neurons modeled by three-variable maps. *Physica A*, 342(1-2):263–269, 2004.
- [43] S. H. Strogatz. *Nonlinear Dynamics and Chaos: with Applications to Physics, Biology, Chemistry and Engineering*. Addison-Wesley (Reading, MA), 1997.
- [44] V. I. Arnold. *Equações Diferenciais Ordinárias*. Mir (Moscou), 1985.
- [45] J. Van Den Berg, G. Grimmett, and R. Schinazi. Dependent random graphs and spatial epidemics. *Ann. Appl. Probab.*, 8:317–336, 1998.
- [46] E. Andjel and R. Schinazi. A complete convergence theorem for an epidemic model. *J. Appl. Probab.*, 33:741–748, 1996.
- [47] R. Durrett and C. Neuhauser. Epidemics with recovery in $d = 2$. *Ann. Appl. Probab.*, 1:189–206, 1991.
- [48] K. Kuulasmaa. The spatial general epidemic and locally dependent random graphs. *J. Appl. Probab.*, 19(4):745–758, 1982.
- [49] D. R. Chialvo. Psychophysics - are our senses critical? *Nat. Phys.*, 2(5):301–302, 2006.
- [50] R. Albert and A.-L. Barabási. Statistical mechanics of complex networks. *Rev. Mod. Phys.*, 74:47–97, 2002.
- [51] C. Haldeman and J. M. Beggs. Critical branching captures activity in living neural networks and maximizes the number of metastable states. *Phys. Rev. Lett.*, 94:058101, 2005.
- [52] S. P. Obukhov. The problem of directed percolation. *Physica A*, 101:145–155, 1980.

- [53] T. M. Liggett. *Interacting Particle Systems*. Springer-Verlag, New York, 1985.
- [54] R. Durrett. *Lecture Notes on Particles Systems and Percolation*. Wadsworth, Pacific Grove, CA, 1988.
- [55] E. Ising. Beitrag zur theorie des ferromagnetismus. *Zeitschrift für Physik*, 31:253–258, 1925.
- [56] K. Huang. *Statistical Mechanics*. John Wiley & Sons, 1987.
- [57] R. Durrett and S. Levin. Stochastic spatial models: A user's guide to ecological applications. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser B*, 343(1305):329–350, 1994.
- [58] T. Aukrust, D. A. Browne, and I. Webman. Critical behavior of an autocatalytic reaction model. *Phys. Rev. A*, 41(10):5294–5301, 1990.
- [59] J. Adler and J. A. M. S. Duarte. Directed percolation: "field"exponents and a test of scaling in two and three dimensions. *Phys. Rev. B*, 35(13):7046–7052, 1987.
- [60] G. Cardano. *Ars magna*. Nurmberg, 1545.

